

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ КОМИТЕТ
СОЮЗА ССР

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО
И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО
ОБРАЗОВАНИЯ СССР

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

СПРАВОЧНИК
ДЛЯ ПАЛЕОНТОЛОГОВ И ГЕОЛОГОВ СССР

—

В ПЯТНАДЦАТИ ТОМАХ

Главный редактор Ю. А. ОРЛОВ

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

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

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

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва

1 9 6 4

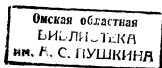
ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

СПРАВОЧНИК
ДЛЯ ПАЛЕОНТОЛОГОВ И ГЕОЛОГОВ СССР

ЗЕМНОВОДНЫЕ,
ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ
И ПТИЦЫ

Ответственные редакторы тома
А. К. Рождественский, Л. П. Татаринов

784481



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва

1 9 6 4

УЧРЕЖДЕНИЯ, ПРИНИМАВШИЕ УЧАСТИЕ
В СОСТАВЛЕНИИ ТОМА

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АН СССР
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. М. В. ЛОМОНОСОВА
ЛЕНИНГРАДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. А. А. ЖДАНОВА
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ АН СССР

СОДЕРЖАНИЕ ТОМОВ

- Общая часть. Простейшие. Под редакцией *Д. М. Раузер-Чернусовой* и *А. В. Фурсенко*.
- Губки, археоциаты, кишечнополостные. Приложение — черви. Под редакцией *Б. С. Соколова*.
- Моллюски — панцирные, двусторчатые, лопатоногие. Под редакцией *А. Г. Эберзина*.
- Моллюски — брюхоногие. Под редакцией *В. Ф. Пчелинцева* и *И. А. Коробкова*.
- Моллюски — головоногие. I: наутилоиды, бактритоиды, аммоноиды (агониты, гониатиты, климений). Под редакцией *В. Е. Руженцева*.
- Моллюски — головоногие. II: аммоноиды (цератиты, аммониты), внутреннераконные. Приложение — кониконхия. Под редакцией *Н. П. Лупова* и *В. В. Друщица*.
- Мшанки, брахиоподы. Приложение — форониды. Под редакцией *Т. Г. Сарычевой*.
- Членистоногие — трилобитообразные и ракообразные. Под редакцией *Н. Е. Чернышевой*.
- Членистоногие — трахейные, хелицеровые. Под редакцией *Б. Б. Родендорфа*.
- Иглокожие, полухордовые. Под редакцией *Р. Ф. Геккера*.
- Бесчелюстные, рыбы. Под редакцией *Д. В. Обручева*.
- Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. Под редакцией *А. К. Рождественского* и *Л. П. Татаринова*.
- Млекопитающие. Под редакцией *В. И. Громовой*.
- Водоросли, мхи, псилофиты, плауновые, членистостебельные, папоротники. Под редакцией *В. А. Вахрамеева*, *Г. П. Радченко*, *А. Л. Тахтаджана*.
- Голосеменные, покрытосеменные. Под редакцией *В. А. Вахрамеева*, *Г. П. Радченко*, *А. Л. Тахтаджана*.
-

ОГЛАВЛЕНИЕ

Главнейшие стратиграфические подразделения, принятые в издании «Основы палеонтологии»	19
Предисловие	21
Надкласс Tetrapoda. Четвероногие (<i>А. К. Рождественский</i>)	23
Краткий очерк строения пятипалой конечности (<i>Л. П. Татаринов</i>)	24
Класс Amphibia. Земноводные	25
Общая часть (<i>Л. П. Татаринов</i>)	25
Систематическая часть	60
Подкласс Anisidospondyli. Анисидоспондильные (<i>Е. Д. Конжукова</i>)	60
Надотряд Labyrinthodontia. Лабиринтозубые, или лабиринтодонты (<i>Е. Д. Конжукова</i>)	64
Отряд Temnospondyli. Темноспондильные, или расчлененнопозвонковые	
(<i>Е. Д. Конжукова</i>)	66
Подотряд Ichthyostegalia. Ихтиостеги (<i>Е. Д. Конжукова</i>)	66
Семейство Ichthyostegidae	67
Семейство Acanthostegidae	67
Подотряд Rhachitomi. Рахитомные (<i>Е. Д. Конжукова</i>)	67
Надсемейство Colosteioidea (<i>Л. П. Татаринов</i>)	67
Семейство Otcraliidae	69
Семейство Colosteidae	69
Надсемейство Loxommioidea (<i>Е. Д. Конжукова</i>)	69
Семейство Loxommidae	69
Надсемейство Cochleosaurioidea (<i>Е. Д. Конжукова</i>)	70
Семейство Edopsidae (<i>Л. П. Татаринов</i>)	70
Семейство Dendrerpetontidae (<i>Л. П. Татаринов</i>)	70
Семейство Cochleosauridae (<i>Е. Д. Конжукова</i>)	70
Надсемейство Trimerorhachioidea (<i>Е. Д. Конжукова</i>)	71
Семейство Trimerorhachidae	71
Надсемейство Microphloidea (<i>Е. Д. Конжукова</i>)	72
Семейство Lysipterygidae	72
Семейство Micropholidae	72
Надсемейство Archegosauroidae (<i>Е. Д. Конжукова</i>)	72
Семейство Archegosauridae	72
Семейство Chenoprosopidae	73
Семейство Platyopidae	73
Семейство Melesauridae	73
Надсемейство Eryopsoidea (<i>Е. Д. Конжукова</i>)	74
Семейство Eryopsidae (<i>Е. Д. Конжукова</i>)	75
Семейство Trematopsidae (<i>Е. Д. Конжукова</i>)	77
Семейство Intasuchidae (<i>Е. Д. Конжукова</i>)	78

Семейство Dissorophidae (Е. Д. Конжукова)	79
Семейство Zatrachydidae (Л. П. Татаринов)	80
Подотряд Phyllospondyli. Филлоспондилы (Е. Д. Конжукова)	82
Семейство Peliontidae	82
Семейство Branchiosauridae	82
Подотряд Stereospondyli. Стереоспондилы (М. А. Шишкин)	83
Надсемейство Capitosauroidae	86
Семейство Rhinesuchidae	87
Семейство Benthosuchidae	90
Семейство Capitosauridae	94
Семейство Mastodontosauridae	95
Семейство Cyclotosauridae	96
Семейство Yarengiidae	99
Надсемейство Trematosauroidae	100
Семейство Trematosauridae	100
Семейство Rhytidostegidae	107
Семейство Peltostegidae	107
Надсемейство Brachyopoidae	109
Семейство Brachyopidae	109
Семейство Tupilokosauridae	115
Семейство Metoposauridae	116
Надсемейство Plagiosauroidae	119
Семейство Peltobatrachidae	119
Семейство Plagiosauridae	119
Отряд Plesiosa. Плезиоподы (Л. П. Татаринов)	123
Семейство Hesperoherpetontidae	124
Надотряд Salientia. Прыгающие, или бесхвостые (Л. П. Татаринов)	125
Отряд Proanaura. Первичнобесхвостые	126
Семейство Protobatrachidae	127
Отряд Anura. Бесхвостые	127
Подотряд Amphicoela. Амфицелы	128
Семейство Notobatrachidae	128
Подотряд Opisthocoele. Опистоцелы	128
Семейство Bombinidae	129
Семейство Opisthocolellidae	129
Семейство Rhinophrynidae	129
Семейство Pipidae	129
Подотряд Anomocoele. Аномоцелы	129
Семейство Pelobatidae	131
Подотряд Procoela. Процелы	131
Семейство Cystignathidae	131
Семейство Palaeobatrachidae	131
Семейство Bufonidae	132
Семейство Hylidae	132
Подотряд Diplasiocoele. Диплазиоцелы	132
Семейство Ranidae	133
Семейство Microhylidae	133
Подкласс Batrachosauria. Батрахосавры, или «лягушкоящеры» (Е. Д. Конжукова)	133
Отряд Anthracosauria (Е. Д. Конжукова)	136
Подотряд Embolomeri. Эмболомеры (Е. Д. Конжукова)	136
Семейство Anthracosauridae	136
Семейство Palaeogyrinidae	137
Семейство Pholidogastriidae	137
Семейство Cricotidae	137
Подотряд Seymouriamorpha. Сеймуриаморфы (Е. Д. Конжукова)	138
Семейство Gephyrostegidae (Л. П. Татаринов)	138
Семейство Discosauriscidae (Е. Д. Конжукова)	138
Семейство Seymouriidae (Е. Д. Конжукова)	139

Семейство Kottassiidae (Е. Д. Конжукова)	141
Семейство Bystrowianidae (Е. Д. Конжукова)	142
Семейство Chronosuchidae (Л. П. Татаринов)	142
Семейство Lanthanosuchidae (Е. Д. Конжукова)	143
Семейство Waggoneriidae (Л. П. Татаринов)	144
Подкласс Lepospondyli. Лепоспондилы (Л. П. Татаринов)	144
Отряд Nectridia. Нектридии	149
Семейство Urocordylidae	150
Семейство Keraterpetontidae	151
Отряд Aistopoda. Аистоподы	154
Семейство Ophiderpetontidae	155
Семейство Phlegethontiidae	155
Отряд Lysorophia. Лисорофы	156
Семейство Lysorophidae	157
Семейство Lysorocephalidae	158
Отряд Urodela. Хвостатые	158
Подотряд Cryptobranchioidei	159
Семейство Cryptobranchidae	159
Подотряд Meantes. Сирены	160
Семейство Sirenidae	160
Подотряд Ambystomatoidei. Амбистомы	161
Семейство Ambystomatidae	161
Подотряд Salamandroidei. Саламандры	161
Семейство Salamandridae	161
Семейство Amphiumidae	162
Семейство Plethodontidae	162
Семейство Batrachosauroididae	162
Подотряд Proteida. Протеи	163
Семейство Proteidae	163
Отряд Aroda	163
Семейство Caeciliidae	164
Amphibia incertae sedis	164
Отряд Microsauria. Микрозавры (Л. П. Татаринов)	164
Семейство Adelogytrinae	166
Семейство Microbrachidae	166
Семейство Gymnarthridae	168
Семейство Pantylidae	169
Семейство Ostodolepididae	170
Л и т е р а т у р а	171
Класс Reptilia. Рептилии, или пресмыкающиеся	191
Общая часть (А. К. Рождественский)	191
Систематическая часть	213
Подкласс Cotylosauria. Котилосавры (П. К. Чудинов)	216
Отряд Diadectomorpha. Диадектоморфы	216
Подотряд Diadecta. Диадекты	216
Семейство Diadectidae	216
Семейство Bolosauridae	217
Подотряд Procolophonia. Проклофоны	218
Семейство Nyctiphruretidae	218
Семейство Procolophonidae	219
Подотряд Pareiasauria. Парейазавры	222
Семейство Rhipaesauridae	223
Семейство Pareiasauridae	224
Отряд Captorhinomorpha. Капторхиноморфы	226
Семейство Limnoscelidae	227
Семейство Romeriidae	227

Семейство	Paracaptorhinidae	228
Семейство	Captorhinidae	228
Подкласс	Synapsida. Зверообразные пресмыкающиеся (Б. П. Вышков)	230
Отряд	Pelycosauria. Пеликозавры (Б. П. Вышков)	235
Подотряд	Orhiacodontia. Офиаконты	235
Семейство	Orhiacodontidae	236
Семейство	Eothyrididae	237
Подотряд	Sphenacodontia. Сфенаконты	237
Семейство	Varanopsidae	237
Семейство	Sphenacodontidae	239
Семейство	Tappensauridae	241
Подотряд	Edaphosauria. Эдафозавры	241
Семейство	Nitosauridae	241
Семейство	Lupeosauridae	242
Семейство	Edaphosauridae	242
Семейство	Cascidae	242
Семейство	Phreatosauridae	244
Отряд	Therapsida. Терапсиды (Л. П. Татаринов)	246
Подотряд	Deinocerphalia. Дейноцефалы (Б. П. Вышков)	246
Надсемейство	Titanosuchoidea. Титанозухии (Б. П. Вышков)	247
Семейство	Eotitanosuchidae (П. К. Чудинов)	247
Семейство	Brithopodidae (Б. П. Вышков)	249
Семейство	Estemmenosuchidae (П. К. Чудинов)	252
Семейство	Anteosauridae (Б. П. Вышков)	253
Семейство	Titanosuchidae (Б. П. Вышков)	254
Надсемейство	Tapinocephaloidea (Б. П. Вышков)	255
Семейство	Deuterosauridae	255
Семейство	Tapinocephalidae	256
Семейство	Moschopidae	256
Семейство	Moschosauridae	258
Семейство	Mormosauridae	258
Подотряд	Theriodontia. Терионты (Б. П. Вышков)	258
Надсемейство	Gorgonopsioidea. Горгонопсы (Б. П. Вышков)	259
Семейство	Phthinosuchidae	260
Семейство	Ictidorhinidae	261
Семейство	Rubidgeidae	261
Семейство	Gorgonopsidae	265
Семейство	Inostranceviidae	266
Семейство	Burnetidae	267
Надсемейство	Galesauroida (= Cynodontia). Цинодонты (В. П. Вышков)	268
Семейство	Procynosuchidae	268
Семейство	Galesauridae	269
Семейство	Cynognathidae	270
Семейство	Gomphognathidae	271
Надсемейство	Tritylodontoidea. Тритилодонты (Л. П. Татаринов)	273
Семейство	Trithledontidae	274
Семейство	Tritylodontidae	274
Надсемейство	Scylacosauroida (= Therocephalia). Тероцефалы (Б. П. Вышков)	275
Семейство	Pristrognathidae	276
Семейство	Scylacosauridae	276
Семейство	Alopecodontidae	276
Семейство	Annidae	277
Семейство	Lycosuchidae	277
Семейство	Whaitsidae	277
Семейство	Euchambesidae	280
Надсемейство	Ictidosuchoidea (= Bauriamorpha). Бауриаморфы (Б. П. Вышков)	280
Семейство	Lycideopsidae	281

Семейство Ictidosuchidae	281
Семейство Nanictidopsidae	281
Семейство Silpholestidae	282
Семейство Scaloposauridae	282
Семейство Silphedestidae	283
Семейство Eriolacertidae	283
Семейство Bauriidae	283
Семейство Rubidginidae	284
Надсемейство Diarthrognathoidea (=Ictidosauria). (Иктидозавры) (Л. П. Татаринов)	286
Семейство Diarthrognathidae	286
Семейство Haraniyiidae	286
Подотряд Anomodontia. Аномодонты (Л. П. Татаринов)	286
Надсемейство Venyukoviioidea (П. К. Чудинов)	287
Семейство Venyukoviidae	287
Надсемейство Galeopsoidea (=Dromasauria). Дромазавры (Б. П. Вышукое)	289
Семейство Galeopsidae	289
Надсемейство Dicynodontoidea. Дикинодонты (Б. П. Вышукое)	290
Семейство Endothiodontidae	290
Семейство Kistecephalidae	292
Семейство Dicynodontidae	292
Семейство Lystrosauridae	295
Семейство Kannemeyeriidae	296
Incertae sedis: Семейство Dimacrodontidae (Б. П. Вышукое)	297
Подкласс Proganosauria. Проганозавры (Б. П. Вышукое)	298
Отряд Mesosauria. Мезозавры	298
Семейство Mesosauridae	298
Подкласс Synaptosauria. Синтапозавры (Л. П. Татаринов)	299
Отряд Araucoselidia. Ареосцелидины (Л. П. Татаринов)	303
Подотряд Araucoselidoidei	303
Семейство Petrolacosauridae	303
Семейство Araucoselidae	304
Семейство Weigeltisauridae	306
Подотряд Trilophosauria	306
Семейство Variodontidae	306
Семейство Trilophosauridae	307
Подотряд Pleurosauria	308
Семейство Pleurosauridae	309
Отряд Sauropterygia. Зауроптеригии (Нестор Новоскилов)	309
Подотряд Nothosauria. Нотозавры (Л. П. Татаринов)	310
Семейство Lariosauridae	311
Семейство Pachypleurosauridae	312
Семейство Simosauridae	314
Семейство Nothosauridae	314
Подотряд Plesiosauria. Плезиозавры (Л. П. Татаринов)	316
Надсемейство Pistosauroida (Нестор Новоскилов)	317
Семейство Cymatosauridae	317
Семейство Pistosauridae	318
Надсемейство Plesiosauroida (Нестор Новоскилов)	318
Семейство Plesiosauridae	318
Семейство Cryptocleididae	319
Семейство Brancauridae	322
Семейство Elasmosauridae	322
Надсемейство Pliosauroida (Нестор Новоскилов)	327
Семейство Leptocleididae	327
Семейство Polycotylidae	328
Семейство Trinacromeriidae	328
Семейство Pliosauridae	331

Семейство Brachaueniidae	332
Отряд Placodontia. Плакодонты (Л. П. Татаринев)	332
Подотряд Placodontoidei	333
Семейство Helveticosauridae	333
Семейство Placodontidae	333
Подотряд Cyamodontoidei	333
Семейство Cyamodontidae	335
Семейство Placochelyidae	336
Подотряд Henodontoidei	337
Семейство Henodontidae	337
Подкласс Ichthyopterygia. Ихтиоптеригии, или ихтиозавры (Л. П. Татаринев)	338
Отряд Ichthyosauria	343
Подотряд Omphalosauroides	343
Семейство Omphalosauridae	343
Подотряд Ichthyosauroides	345
Надсемейство Ichthyosauroidea. Широкоплавниковые	345
Семейство Mixosauridae	345
Семейство Ichthyosauridae	346
Надсемейство Shastosauroidea. Узкоплавниковые	349
Семейство Cymbospondylidae	349
Семейство Shastosauridae	350
Семейство Stenopterygiidae	351
Подкласс Testudinata. Тестудинаты (В. Б. Суханов)	354
Отряд Eunotosauria. Евнотозавры	377
Семейство Eunotosauridae	377
Отряд Chelonja. Черепахи	377
Подотряд Amphichelydia. Амфихелидины	379
Надсемейство Proganochelyoidea	379
Семейство Proganochelyidae	379
Надсемейство Pleurosternoidea	382
Семейство Pleurosternidae	382
Семейство Plesiochelyidae	385
Семейство Thalassemyidae	386
Семейство Apertotemporalidae	389
Надсемейство Baenoidea	389
Семейство Baenidae	389
Семейство Macrobaenidae	391
Семейство Meiolanidae	392
Подотряд Cryptodira. Скрытошейные	393
Надсемейство Testudinoidea. Наземные черепахи	394
Семейство Dermatemydidae	394
Семейство Chelydridae	396
Семейство Testudinidae	401
Надсемейство Chelonioides. Морские черепахи	414
Семейство Toxochelyidae	414
Семейство Protostegidae	417
Семейство Desmatochelyidae	420
Семейство Cheloniidae	420
Надсемейство Dermochelyoidea. Кожистые черепахи	425
Семейство Dermochelyidae	425
Надсемейство Trionychoidea. Мягкокожие черепахи	427
Семейство Carettochelyidae	428
Семейство Trionychidae	428
Подотряд Pleurodira. Бокошейные черепахи	432
Семейство Pelomedusidae	432
Семейство Chelyidae	436
Подкласс Lepidosauria. Чешуйчатые (Л. П. Татаринев)	439
Отряд Millerosauria. Миллерозавры (Л. П. Татаринев)	444

Семейство Millerettidae	445
Семейство Mesenosauridae	446
Отряд Eosuchia. Эозухии (Л. П. Татаринов)	446
Подотряд Yunginiformes. Юнгинии (Е. А. Малеев)	446
Семейство Yunginidae	447
Подотряд Rhynchocephalia. Клювоголобые (Л. П. Татаринов)	447
Семейство Sphenodontidae	447
Семейство Sauranodontidae	449
Семейство Claraziidae	450
Подотряд Rhynchosauria. Ринхозавры (Л. П. Татаринов)	451
Семейство Mesosuchidae	451
Семейство Rhynchosauridae	452
Подотряд Choristodera. Хористодеры (Е. А. Малеев)	453
Семейство Champsoosauridae	455
Отряд Lacertilia. Ящерицы (Л. П. Татаринов)	455
Подотряд Prolacertilia. Пролациртилии (Л. П. Татаринов)	455
Семейство Protorosauridae (Л. П. Татаринов)	456
Семейство Prolacertidae (Е. А. Малеев)	458
Семейство Tangasauridae (Е. А. Малеев)	459
Подотряд Thalattosauria. Талаттосавры (Л. П. Татаринов)	459
Семейство Askeptosauridae (Л. П. Татаринов)	459
Семейство Thalattosauridae (Е. А. Малеев)	460
Подотряд Tanystrophia. Длинношнелы (Л. П. Татаринов)	460
Семейство Tanystropheidae	460
Подотряд Iguania. Игуанообразные (П. К. Чудинов)	461
Семейство Polyglyphanodontidae (Л. П. Татаринов)	461
Семейство Iguanidae (П. К. Чудинов)	462
Семейство Agamidae (П. К. Чудинов)	463
Семейство Arretosauridae (П. К. Чудинов)	463
Подотряд Chameleonia. Хамелеоны (Л. П. Татаринов)	464
Семейство Chameleontidae	464
Подотряд Gekkota. Гекконы (Л. П. Татаринов)	465
Семейство Ardeosauridae	465
Семейство Gekkonidae	466
Подотряд Scincomorpha. Сцинкообразные (П. К. Чудинов)	466
Надсемейство Xantusoidea (Л. П. Татаринов)	467
Семейство Eichstättisauridae	467
Семейство Xantusiidae	467
Надсемейство Scincoidea. Сцинкообразные (Л. П. Татаринов)	467
Семейство Scincidae	467
Надсемейство Lacertoidea. Ящерицеобразные (П. К. Чудинов)	468
Семейство Lacertidae	468
Семейство Gerrhosauridae	469
Семейство Teiidae	469
Подотряд Anguinomorpha. Веретеницеобразные (Л. П. Татаринов)	469
Надсемейство Anguinoidea. Веретеницеобразные (Л. П. Татаринов)	469
Семейство Euposauridae	470
Семейство Anguinidae	470
Семейство Xenosauridae	472
Надсемейство Helodermatoidea. Ядозубы (Л. П. Татаринов)	472
Семейство Helodermatidae	473
Надсемейство Varanoidea. Варанообразные (П. К. Чудинов)	473
Семейство Varanidae (П. К. Чудинов)	473
Семейство Aigalosauridae (П. К. Чудинов)	474
Семейство Mosasauridae (Л. И. Хозакский, К. Б. Юрцев)	475
Семейство Dolichosauridae (П. К. Чудинов)	481
Подотряд Choloiphidia. Голофидии (П. К. Чудинов)	481
Семейство Simoliophidae	481

Семейство Pachyophidae	482
Подотряд Amphisbaenia. Амфибены (<i>Л. П. Татаринов</i>)	482
Семейство Crythosauridae	482
Семейство Amphisbaenidae	483
Отряд Orphidia. Змеи (<i>Л. П. Татаринов</i>)	484
Подотряд Typhlopidae. Червеобразные	485
Семейство Typhlopidae	485
Подотряд Aniliidae. Анилиды	486
Семейство Aniliidae	486
Подотряд Alethinophidia. Настоящие змеи	486
Надсемейство Booidea. Удавообразные	487
Семейство Boidae	487
Семейство Palaeophidae	488
Надсемейство Colubroidea. Половозобразные	489
Семейство Colubridae	490
Семейство Elapidae	492
Семейство Viperidae	492
Подкласс Archosauria. Архозавры (<i>А. К. Рождественский</i>)	493
Надотряд Thecodontia. Текодонты (<i>Е. А. Малеев</i>)	497
Отряд Pseudosuchia. Псевдозухии (<i>Е. А. Малеев</i>)	497
Семейство Proterosuchidae (<i>Е. А. Малеев</i>)	497
Семейство Elachistosuchidae (<i>Л. П. Татаринов</i>)	499
Семейство Ornithosuchidae (<i>Е. А. Малеев</i>)	499
Семейство Scleromochlidae (<i>Л. П. Татаринов</i>)	501
Семейство Sphenosuchidae (<i>Е. А. Малеев</i>)	501
Семейство Staganolepididae (<i>Е. А. Малеев</i>)	501
Отряд Phytosauria. Фитозавры (<i>Е. А. Малеев</i>)	503
Семейство Phytosauridae	503
Надотряд Crocodilia. Крокодилы (<i>Е. Д. Конюкова</i>)	506
Отряд Protosuchia. Первичные крокодилы	509
Семейство Notochampsidae	509
Отряд Mesosuchia. Мезозухии	510
Семейство Teleosauridae	510
Семейство Metriorhynchidae	511
Семейство Pholidosauridae	512
Семейство Notosuchidae	513
Семейство Goniopholidae	513
Семейство Atoposauridae	514
Семейство Libycosuchidae	515
Семейство Paralligatoridae	515
Отряд Sebecosuchia. Себекозухии	515
Семейство Sebecidae	516
Семейство Vaurusuchidae	516
Отряд Eusuchia. Настоящие крокодилы	517
Семейство Hylaeochampsidae	517
Семейство Bernissartiidae	518
Семейство Stomatosuchidae	518
Семейство Gavialidae	518
Семейство Crocodylidae	519
Надотряд Dinosauria. Динозавры. (<i>А. К. Рождественский</i>)	523
Отряд Saurischia. Ящеротазовые динозавры (<i>А. К. Рождественский</i>)	529
Подотряд Theropoda. Хищные динозавры (<i>Е. А. Малеев</i>)	529
Надсемейство Coeluroidea. Целурозавры (<i>Л. П. Татаринов</i>)	530
Семейство Avimosauridae (<i>Л. П. Татаринов</i>)	530
Семейство Halopodidae (<i>Л. П. Татаринов</i>)	530
Семейство Podokesauridae (<i>Л. П. Татаринов</i>)	530
Семейство Segisauridae (<i>Л. П. Татаринов</i>)	530
Семейство Compsognathidae (<i>Е. А. Малеев</i>)	531

Семейство Coeluridae (Е. А. Малеев)	533
Семейство Ornithomimidae (Е. А. Малеев)	533
Надсемейство Deinodontioidea, Карнозавры (Л. П. Татаринов)	535
Семейство Gryponychidae (Л. П. Татаринов)	535
Семейство Teratosauridae (Л. П. Татаринов)	535
Семейство Megalosauridae (Е. А. Малеев)	537
Семейство Ceratosaurs (Е. А. Малеев)	537
Семейство Spinosauridae (Е. А. Малеев)	538
Семейство Deinodontidae (Е. А. Малеев)	538
Подотряд Prosauropoda, Прозауруподы (А. К. Рождественский)	540
Семейство Thecodontosauridae	541
Семейство Plateosauridae	542
Подотряд Sauropoda, Зауруподы (А. К. Рождественский)	543
Семейство Cetiosauridae	544
Семейство Brachiosauridae	547
Отряд Ornithischia, Птицеозавры (А. К. Рождественский)	552
Подотряд Ornithopoda, Птицеоподы (А. К. Рождественский)	553
Семейство Hypsilophodontidae	553
Семейство Laosauridae	555
Семейство Psittacosauridae	555
Семейство Iguanodontidae	557
Семейство Hadrosauridae	559
Семейство Thescelosauridae	570
Подотряд Stegosauria, Стегосавры (Е. А. Малеев)	572
Семейство Scelidosauridae	572
Семейство Stegosauridae	572
Подотряд Ankylosauria, Анкилозавры (Е. А. Малеев)	574
Семейство Acanthopholidae	574
Семейство Nodosauridae	575
Семейство Spinosauridae	577
Подотряд Ceratopsia, Цератопсы или рогатые динозавры (А. К. Рождественский)	578
Семейство Protoceratopsidae	578
Семейство Ceratopsidae	581
Семейство Pachyrhinosauridae	588
Incertae subordinis	588
Семейство Pachycephalosauridae	588
Надотряд Pterosauria, Летящие ящеры (Л. Н. Хвощик, К. Б. Юрков)	589
Отряд Rhamphorhynchoidei, Рамфоринхи	594
Семейство Dimorphodontidae	594
Семейство Rhamphorhynchidae	596
Семейство Anurognathidae	597
Отряд Pterodactyloidei, Птеродактили	599
Семейство Pterodactylidae	600
Семейство Ornithocheiridae	601
Л и т е р а т у р а	603
Класс Aves, Птицы (Г. П. Дементьев)	660
Общая часть	660
Систематическая часть	665
Подкласс Saurornithes, Ящероптицы, или ящерохвостые	665
Отряд Archaeopteryges, Археоптериксы	665
Семейство Archaeopterygidae	665
Подкласс Odontornithes, Зубастые птицы	666
Отряд Hesperornithes, Гесперорнисы	667
Семейство Hesperornithidae	667
Семейство Enaliornithidae	668
Семейство Vapornithidae	668

Отряд Ichthyornithes. Ихтиорнисы	668
Семейство Ichthyornithidae	668
Семейство Apathornithidae	668
Отряд Caenognathi. Ценопнаты	668
Семейство Caenognathidae	668
Подкласс Neornithes. Современные птицы	668
Надотряд Gradientes. Бегающие, или плоскогрудые	669
Отряд Sthruthiones. Страусы	669
Семейство Eleutherornithidae	669
Отряд Rheae. Нанду	671
Семейство Rheidae	671
Отряд Casuarii. Казуары	671
Семейство Dromornithidae	671
Семейство Casuariidae	671
Семейство Dromiciidae. Эму	671
Отряд Dinornithes. Моа	671
Семейство Dinornithidae	671
Семейство Emeidae	671
Отряд Aeryornithes. Эпюрнисы	672
Семейство Aeryornithidae	672
Семейство Eremopezidae	672
Отряд Apteryges. Киви	672
Семейство Apterygidae	672
Надотряд Natantes. Плавающие	672
Отряд Impennes. Пингвины	672
Семейство Cladornithidae	673
Семейство Spheniscidae. Пингвиновые	673
Надотряд Volantes. Летающие	673
Отряд Crypturi. Скрытохвосты	673
Семейство Tinamidae	673
Отряд Galli. Куриные	673
Семейство Megapodidae. Большегои	674
Семейство Gallinuloidae	674
Семейство Cracidae. Гокко	674
Семейство Tetraonidae. Тетеревиные	674
Семейство Phasianidae. Фазановые	674
Семейство Meleagridae. Индюковые	675
Отряд Columbae. Голуби	675
Семейство Columbidae. Голубиные	675
Семейство Raphidae. Дронты	676
Отряд Pterocletes. Рябки	676
Семейство Pterocletidae	676
Отряд Ralli. Пастушки	676
Семейство Rallidae. Пастушковые	677
Семейство Orthosnemidae	677
Отряд Sagittae. Кариамы	677
Семейство Hermosornithidae	677
Отряд Grues. Журавли	677
Подотряд Megalornithes. Собственно журавли	678
Семейство Geranoididae	678
Семейство Eogruidae	678
Семейство Gruidae. Журавлиные	678
Семейство Ergilornithidae	679
Семейство Aramidae. Пастушковые журавли	679
Отряд Stereornithes. Фороракы	679
Семейство Phororhacidae	679
Семейство Vincenziidae	679
Семейство Bronthornithidae	679

Семейство	Opisthodactylidae	679
Семейство	Cunampaiidae	679
Отряд	Otides. Дрофы	680
Семейство	Otididae. Дрофиные	680
Отряд	Diatryptae. Диатрипы	681
Семейство	Diatryptidae	681
Семейство	Gastornithidae	681
Отряд	Limicolae. Кулики	681
Семейство	Burhinidae. Авдотковые	681
Семейство	Bathornithidae	681
Семейство	Rostratulidae. Цветные бекасы	681
Семейство	Rhegminornithidae	681
Семейство	Presbyornithidae	682
Семейство	Haematopodidae	682
Семейство	Charadriidae. Ржанковые	682
Отряд	Lari. Чайки	682
Семейство	Stercorariidae. Поморники	682
Семейство	Lariidae. Чайки	682
Семейство	Sternidae. Крачки	683
Отряд	Alcae. Чистики	683
Семейство	Alcidae. Чистиковые	683
Отряд	Gaviae. Гагары	684
Семейство	Gaviidae. Гагаровые	684
Отряд	Podicipites. Поганки	684
Семейство	Podicipitidae. Поганковые	684
Отряд	Procellariae. Трубконосы, или буревестники	685
Семейство	Gigantornithidae	685
Семейство	Procellariidae. Буревестники	685
Семейство	Diomedidae. Альбатросы	685
Отряд	Steganopodes. Веслоногие	685
Семейство	Odontopterygidae	685
Семейство	Pseudodontornithidae	685
Семейство	Cyphornithidae	686
Семейство	Elopterygidae	686
Семейство	Pelagornithidae	686
Семейство	Phaetonidae. Фазаны	686
Семейство	Pelicanidae. Пеликаны	686
Семейство	Sulidae. Олуши	686
Семейство	Anhingidae. Змеейки	686
Семейство	Phacrocoracidae. Бакланы, или кормораны	686
Отряд	Gressores. Голенастые	687
Семейство	Ardeidae. Цапленные	688
Семейство	Ciconiidae. Аистовые	688
Семейство	Threskiornithidae. Ибисовые	688
Отряд	Phoenicopter. Краснокрылы, или фламинго	688
Семейство	Scaniornithidae	689
Семейство	Agnopteridae	689
Семейство	Phoenicopteridae. Фламинговые	689
Отряд	Anseres. Гусиные	690
Подотряд	Lamellirostres. Пластинчатоклювые	690
Семейство	Rapaputocidae	690
Семейство	Anseridae. Гусиные	690
Отряд	Accipitres. Дневные хищники	691
Подотряд	Cathartae. Американские грифы	691
Семейство	Teratornithidae	691
Семейство	Neocathartidae	691
Семейство	Cathartidae. Американские грифы	691
Подотряд	Falcones. Нормальные хищники	691

Семейство Sagittariidae. Секретари	691
Семейство Accipitridae. Ястребиные	691
Семейство Falconidae. Соколиные	692
Отряд Striges. Совы	692
Семейство Protostrigidae	693
Семейство Tylonidae. Сипухи	693
Семейство Strigidae. Нормальные совы	693
Отряд Cuculi. Кукушки	693
Семейство Cuculidae. Кукушки	693
Отряд Psittaci. Попугаи	693
Семейство Psittacidae. Попугаи	694
Отряд Caprimulgi. Козодои	694
Семейство Caprimulgidae. Козодошные	694
Отряд Coraciidae. Ракши	694
Семейство Coraciidae. Сизоворонки	694
Отряд Uruidae. Удоды	694
Семейство Bucerotidae. Птицы-носороги	694
Отряд Trogones. Трогоны	694
Семейство Trogonidae. Трогоновые	695
Отряд Pici. Дятлы	695
Семейство Picidae. Дятловые	695
Отряд Macrochires. Длиннокрылые	695
Семейство Aegialornithidae	695
Семейство Apodidae. Стрижевые	695
Отряд Passeres. Воробьиные	695
Подотряд Oscines. Певчие	695
Семейство Palaeospizidae	696
Семейство Alaudidae. Жаворонковые	696
Семейство Hirundinidae. Ласточковые	696
Семейство Sittidae. Поползневые	696
Семейство Turdidae. Дроздовые	696
Семейство Laniidae. Сорокопудовые	696
Семейство Motacillidae. Трясогузковые	696
Семейство Icteridae. Трупиялы	696
Семейство Sturnidae. Скворцовые	696
Семейство Fringillidae. Вьюрковые	696
Семейство Corvidae. Вороновые	696
Приложение. Ископаемые виды птиц на территории СССР	697
Л и т е р а т у р а	697
Указатель систематических наименований	700

**ГЛАВНЕЙШИЕ СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ,
ПРИНЯТЫЕ В ИЗДАНИИ «ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ»**

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

Группы	Системы	Отделы		Ярусы (и др. подразд.)		
Каинозойская	Четвертичная	Голоцен	Современный			
		Плейстоцен	Верхнечетвертичный			
			Среднечетвертичный			
			Нижнечетвертичный			
	Третичная	Неоген	Плиоцен	Верхний Средний Нижний		
			Миоцен	Верхний Средний Нижний		
		Палеоген	Олигоцен	Верхний Средний Нижний		
			Эоцен	Верхний Средний Нижний		
			Палеоцен	Верхний Нижний		
Мезозойская	Меловая	Верхний		Датский		
				Сенон	Верхний	Маастрихтский Кампанский
					Нижний	Сантонский Коньякский
				Туронский Сеноманский		
		Нижний		Альбский Аптский		
				Неоком	Барремский Готерийский Валажжский	
	Юрская	Верхний, или малым		Титон	Верхний волжский Нижний волжский	
				Кимериджский Оксфордский Келловейский		
Лузитанский						
Средний, или доггер		Батский Байосский Ааленский				

Окончание

Группы		Системы	Отделы	Ярусы (и др. подразд.)		
Мезозойская	Юрская		Нижний, или лйбас	Верхний	Тоарский	
				Средний	Домерский Плинебаский	
				Нижний	Лотаринский Синеморский Геттангский	
	Триасовая		Верхний	Рэтский Норийский Карнийский		
			Средний	Ладинский Анзигский		
		Нижний, или скифский ¹	Кампильский Сейсский			
Палеозойская	Пермская		Верхний	Татарский Казанский		
			Нижний	Кунгурский Артинский		
					Сакмарский	Сакмарский Ассельский
	Каменноугольная		Верхний	Оренбургский		
				Жигулевский	Гжельский Каспимовский	
			Средний	Московский Башкирский, или каяльский		
			Нижний	Намюрский Визейский Турнейский		
	Девонская		Верхний	Фаменский Франский		
			Средний	Живетский Эйфельский		
			Нижний	Кобленский Жединский		
	Силурий-ская		Верхний	Лудловский		
			Нижний	Венлокский Ландоверский		
	Ордовик-ская		Верхний	Ашгильский Карадокский Ландейльский		
			Средний			
			Нижний	Аренитский Тремадокский		
	Кембрий-ская		Верхний	Не выделены		
			Средний			
			Нижний	Левский Алданский		
	Прото-зоическая	нижняя подгруппа				
		верхняя подгруппа				
	Архейская					

¹ В СССР вместо сейского и кампильского ярусов, согласно решению Межведомственного стратиграфического комитета, принято разделение нижнего триаса на иудейский и однековский ярусы.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий том «Основ палеонтологии» содержит описание трех классов позвоночных: земноводных, пресмыкающихся и птиц. Разделы, посвященные каждому из классов, не равноценны по объему. Основная часть тома посвящена описанию пресмыкающихся — наиболее многочисленного класса, имеющего большое стратиграфическое значение.

Ограниченное число ископаемых форм с территории СССР обусловило целесообразность включения в том материалов по группам, пока не известным в СССР.

В томе использована важнейшая отечественная и иностранная литература, включающая частично работы 1963 г. Каждому классу предпослан общий очерк, содержащий такие разделы, как история изучения, общая характеристика, морфология, принципы систематики, историческое развитие, экология и тафономия. Аналогичные очерки даны и по подклассам, а в отдельных случаях и по надотрядам.

Построение раздела, посвященного птицам, несколько отличается от обычного. За единичными исключениями, в нем не приводятся диагнозы ископаемых родов птиц, поскольку последние, как правило, устанавливались по очень фрагментарным остаткам путем сравнения с костями современных птиц. Авторы указывают только для семейств птиц, основанных на ископаемом материале.

В составлении тома принимало участие 12 авторов: профессор Московского государственного университета Г. П. Дементьев; старшие научные сотрудники Палеонтологического института АН СССР [Б. П. Вьюшков], [Е. Д. Конжукова], Е. А. Малеев, А. К. Рождественский, Л. П. Татаринов, П. К. Чудинов; младшие научные сотрудники Палеонтологического института АН СССР Н. И. Новожилов, В. Б. Суханов, М. А. Шишкин; доцент Ленинградского государственного университета Л. И. Хозацкий и младший научный сотрудник Зоологического института АН СССР К. Б. Юрьев.

А. К. Рождественским осуществлена первичная редакция тома, исключая разделы: «Земноводные» (общий очерк), «Филлоспондиальные», «Стереоспондиальные», «Глосизоподы», «Иктидозавры», «Черепahi» и «Миллерозавры», отредактированные Л. П. Татариновым. Кроме того, А. К. Рождественским проведена окончательная

редакция следующих разделов: «Пресмыкающиеся» (общий очерк), «Архозавры» (общий очерк) и «Динозавры» (исключая разделы по тероподам, стегозаврам и анкилозаврам). Окончательная редакция остальных разделов тома и их пополнение данными, опубликованными с 1956 г., проведены Л. П. Татариновым.

Рисунки в томе выполнены художниками Комбината графических работ Московского отделения художественного фонда СССР — К. П. Мешковым, Т. Л. Савранской, А. А. Яроцким и другими и частично — художниками ЛенИЗО.

НАДКЛАСС TETRAPODA. ЧЕТВЕРОНОГИЕ

Преимущественно наземные позвоночные. Низшие тетраподы — земноводные — еще сохраняют связь с водой, особенно в личиночном состоянии, когда дыхание осуществляется посредством жабр. Вообще же для всех тетрапод характерно легочное дыхание. Тело голое или одетое роговым покровом (чешуей, перьями или шерстью). Плечевой пояс утрачивает связь с черепом. Парные конечности построены по типу пятипалых. В позвоночнике обособливаются шейный и крестцовый отделы. Имеется не только внутреннее, но и среднее, а у высших тетрапод — также и наружное ухо. Сердце трех- или четырехкамерное. Низшие тетраподы — земноводные — размножаются, как и рыбы, откладывая икру в воду. Высшие тетраподы перешли к размножению на суше, и эмбрион у них окружен зародышевыми оболочками — амнионом и аллантоисом. Большинство пресмыкающихся и все птицы откладывают яйца, защищенные твердой известковой скорлупой, для млекопитающих же характерно живорождение. Птицы и млекопитающие теплокровны.

Экологически тетраподы весьма разнообразны. В большинстве своем они — обитатели суши, но многие тетраподы перешли к жизни в воде, а птицы, летающие ящеры и летучие мыши освоили воздушную среду.

Тетраподы известны с в. девона по настоящее время. Разделяются на четыре класса: Amphibia (земноводные, или амфибии), Reptilia (пресмыкающиеся, или рептилии), Aves (птицы) и Mammalia (млекопитающие). Пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, обладающих зародышевыми оболочками и перешедшими к размножению на суше, часто объединяют в одну группу Amniota (амниоты) — в противоположность рыбам и земноводным, лишенным зародышевых оболочек и объединяемым в Anamniota (анамниоты).

Краткий очерк строения пятипалой конечности

Пятипалая конечность наземных позвоночных подвижно расчленена на три отдела. Проксимальный отдел пятипалой конечности называют проподием, или стилоподием (propodium, или stylopodium), средний отдел — эпиподием, или зейгоподием (epipodium, или zeugopodium), а дистальный — автоподием (autopodium), или лапкой (рис. 1). В состав проподия входит единственная удлинненная кость, называемая в передней конечности плечевой (humerus), а в задней — бедренной (femur). Проксимальным концом эта кость сочленяется с поясом конечности, а дистальным — с двумя костями эпиподия. Проподий передней конечности называют также плечом (brachium), а проподий задней конечности — бедром (femur). Эпиподий передней конечности — предплечье (antebrachium) — образован лучевой (radius) и локтевой (ulna) костями. Эпиподий задней конечности — голень (crus) — образован большой (tibia) и малой (fibula) берцовыми костями.

Автоподий, в свою очередь, разделяется на три отдела: мезоподий (mesopodium), метаподий (metapodium) и акроподий (acropodium). Автоподий передней конечности называют кистью (manus), а автоподий задней конечности — стопой (pes). Мезоподий, называемый в передней конечности запястьем (carpus), а в задней — предплюсной (tarsus), образован двумя поперечными рядами небольших косточек, между которыми с внутренней стороны вклиниваются три — четыре центральные косточки (centralia). В проксимальном ряду запястья расположены четыре косточки: лучевая кисти (radiale), промежуточная (intermedium), локтевая кисти (ulnare) и гороховидная (pisiforme). В проксимальном ряду предплюсны всего три косточки: большеберцовая стопы

(tibiale), промежуточная (intermedium) и малоберцовая стопы (fibulare). Дистальный ряд мезоподия образован пятью маленькими косточками, называемыми дистальными запястьями (carpalia distalia) — в запястье и дистальными предплюснями (tarsalia distalia) — в предплюсне. Косточки мезоподия обычно срастаются друг с другом в различных комбинациях.

Метаподий, называемый в передней конечности пястью (metacarpus), а в задней — плюс-

ной (metatarsus), образован пятью удлиненными косточками: пястными (metacarpalia) — в кисти и плюсневными (metatarsalia) — в стопе. Акроподий образован пальцами (digitores). Каждый палец состоит из нескольких удлиненных косточек — фаланг (phalanges), число которых в каждом из пальцев передается фаланговой формулой лапки. Основная фаланга каждого из пальцев сочленяется с дистальным концом соответствующей пястной или плюсневой кости. Кроме обычных пяти пальцев, иногда наблюдаются рудименты двух крайних пальцев: предплюсневый (praepollex) и шестого (postminimus). Вторично число пальцев может уменьшаться.

Морфологическая длинная ось конечности проходит через проподий, между конечными костями эпиподия и через средний (III) палец автоподия. Элементы конечности, расположенные с внутренней стороны от морфологической оси, называют предосевыми, или преаксиальными, наружные элементы конечности — заосевыми, или постаксиальными. Соответственно, внутренний край проподия называют предосевым, или преаксиальным, а наружный — заосевым, или постаксиальным.

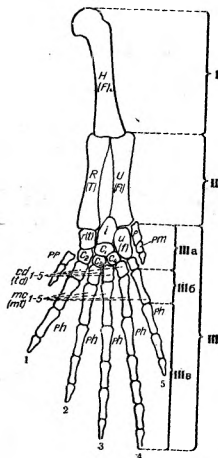


Рис. 1. Схема строения пятипалой конечности:

I — проподий; II — эпиподий; III — автоподий, IIIa — мезоподий, IIIb — метаподий, IIIв — акроподий

Кости конечностей: H — плечевая, (F) — бедренная, R — лучевая, (U) — большеберцовая, U — локтевая, (Fl) — малоберцовая, p — гороховидная, u — лучевая кисти, (I) — малоберцовая стопа, i — промежуточная, r — локтевая кисти, (l) — большеберцовая стопа, c₁ — c₄ — центральные, cd — дистальные кисти, (td) — дистальные стопы, mc — пястные, (mt) — плюсневые, ph — фаланги, pp — предплюсневый палец, 1—5 — первый — пятый пальцы, pm — шестой палец

КЛАСС AMPHIBIA. ЗЕМНОВОДНЫЕ

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

История изучения

Со времени Аристотеля и до начала XIX в. земноводных сближали с пресмыкающимися, рассматривая и тех и других в одной группе. Термин «Amphibia» предложил Линней (Linnaeus, 1758). Под этим наименованием он объединял современных земноводных с пресмыкающимися и даже с некоторыми рыбами. Сколько-нибудь четкого разграничения земноводных от пресмыкающихся Линнеем не проводил. Бесхвостые и хвостатые земноводные попали у него вместе с ящерицами и черепахами в один отряд Reptilia класса Amphibia, причем хвостатых земноводных он смешивал с ящерицами. Змеи выделялись Линнеем в особый отряд.

Только в 1800 г. Броньяр (Brogniart, 1800) объединил бесхвостых и хвостатых земноводных в одну группу Batrachia. Оппель (Oppel, 1811) отнес к этой группе и безногих земноводных, ранее сближавшихся со змеями. В особый класс земноводные были выделены лишь Бленвиллем (Blainville, 1816), под названием Amphibiens nudipelliferes.

Первый ископаемый представитель земноводных (гигантская трехпалая саламандра *Andrias scheuchzeri*) был открыт уже более 200 лет назад. Шейхцер (Scheuchzer, 1726) счел эти остатки принадлежащими ископаемому человеку и описал их под названием *Homo diluvi testis* (человек — свидетель потопа); подлинная природа этого ископаемого была выявлена лишь Кювье (Cuvier, 1825). В 1824 г. был открыт и первый лабиринтодонт (верхнетриасовый *Mastodonsaurus*), описанный Еггером (Jaeger, 1828) под названием *Salamandroides giganteus*. Оуэн (Owen, 1842) предложил для известных к тому времени лабиринтодон-

тов родовое наименование *Labyrinthodon*, основанное на характерной для ископаемых земноводных сложной радиальной складчатости дентина зубов, превращающей полость пульпы в «лабиринт» узких каналов. До середины XIX в. лабиринтодонтов обычно относили к пресмыкающимся, и только после работ Кьенштедта (Quenstedt, 1850) и Фогта (Vogt, 1854) стала общепризнанной их принадлежность к классу земноводных.

Геккель (Haeckel, 1866) объединил лабиринтодонтов вместе с современными безногими в одном подклассе панцирных (Phractamphibia), противопоставив им современных бесхвостых и хвостатых, образующих подкласс голых (Lissamphibia). Деление это основывалось на наличии у стегоцефалов и безногих костных чешуек в коже и на развитии у них полной крышки черепа. У «голых» земноводных в крышке черепа образуются большие окна, а кожа не защищена костной чешуей. Позднее Коп (Cope, 1868) объединил ископаемых земноводных в один подкласс покрытоголовых (Stegocerphalia). Однако всеобщее признание получило противопоставление всех современных земноводных всем ископаемым (P. Sarasin, N. Sarasin, 1887—1890). Эти авторы разделяли земноводных на два подкласса: древних (Palaeobatrachi) и современных (Neobatrachi). Такое деление удерживалось в литературе до самого последнего времени.

Сравнительно недавно удалось показать, что современные земноводные являются сборной группой, происходящей от различных стегоцефалов. Сами стегоцефалы, в свою очередь, оказались более разнородными, чем это предполагалось прежде. Поэтому прежнее деление земноводных на стегоцефалов и голых было

отброшено. Гадов (Gadow, 1933) объединил современных хвостатых и безногих земноводных в одну группу с палеозойскими лепоспондиальными стегоцефалами. Севе-Сёдерберг (Säve-Söderbergh, 1934—1936) показал, что и лабиринтодонты (стегоцефалы, исключая лепоспондиальных), могут быть разделены на две четко отграниченные группы. Первая из них, объединяющая «типичных» лабиринтодонтов с современными бесхвостыми земноводными, была названа Севе-Сёдербергом Batrachomorpha. Вторая группа, включающая амфибийных предков пресмыкающихся, а также всех высших наземных позвоночных, получила наименование Reptiliomorpha¹. Лепоспондиальные (= Urodeloidea) Севе-Сёдерберг резко противопоставлял остальным земноводным и выделялся даже в подкласс их независимого происхождения — непосредственно от двоякодышащих рыб.

В той или иной форме эти повествования нашли свое отражение во всех современных схемах классификации земноводных. В системе Ромера (Romer, 1945, 1947), например, земноводные разделены на два подкласса: Apisidospondyli (= Batrachomorpha + Reptiliomorpha) и Lepospondyli. Правда, бесхвостых земноводных Ромер противопоставляет лабиринтодонтам, разделяя подкласс Apisidospondyli на два надотряда: Labyrinthodontia и Salientia, однако самих лабиринтодонтов он делит, по Севе-Сёдербергу, на Temnospondyli (= Batrachomorpha, исключая Salientia) и Anthracosauria (= Reptiliomorpha). В настоящем издании группа Reptiliomorpha выделяется из состава Apisidospondyli и возводится в ранг подкласса под названием Batrachosauria. Последний термин был предложен И. А. Ефремовым (1946) для форм, занимающих промежуточное положение между земноводными и пресмыкающимися.

Общая характеристика

Наиболее характерная особенность земноводных — совмещение в их организации приспособлений к наземной и к водной жизни. Особенно ярко двойственность приспособлений земноводных выражена в их размножении. Будучи типичными наземными животными по таким признакам, как наличие конечностей пятипалого типа, а также легких, они размножаются, как и рыбы, — откладывая икру в воду. Зародыш земноводных, как и у рыб, лишен ха-

рактерных для высших наземных позвоночных зародышевых оболочек — амниона и аллантоиса. Из икринки вылупляется жабернодышащая личинка, которая путем более или менее скоротечного метаморфоза превращается во взрослое животное. При вторичном переходе к постоянной жизни в воде половая зрелость может наступить уже на личиночных стадиях развития (неотения). Тогда взрослое животное обладает такими необычными для наземных позвоночных органами, как жабры, и может пожизненно сохранять жаберное дыхание.

Однако общую морфологическую характеристику земноводным дать весьма трудно. Дело в том, что земноводных характеризует не столько морфологическая, сколько физиологическая общность признаков. Морфологически земноводные весьма разнородны. По строению черепа, например, примитивные апсидоспондиальные весьма близки к кистеперым рыбам, высшие батрахозавры с трудом отличимы от примитивных пресмыкающихся, современные же земноводные резко обособлены как от ископаемых представителей этого класса, так и от других групп позвоночных, приобретая иногда конвергентное сходство с двоякодышащими рыбами (хвостатые земноводные). Физиологически же всех земноводных ярко характеризует определенный уровень приспособления к наземной жизни.

Несмотря на приобретение пятипалых конечностей и легких, земноводные остались тесно связанными с водой необычайными для наземных животных особенностями своего водного обмена. Вся организация земноводных рассчитана на непрерывное поступление воды через покровы и выведение ее избытков с мочой. Кожа земноводных не образует рогового покрова, защищающего животное от высыхания, и, будучи высокопроницаемой, свободно пропускает воду. Почки земноводных имеют гломерулярное строение, выделяют сильно гипотоничную мочу и с точки зрения водного обмена являются органом выведения избытков воды из организма, а не органом экономии воды.

Только в воде земноводные могут поддерживать водный баланс, на суше же они непрерывно и интенсивно «высыхают», теряя воду через покровы. В этом отношении земноводные стоят ближе к пресноводным рыбам, чем к остальным наземным позвоночным (пресмыкающимся, птицам и млекопитающим).

В результате земноводные способны лишь к относительно кратковременному пребыванию вне воды или по крайней мере влажной среды — до тех пор, пока не иссякнут внутренние

¹ В дальнейшем под названием Reptiliomorpha мы будем понимать лишь представителей класса земноводных.

запасы воды, расходуемые на поддержание влажности кожи. Секрет кожных желез, увлажняющий поверхность животного, создает вокруг него своеобразное водное окружение. Таким образом, и на суше земноводные как бы находятся в микроводоеме, создаваемом ими самими.

Совмещение признаков «наземной» организации с особенностями водного обмена, присущими пресноводным животным, ставит земноводных в совершенно особое положение и резко отделяет их от остальных классов позвоночных. Особенности разномного и развития, столь ярко характеризующие земноводных, по существу, лишь отражают их общую зависимость от воды. Яйцеклетки и зародыши земноводных, как и взрослые животные, не имеют покровов, которые защищали бы их от высыхания, и нуждаются в непрерывном поступлении воды извне. В некоторых случаях земноводные переходят к живорождению, а иногда откладывают икру вне воды. Таким образом, земноводные могут отходить от «рыбьего» способа размножения, стадия же водной жабернодышащей личинки может выпадать из их развития. Однако и в этих случаях сохраняется зависимость зародыша от внешних источников воды. Откладывание икры на суше возможно лишь в очень влажных укрытиях, причем зачастую зародыш тем или иным способом получает влагу от тела родительской особи.

Незащищенность земноводных от высыхания, морфологически обусловленная отсутствием роговых покровов, тесно связана с сильным развитием кожного дыхания, возможного лишь при сохранении проницаемых покровов. Кожное дыхание иногда выходит у земноводных на первое место и может полностью замещать легочное. У таких форм (безлегочные саламандры) легкие исчезают, а сердце, трехкамерное у обычных земноводных, вторично становится двухкамерным.

Проницаемость кожи тесно связана с третьей важнейшей физиологической особенностью земноводных — со спецификой их терморегуляции. Сколько-нибудь значительное накопление тепла в организме земноводных невозможно ввиду интенсивного охлаждения из-за испарения воды с покровов. В этом отношении земноводные резко отличаются от другого класса пойкилотермных наземных позвоночных — пресмыкающихся, у которых температура тела может подниматься заметно выше температуры воздуха. У земноводных же на суше температура тела оказывается даже более низкой, чем температура воздуха.

Наиболее примитивные земноводные имели в строении черепа много общего с кистеперыми рыбами. Особенно разительно сходство в строении мозговой коробки (neurocranium) этих животных. У примитивных земноводных, как и у кистеперых рыб, она окостеневала весьма полно и была разделена на два отдела: передний, клиновидно-решетчатый, или этмосфеноидный (ethmosphenoideum), и задний, затылочно-ушной, или тико-окципитальный (discooccipitale). Затылочно-ушной отдел простирается вперед до гипофизарной области и соответствует окостенению эмбриональных паракордальных хрящей и ушных капсул. Этмосфеноидный отдел образуется за счет окостенения эмбриональных трабекулярных хрящей. Происхождение трабекулярных хрящей долго оставалось неясным, но в последние годы было выдвинуто предположение о включении в состав их фарингеальных элементов предчелюстной и челюстной висцеральной дуг (Jarvik, 1960). Таким образом, возможно, что передний отдел мозговой коробки позвоночных имеет висцеральное происхождение. Носовые капсулы у земноводных, в отличие от кистеперых рыб, почти никогда не окостеневают (за исключением ихтиостег и, возможно, плезиопод) (Jarvik, 1952; Eaton, Stewart, 1960).

Граница между затылочно-ушным и этмосфеноидным отделами мозговой коробки проходит чуть позади гипофиза, через отверстие для выхода тройничного нерва. У кистеперых рыб оба отдела были полностью разделены: лишь вентрально затылочно-ушной отдел образовывал отростки, сочленяющиеся с этмосфеноидным отделом. Такое же разделение мозговой коробки сохранялось лишь у наиболее примитивных земноводных — у плезиопод, у которых оба ее отдела соединялись друг с другом, как и у кистеперых, с помощью отростков, а также у ихтиостег, у которых отделы мозговой коробки разделялись лишь швом. У всех остальных земноводных задняя часть основания этмосфеноидного отдела — базисфеноид (basisphenoideum) — отделяется от главной части этмосфеноида — сфенэтмоида в узком смысле слова — и полностью сливается с основанием затылочно-ушного отдела; в результате кажущаяся граница между обонихи отделами мозговой коробки проходит впереди гипофиза. Кроме того, у всех остальных земноводных наблюдается более или менее полное слияние сфенэтмоида с затылочно-ушным отделом по крайней мере с помощью хрящевых перемычек. У примитивных рахитомов (рис. 2) и у некоторых лепоспондилов (аниспод)

(J., Gregory, 1948) имеется полное костное слияние сфензтмоида с затылочно-ушным отделом. У батрахозавров в боковой стенке мозговой коробки образуется отверстие, отделяющее сфензтмоид от ушной капсулы. Наконец, у поздних апсидоспондильных и лепоспондильных наблюдается редукция сфензтмоида, ведущая к его вторичному обособлению от затылочно-ушного отдела. Следует отметить, что и у этих земноводных сохраняется хрящевые перегородки между передней частью сфензтмоида и затылочно-ушным отделом мозговой коробки, базисфеноид же остается тесно связанным с ушными капсулами.

Мозговая коробка у земноводных значительно расширена в области ушных капсул и резко сужена впереди них. По типу череп примитивных земноводных был близок к тропибазальному: сфензтмоид у них образовывал сравнительно тонкую межглазничную перегородку (*septum interorbitale*), не заключающую в себе передней части головного мозга. Снаружи мозговая коробка примитивных земноводных защищена сплошной крышей покровных костей. У поздних апсидоспондильных и лепоспондильных в мозговой коробке сохраняется много хряща, череп вторично становится платибазальным, а число покровных окостенений значительно уменьшается, причем в крыше черепа образуются отверстия.

Важной особенностью мозговой коробки примитивных земноводных, также роднящей их с кистеперыми рыбами, является неразделенность обеих ее отделов на самостоятельные кости (рис. 2); однако, и затылочно-ушной, и этмосфеноидный отделы имели, по-видимому, множественные центры окостенения. Это способствовало распаду мозговой коробки на отдельные кости у более поздних земноводных, у которых наблюдается общее ослабление окостенений. У таких форм затылочно-ушной отдел подразделяется на окостенения затылочной области и на окостенения ушных капсул. В затылочной области обособливаются основная затылочная (*basioccipitale*) и парные боковые затылочные (*exooccipitalia*) кости, а в ушных капсулах с каждой стороны — передняя и задняя ушные кости (*prooticum* и *opisthoticum*). Кроме того, у плезиопод, батрахозавров, некоторых лепоспондильных (*Lysorophus*) и, возможно, единичных стереоспондильных образуется верхняя затылочная кость (*supraoccipitale*). Несмотря на название и положение, кость эта по происхождению отстоит близко к костям ушных капсул: она образуется в эмбриональной хрящевой комиссуре, соединяющей обе ушные капсулы дорсально (*tectum su-*

noticum), и содержит часть вертикального полукружного канала внутреннего уха.

Этмосфеноидный отдел разделяется на основную клиновидную кость, или базисфеноид (*basisphenoidum*), обособливающийся в основании мозговой коробки в гипофизарной области, и на собственно клиновидно-решетчатую кость, или сфензтмоид (*sphenethmoidum*), составляющий основную часть переднего отдела мозговой коробки. У современных лепоспондильных сфензтмоид распадается на пару глазнично-клиновидных костей (*orbitosphenoides*). Базисфеноидная часть сфензтмоида у всех земноводных, кроме плезиопод и ихтиостег, тесно связана с ушными капсулами.

Затылочные кости (рис. 2) окружают большое затылочное отверстие (*foramen occipitale magnum*) для мозга и образуют затылочный мыщелок (*condylus occipitalis*). Обычно у наземных позвоночных затылочный мыщелок выпуклый, однако у наиболее примитивных земноводных он, как и у рыб, остается вогнутым; в этих случаях ямка затылочного мыщелка может вмещать передний конец хорды, которая у ихтиостег и плезиопод проникает в дно затылочно-ушного отдела черепа почти до его переднего конца. У примитивных земноводных затылочной мыщелок непарный и образован главным образом основной затылочной костью (при участии боковых затылочных). У поздних апсидоспондильных и большинства лепоспондильных затылочный мыщелок становится парным, образованным одними боковыми затылочными костями. Основная затылочная кость редуцируется и полностью исчезает у всех современных земноводных и у некоторых стереоспондильных. Одновременно с разделением затылочного мыщелка череп земноводных резко уплощается (рис. 3).

Боковые и основная затылочные кости сериально гомологичны нескольким позвонкам, приросшим к черепу (основная затылочная соответствует телам позвонков, а боковые затылочные — невральным дугам). У большинства ископаемых земноводных (кроме плагиозавров) боковые затылочные кости пронизаны двумя — тремя отверстиями для выхода корешков подъязычного (XII черепномозгового) нерва. Отверстия эти, возможно, соответствуют границам между отдельными невральными дугами, вошедшими в состав боковых затылочных костей. В некоторых случаях боковые затылочные кости несут самостоятельные фасетки для сочленения с невральными дугами переднего позвонка, соответствующие зигапофизам.

У верхнетриасовых стереоспондильных и у всех современных земноводных затылочный

отдел черепа недоразвивается, XII нерв выходит из мозга между ним и первым позвонком.

Верхняя затылочная часть, известная у батрахозавров, некоторых палеозойских лептоспидильных (*Phlegethontia*, *Lysorophus*), у плезиопод и у единичных стереоспидильных (плагиозавры), занимает область над большим

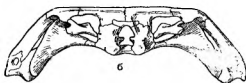
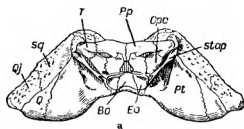


Рис. 3. Затылочная часть черепа земноводных: а — *Eryops megalcephalus* Cope; б — *Dvinosaurus primus* Amalitzky; в — *Gerrhothorax pulcherrimus* (Fraas)

Bo — основная затылочная, Bo — боковая затылочная, Opc — заднеушная, Pp — заднечелюстная, Pt — крыловидная, Q — квадратная, Sq — квадратноскуловая, Stap — слуховая косточка, T — табличчатая кость (а — по Nilsson, 1946, б — по Бистрову, 1957; в — по Watson, 1951)

затылочном отверстием, между верхними концами боковых затылочных костей. У большинства лабиринтодонтов и у всех современных земноводных эта область остается хрящевой (рис. 2г). У некоторых рахиотомов (*Eryops*) в нее могут вращаться боковые затылочные кости, которые, соединяясь над затылочным отверстием, имитируют наличие самостоятельной верхней затылочной кости.

Ушные капсулы резко выступают наружу от затылочного отдела черепа и обычно образуют массивные околотатылочные отростки (processus paroccipitalia), направленные от боковых затылочных костей наружу и вверх (рис. 2, б, в, г). У современных лептоспидильных околотатылочные отростки выражены сла-

бо, а у плезиопод они практически отсутствуют. У эмбрионов от затылочного отдела (ушная капсула отделена заушной щелью (fissura metotica), которая у взрослых сохраняется в виде яремного отверстия (foramen jugulare), ограниченного сзади боковой затылочной костью; у большинства триасовых лабиринтодонтов это отверстие полностью окружено боковой затылочной костью. Через яремное отверстие проходит языкоглоточный и блуждающий (IX и X черепномозговые) нервы и задняя мозговая вена; добавочный (XI черепномозговой) нерв у земноводных не обособлен от блуждающего.

У батрахозавров передняя часть ушной капсулы занята передней ушной костью, задняя же ее часть и околотатылочный отросток образованы задней ушной костью. У лабиринтодонтов и некоторых лептоспидильных (аистоподов) шов между этими костями не выражен (рис. 2а). У поздних лабиринтодонтов ушная капсула окостеневает не полностью, и тогда боковая затылочная кость может вращаться в околотатылочный отросток. Дистальная часть околотатылочного отростка у лабиринтодонтов тоже часто не окостеневает, и в нее может вращаться табличчатая кость крыши черепа. У современных земноводных, за одним исключением (*Necturus*) в ушной капсуле образуется только передняя ушная кость, но у триасовых предков бесхвостых (*Protobatrachus*) была известна и задняя ушная кость.

Ушная капсула пронизана несколькими отверстиями. В ее основании, между передней и задней ушными костями образуется овальное, или вестибулярное, окно (fenestra ovalis, или vestibularis), вмещающее проксимальный конец слуховой косточки (рис. 2а). Окно это повышает эффективность передачи звуковых колебаний от слуховой косточки к системе жидкостей внутреннего уха, помещающегося в ушную капсулу. У кистеперых овального окна не было, а у некоторых примитивных земноводных — у плезиопод (Eaton, Stewart, 1960) и у эмболомера *Palaeogyrinus* (Watson, 1926) на месте овального окна была развита лишь ямка (pseudofenestra ovalis). С редукцией окостенений ушной капсулы область овального окна может расширяться, и у поздних лабиринтодонтов костный край овального окна был образован также парасфеноидом и боковой затылочной костью. Передняя стенка ушной капсулы пронизана каналом лицевого (VII черепномозгового) нерва. На верхней поверхности ушной капсулы развит желобок для дорсальной головной вены; последняя входит в череп сзади, над основанием околотатылочного отростка (где у земноводных развита глу-

бокая задневисочная ямка — *fossa posttemporalis* — для шейной мускулатуры), проходит под костями крыши черепа через задневисочный канал (*canalis posttemporalis*) и выходит на переднюю поверхность ушной капсулы, выше отверстия для VII нерва. Наконец, на внутренней поверхности ушной капсулы имеются пара отверстий для слухового (VIII черепномозгового) нерва и отверстия для эндолимфатического и перилимфатического протоков внутреннего уха. Перилимфатический проток оканчивается у задней стенки ушной капсулы, где образуется затянутое перепонкой круглое, или кохлеарное, окно (*fenestra rotunda*, или *cochlearis*). У земноводных круглое окно не обособлено от яремного отверстия как у высших наземных позвоночных, и на этом основании обычно ошибочно указывают, что оно у земноводных отсутствует.

Остальные окостенения мозговой коробки — базисфеноид и сфензтмоид — принадлежат уже к переднему ее отделу. Дорсально между ним и затылочной-ушными отделами всегда остается неокостеневавшее пространство (рис. 2б), по бокам же и в основании черепа они у примитивных земноводных обычно тесно связаны друг с другом. В этом случае границей между обоими отделами считают отверстия для тройничного (V черепномозгового) нерва, который выходит из мозговой коробки непосредственно впереди ушной капсулы (рис. 2а). Сфензтмоидный отдел мозговой коробки резко сужается впереди ушных капсул, образуя межглазничную перегородку, и затем вновь расширяется, переходя к носовым капсулам (рис. 2в). У примитивных земноводных головной мозг лишь на незначительном протяжении проникает в сфензтмоид; полость его между глазами содержит лишь обонятельные (I черепномозговые) нервы (тропибазальный тип черепа). У большинства лепоспондильных и у поздних апсидоспондильных сфензтмоид между глазами резко расширяется, его полость занимают большие полушария головного мозга (платибазальный тип черепа). Такой тип черепа характерен, в частности, для всех современных земноводных.

Базисфеноид подстилает всю область промежуточного мозга. Позади от границ с основной затылочной костью, а заднебоковыми краями примыкает к ушным капсулам. От основной затылочной кости базисфеноид обычно отделен глубокой щелью, с ушными же капсулами он часто сливается. Базисфеноид образует выступающие наружу базитеригонидные отростки (*processus basitrigonidei*), с которыми соединяется небо-челюстной аппарат (рис. 2а, в). На дорсальной поверхности базисфеноида

расположена более или менее выраженная ямка — «турецкое седло» (*sella turcica*), вмещающая гипофиз. По сторонам от гипофиза базисфеноид пронизан парой отверстий для внутренних сонных артерий. Над основанием базитеригонидного отростка располагается небольшое отверстие для отводящего (VI черепномозгового) нерва, а несколько впереди него базисфеноид пронизан поперечным каналом межглазничной вены. В некоторых случаях, — например, у *Eryops*, — канал этот заметно расширяется и, возможно, вмещает начальную часть одной из глазных мышц, втягивающей внутрь глаз (*m. retractor bulbi oculi*). У прогрессивных лепоспондильных и у стереоспондильных базисфеноид редуцируется, а у всех современных земноводных полностью исчезает.

Сфензтмоид у примитивных земноводных обычно полностью слит с базисфеноидом, хотя в некоторых случаях между обоими костями отмечают неполный шов. Сфензтмоид возникает из нескольких центров окостенения, и соответственно им в сфензтмоиде различают ventральную непарную срединную решетчатую, или мезотмоидную (*mesethmoideum*) и две парные — спереди глазничноклиновидные, или орбитосфеноидные (*orbitosphenoidea*) и сзади — боковые клиновидные, или латеросфеноидные (*laterosphenoidea*) части. Глазничноклиновидная часть возникает в области хрящевой *pila metoptica* эмбрионального черепа, расположенной непосредственно позади отверстия зрительного (II черепномозгового) нерва, а боковая клиновидная часть — в области *pila antotica*, расположенной непосредственно впереди ушной капсулы. У примитивных земноводных все эти части сфензтмоида слиты друг с другом.

В глазничноклиновидной части сфензтмоида расположены отверстия зрительного, глазодвигательного и блокового (II, III и IV черепномозговых) нервов. Впереди них в боковой стенке сфензтмоида имеется отверстие глазной артерии. В некоторых случаях через переднюю часть боковой стенки сфензтмоида проходит канал глубокой глазной ветви тройничного нерва. Наконец, спереди из сфензтмоида выходит обонятельный (I черепномозговой) нерв (рис. 2а, в).

Сфензтмоид постепенно редуцируется у поздних апсидоспондильных, и у современных бесхвостых сохраняется только его передняя часть — непосредственно позади носовых капсул. У некоторых стереоспондильных (*Brachyopidae*, *Eupelor*) сфензтмоид может совсем исчезать. У батрахозавров не окостеневают лишь боковая клиновидная часть сфензтмоида, благодаря чему он четко отделяется от ушных капсул. Наконец, у современных лепоспондильных

(postparietalia) костями (рис. 4а). У примитивных лабиринтодентов (ихтиостеги, некоторые рахитомы) иногда присутствует еще непарная межносовая (internasale) или непарная межлобная (interfrontale) кость. Заднетенная кость изредка становится непарной (*Ichthyosoma*, *Euryodus*) или вообще исчезает (у плезиопод, некоторых нектрид и микрозавров). Между теменными костями у лабиринтодентов, батрахозавров и большинства ископаемых лепоспондилных расположено небольшое отверстие теменного глаза (foramen parietale).

Передний край черепа образован несущими зубы костями верхней челюсти; парными предчелюстными (praemaxillaria) и челюстными (maxillaria). Предчелюстные кости соединяются швом с передним концом носовых.

Боковая (наружная) часть крыши черепа (рис. 4д) образована окологлазничными костями и костями заглазничной области. Окологлазничные кости — предлобная (praefrontale), заднелобная (postfrontale), слезная (lacrimale), скуловая (jugale) и заглазничная (postorbitale) — заполняют все пространство между челюстной костью и костями срединного ряда, полностью окружая глазницу. У большинства лабиринтодентов слезная кость отнесается от края глазницы смыкающимися друг с другом предлобной и скуловой кости. В некоторых случаях края глазницы достигает и лобная кость, вклинивающаяся между предлобной и заднелобной (у плезиопод, каптозавров и др.).

Наружное носовое отверстие у примитивных земноводных открывается между предчелюстной, челюстной, слезной и носовой костями. У лабиринтодентов слезная кость часто укорачивается и отделяется от ноздри смыкающимися друг с другом носовой и челюстной костями. В отдельных случаях (*Dendrerpeton*) слезная кость соединяется с предчелюстной по внутреннему краю ноздри, отнесясь от последней носовую кость. У ихтиостег ноздри смещаются наружу к краю челюсти; при жизни они открывались под верхней губой. Внутри носовой полости образуется еще одна покровная кость — *serptomaxillare*, обычно выходящая на поверхность черепа у внутреннего или заднего края ноздри. У ихтиостег эта кость может отделять от ноздри носовую кость.

Кости заглазничной области разделяются на верхний ряд — височных — костей и нижний ряд — щечных. К числу первых относятся межвисочная (intertemporalе), надвисочная (supratemporalе) и табличчатая (tabularе). Щека образована чешуйчатой (squamosum) и квадратноскуловой (quadratojugale) костями. У ихтиостег сохраняются также рудименты ко-

стей жаберной крышки рыб, тесно связанные с щечными костями: предкрышечная (praepresulium) и подкрышечная (subopresulium).

У большинства лабиринтодентов и у батрахозавров височные кости впереди достигают заднелобных, отделяя заглазничные от теменных. Однако у ихтиостег, большинства лепоспондилных и у некоторых других земноводных теменные кости широко соединялись с заглазничными, отделяя кости височной области от заднелобных. Табличчатые кости совместно с заднетенными образуют задний край крыши черепа.

Различия в строении костей височной области имеют важное значение для построения системы земноводных. Межвисочная кость отсутствует у всех лепоспондилных и у большинства лабиринтодентов, сохраняясь лишь у батрахозавров и некоторых наиболее примитивных рахитомов и филоспондилных. У батрахозавров и лепоспондилных табличчатые кости соприкасаются с теменными (ангустигабулярный тип крыши черепа), у лабиринтодентов же они всегда отделены от теменных заднетенными (латитабулярный тип крыши черепа). У большинства микрозавров и единичных нектрид (*Scincosaurus*) табличчатые кости исчезают. От костей щечной области височные отделены у лабиринтодентов и батрахозавров ушной вырезкой (*incisura oticalis*), по краям которой прикреплялась барабанная перепонка. У некоторых лабиринтодентов табличчатая кость соединяется с чешуйчатой позадилушной вырезки, превращая последнюю в замкнутое отверстие. У лепоспондилных ушная вырезка отсутствует, а у плезиопод она рудиментарна и имеет вид брызгальца.

Крыша черепа, полная у лабиринтодентов, батрахозавров, нектрид и микрозавров, редуцируется у лисорофов, части анкилопод и всех современных земноводных (рис. 4б—г). У лисорофов редукции подвергаются окологлазничные кости, из которых у них сохраняются лишь предлобные. У анкилопод и современных земноводных редуцируются также кости височной области. У современных беззубых покровные кости вторично разрастаются, перекрывая окна и придавая крыше черепа «полный» вид, однако утраченные их предками кости у них не восстанавливаются. Вторичное разрастание костей крыши черепа у современных беззубых связывают с их переходом к роющему образу жизни.

На костях крыши черепа у многих ископаемых земноводных развиты желобки, вмещающие характерные для рыб сейсмо-сенсорные органы или органы боковой линии. Органы эти, воспринимающие токи воды, характерны для

водных земноводных и исчезают у форм, ведущих относительно наземный образ жизни. Эти чувствующие органы проходили по бокам вдоль всего тела и переходили на голову, обычно оставляя отпечатки на покровных костях. В случае более полного развития на черепе выражены три главных желобка: надглазничный, подглазничный и нижнечелюстной. Как правило, надглазничный желобок проходит по височным костям и далее вперед по заднелобной, предлобной, слезной, носовой и предчелюстной костям, где желобки обеих сторон соединяются друг с другом; по табличатым и заднелобным костям иногда проходит комиссура, соединяющая надглазничные каналы сзади. Подглазничный желобок проходит по чешуйчатой или квадратноскуловой, скуловой, слезной и предчелюстной костям, где он может сливаться с надглазничным желобком. Позади глазниц оба желобка обычно соединяются хорошо выраженной комиссурой, проходящей по заглазничной кости. Нижнечелюстной желобок проходит по надугловой, угловой и пластинчатой костям нижней челюсти.

Для прогрессивных земноводных характерно ослабление связи сейсмо-сенсорных каналов с покровными костями. У ихтиостеи, плезиопода и по крайней мере у одного рахитома (*Stegops* — Langston, 1953) они, как и у рыб, заключены в костные каналы. В большинстве случаев желобки сейсмо-сенсорных органов становятся неполными, а у современных земноводных, сохраняющих эти органы во взрослом состоянии (водные хвостатые, безъязычные лягушки), они располагаются в коже, полностью теряя связь с костями. По-видимому, в коже располагались сейсмо-сенсорные органы и у некоторых палеозойских лепоспондилов, ведших водный образ жизни, но не обладавших желобками боковой линии на черепе (*Diplocaulis* и др.).

Снизу на мозговую коробку налегает очень длинная покровная окологлиноидная кость, или парасфеноид (*parasphenoideum*) (рис. 2в). Кроме того, на ventральной поверхности носовых капсул развиваются парные сошниковые кости, или сошники (*vomeres*). У наиболее примитивных земноводных — у ихтиостеи и, возможно, у плезиопода парасфеноид, как и у кистеперых рыб, налегал лишь на этмосфеноидный отдел мозговой коробки. У всех остальных земноводных парасфеноид разрастается назад, подстилая область ушных капсул. В типичных случаях парасфеноид при этом разделяется на расширяющееся тело, налегающее снизу на затылочно-ушную часть мозговой коробки, и на длинный и узкий мечевидный отросток (*processus cultriformis*), подстилающий этмо-

сфеноидный отдел мозговой коробки и вклинивающийся впереди между сошниками.

Первично мечевидный отросток парасфеноида имел в сечении V-образную форму, охватывая с боков основание сфенотомы. По мере развития платибазальности черепа мечевидный отросток расширяется, и у некоторых верхнетриасовых стереоспондилов (*Metoposauridae*) он почти не отделяется от тела парасфеноида. Особенно широким становится парасфеноид у некоторых лепоспондилов (лисерофы, хвостатые, безногие), у которых вообще невозможно говорить о его разделении на тело и мечевидный отросток.

Тело парасфеноида подстилает базиптеригонидные отростки базисфеноида и у примитивных рахитомов, батрахозавров и некоторых лепоспондилов (*Phlegethonia*) образует совместно с базисфеноидом или боковыми затылочными костями парные базисфеноидные бугры (*tubera basisphenoidea*), служащие для прикрепления ventральных шейных мышц. У большинства земноводных тело парасфеноида тесно объединяется с мозговой коробкой и у многих стереоспондиловых и лепоспондиловых (нектридин, хвостатые) соединяется швом с боковыми затылочными костями, а у современных безногих парасфеноид даже срастается с последними. У трематозавров тело парасфеноида разрастается назад по ventральной поверхности боковых затылочных костей. При недоразвитии окостенений ушной капсулы парасфеноид может образовывать край овального окна последней.

Тело парасфеноида, как и базисфеноид, пронизано парным каналом внутренних сонных артерий, входящих в полость мозговой коробки по сторонам гипофиза. У большинства земноводных внутренняя сонная артерия проникает в парасфеноид под основанием базиптеригонидных отростков, но у стереоспондиловых более или менее значительный отрезок этой артерии заключается в костный канал, проходящий в теле парасфеноида от области овального окна. В теле парасфеноида у стереоспондиловых проходит и начальная часть небной артерии, ответвляющейся от внутренней сонной артерии перед ее вхождением в полость мозговой коробки. В некоторых случаях (*Lyrocephalus*, *Yarengia*) в теле парасфеноида проходит и небная ветвь лицевого нерва.

Остальные кости небной поверхности черепа развиваются в тесной связи с эмбриональным небноквадратным хрящем, образующим хрящевую основу верхней челюсти (*cartilago palato-quadratum*). У земноводных передняя часть этого хряща никогда не окостеневает, в задней же образуются две кости: верхняя кры-

ловидная, или эпиптеригонд (*epterygoideum*), и квадратная (*quadratum*), образующая мыщелок челюстного сочленения. У лисорофов и современных земноводных верхняя крыловидная кость отсутствует, а у бесхвостых и некоторых хвостатых не окостеневает и квадратная кость.

На поверхности небноквадратного хряща развиваются покровные кости: небная (*palatinum*), крыловидная (*pterygoideum*) и наружная крыловидная, или поперечная (*ectopterygoideum*, или *transversum*). Небная и наружная крыловидная кости непосредственно прилегают к челюстной и совместно с находящимися впереди сошником образуют наружный ряд костей неба. Крыловидная кость прилегает к небной и наружной крыловидной с внутренней стороны. У наиболее примитивных лабиринтодонтов, большинства батрахозавров и некоторых наиболее примитивных лепоспондильных (*Batrachiderpeton*) крыловидные кости широко соединяются друг с другом по срединной линии, перекрывая парасфеноид и соединяясь впереди с сошником. Такое небо называется закрытым (рис. 4ж). Обычно небо у земноводных открытого типа (рис. 4д), с более или менее обширными межкрыловидными, или межптеригондными, ямами (*fossae interpterygoidei*), разделенными парасфеноидом. При особенно сильном развитии межптеригондных ям (у большинства лабиринтодонтов, всех бесхвостых и *Diplocaulus* из лепоспондильных) крыловидные кости теряют связь с сошниками и соединяются впереди с небными костями. У многих стереоспондильных теряется связь и с последними и крыловидные кости соединяются лишь с наружными крыловидными костями. У лисорофов, хвостатых и безногих парасфеноид очень широкий, а крыловидные кости соединяются сзади с ушными капсулами, но не с парасфеноидом (исключение — *Cryptobranchidae*). У лисорофов и *Proteidae* крыловидные кости направлены вперед вдоль парасфеноида и соединяются с сошниками и небными (лисорофы), или же только с небными костями (*Proteidae*). У остальных хвостатых и безногих крыловидные кости укорочены и направлены вперед и наружу, соединяясь с небными и челюстными костями (безногие), с одними челюстными (*Tylostriton*), либо оканчиваясь свободно (остальные хвостатые). У *Salamandroidae* небные кости срастаются с сошниками и отдают длинные отростки, следующие назад вдоль парасфеноида (рис. 4и).

Сошники прилегают впереди к предчелюстным костям. У многих апсидоспондильных и некоторых лепоспондильных (*Diplocaulus*, хвостатые, безногие) между этими костями обра-

зуется переднее небное отверстие (*fenestra palatinum anterior*) — парное или непарное. У современных земноводных в этой области расположена межчелюстная железа, и допускают, что увеличение переднего небного отверстия связано с разрастанием этой железы. Ромер (Romer, 1947) склонен считать, что в переднее небное отверстие входили при закрывании рта клыки, расположенные на симфизе нижней челюсти.

Отверстия внутренних ноздрей (хоаны) в типичных случаях расположены между предчелюстными, челюстными, небными и сошниковыми костями. Однако у многих лабиринтодонтов и лепоспондильных, в частности у большинства стереоспондильных и у современных хвостатых и безногих, сошники смыкаются с челюстными костями впереди хоан, отнесая от последних предчелюстные кости. У некоторых *Brachyuroidea* от хоан отнесается и челюстная кость.

Крыловидная кость развита почти по всей длине небноквадратного хряща. У земноводных она разделяется на три отдела. Центральный утолщенный отдел крыловидной кости прилегает к мозговой коробке в области базиптеригондных отростков. Передняя, небная, ветвь крыловидной кости соединяется с наружной крыловидной и (обычно) небной костями, а у форм, с несильно развитыми межптеригондными ямами, — и с сошником. Задняя, квадратная, ветвь крыловидной кости имеет вид вертикальной пластинки, протягивающейся вдоль затылочно-ушичного отдела мозговой коробки и соединяющейся на конце с квадратной и чешуйчатой костями. Центральный отдел крыловидной кости у форм с открытым небом ограничивает сзади межптеригондную яму. Квадратная ветвь образует внутренний край большого отверстия для челюстной мускулатуры, называемого аддукторной вырезкой, или основным (нижним) височным окном (*incisura adductoris*, или *fenestra basitemporalis*). Спереди эта вырезка ограничена задним краем небной ветви крыловидной кости и наружной крыловидной костью, сзади — квадратной костью, а снаружи — квадратноскуловой и скуловой или челюстной костями. В случае утраты наружной крыловидной кости край аддукторной вырезки может достигать и небной кости.

Все покровные кости неба имеют, по-видимому, висцеральное происхождение. Сошники, небные и наружные крыловидные кости соответствуют зубным пластинкам предчелюстной висцеральной дуги, а парасфеноид — сросшимся зубным пластинкам челюстной дуги (Jarvik, 1966). Подобные зубные пластинки развиты на

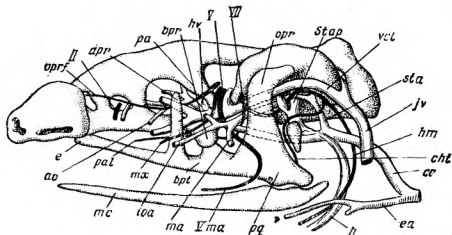


Рис. 5. Небноквадратный хрящ примитивных наземных позвоночных и его соотношение с кровеносными сосудами и нервами.

II, V, VII – корни черепномозговых нервов; *aa* – надглазничная артерия, *apr* – восходящий отток неквадратного хряща, *bpt* – базальный отток неквадратного хряща, *bpr* – базинтервогидный отток, *ca* – сонная артерия, *chd* – барабанная струна (внутренняя нижнечелюстная ветвь VII черепномозгового нерва), *e* – змиевидный отток неквадратного хряща, *ea* – наружная сонная артерия, *h* – рожки подъязычного аппарата, *hm* – подъязычная ветвь VII черепномозгового нерва, *hu* – гипофизарная вена, *foa* – межглазничная артерия, *fo* – зрительная вена, *ma* – нижнечелюстная артерия, *V ma* – нижнечелюстная ветвь V черепномозгового нерва, *pa* – менinges хряща, *prf* – глубокая глицинальная ветвь V черепномозгового нерва, *pila* – *pila intellecta*, *pel* – небная ветвь VII черепномозгового нерва, *pr* – неквадратный хрящ, *sa* – стапедальная артерия, *stop* – слуховая косточка, *scf* – боковая головная вена (по Goodrich, 1930)

жаберных дугах костных рыб, и зубы, расположенные на покровных костях неба примитивных наземных позвоночных, унаследованы ими непосредственно от рыб. По мнению Ярвика, сошники и парасфеноид происходят из зубных пластинок инфрафарингеальных элементов висцеральных дуг, а небные и наружные крыловидные кости — из зубных пластинок верхнего элемента предчелюстной дуги. Разрастание парасфеноида наземных позвоночных назад Ярвик объясняет включением в его состав зубных пластинок инфрафарингеальных элементов гиоидной дуги. Аналогичное разрастание парасфеноида назад происходит и у лучеперых рыб, у которых гетерогенность парасфеноида легко выявляется. Гетерогенное происхождение имеет, возможно, и небноквадратный хрящ, в состав которого вошли, по-видимому, верхние элементы как челюстной, так и предчелюстной дуг (Jarvik, 1960).

Небноквадратный хрящ соединяется с мозговой коробкой не только посредством покровных костей, но и непосредственно. Передний конец небноквадратного хряща срастается с мозговой коробкой в области носовых капсул, образуя переднюю квадратночерепную комиссуру (*commissura quadrato-cranialis anterior*). Кроме того, центральный отдел небноквадрат-

ного хряща образует тройное соединение с мозговой коробкой — в области базиптеригоидных отростков базисфеноида (1), с передней поверхностью ушной капсулы (2) и с латеросфеноидной областью сфензимоида (3). Первое из этих соединений образует базальную квадратночерепную комиссуру, или базиптеригоидное сочленение (*commissura quadrato-cranialis basalis*, или *articulatio basipterygoideus*), второе — ушную квадратночерепную комиссуру (*commissura quadrato-cranialis oticus*), а третье — восходящую квадратночерепную комиссуру (*commissura quadrato-cranialis ascendens*). Между задней половиной небноквадратного хряща и мозговой коробкой сохраняется так называемый квадратночерепной проход (*meatus quadrato-cranialis*), через который проходит боковая вена головы, внутренняя сонная артерия и главная ветвь VII черепномозгового нерва (рис. 5).

хряща срастается с задней стенкой носовой капсулы (*planum antorbitale*). У остальных хвостатых и безногих передний конец небно-квадратного хряща недоразвивается и передняя комиссура во взрослом состоянии исчезает. Однако передняя комиссура имелась и у ископаемых земноводных — по крайней мере у лабиринтодонтов, у которых ее строение удается восстановить по отпечаткам на небной кости (Säve-Söderbergh, 1936; Wilson, 1941; Шишкин, 1960а). Небноквадратный хрящ у лабиринтодонтов раздваивался на переднем конце, охватывая восходящий отросток небной кости. Внутренний отросток переднего конца образовывал переднюю комиссуру в узком смысле этого слова, наружный же, называемый квадратнорешетчатым (*processus quadrato-ethmoidalis*), срастался с задним челюстным отростком (*processus maxillaris posterior*) эмбриональной *planum antorbitale* (= *lamina orbito-nasalis*), образующей вентролатеральную часть задней стенки носовой капсулы. Среди современных земноводных оба отростка переднего конца небноквадратного хряща выражены только у личинок бесхвостых. Обычно полагают, что у взрослых бесхвостых связь переднего конца небноквадратного хряща с мозговой коробкой осуществлена слиянием квадратнорешетчатого отростка с задним челюстным, собственно же передняя квадратно-челюстная комиссура исчезает. Однако по некоторым новым данным (Reinbach, 1939, 1951; Jarvik, 1942) переднее соединение небноквадратного хряща взрослых бесхвостых образовано обоими слившимися отростками.

В области трех задних комиссур образуется верхняя крыловидная кость. У примитивных рахитомов (*Edops*) в основании верхней крыловидной кости с внутренней стороны имеется глубокая ямка (*recessus conoideus*), в которую входит базиптеригондный отросток базисфеноида; базиптеригондное сочленение у примитивных лабиринтодонтов подвижное. Верхняя часть эпиптеригоида разделяется на передний, восходящий, отросток (*processus ascendens*) и на задний, ушной (*processus oticus*), образующие соответствующие комиссуры. Ушной отросток соединяется со специальным околушным гребнем (*crista parotica*) на передней поверхности ушной капсулы. Восходящий отросток отделяет переднюю (глубокую глазничную) ветвь тройничного нерва от задних (верхней и нижнечелюстной). Связь восходящего отростка с мозговой коробкой обычно выражена слабо.

У большинства земноводных область задних соединений небноквадратного хряща с мозговой коробкой существенно перестраивается

(рис. 6). Изменения связаны главным образом с редукцией верхней крыловидной кости и преобразованием подвижного базиптеригондного сочленения в неподвижное. Верхняя крыловидная кость, очень хорошо развитая у примитивных рахитомов (*Edops*) и некоторых лепоспондильных (*Phlegethonia*), недоразвивается и утрачивает связь с квадратной костью у батрахозавров и большинства лабиринтодонтов и совсем не окостеневает у всех современных земноводных и у лисорофов. По мере редукции верхней крыловидной кости *recessus conoideus* смещается с ее внутренней поверхности на крыловидную кость, подстилающую область базиптеригондного сочленения, а у поздних лабиринтодонтов и многих нектридий подвижное сочленение верхней крыловидной кости и базисфеноида замещается неподвижным шовным соединением крыловидных костей с парасфеноидом. При этом *recessus conoidei* сохраняются на крыловидных костях над шовной поверхностью, а базиптеригондные отростки могут полностью терять связь с верхними крыловидными костями. У большинства стереоспондильных и некоторых нектридий область шовного соединения крыловидных костей с мозговой коробкой разрастается назад и включает боковые затылочные кости. Среди современных земноводных базиптеригондное сочленение остается подвижным у бесхвостых и немногих хвостатых.

Соединение восходящего отростка небноквадратного хряща с мозговой коробкой может замещаться его соединительнотканым соединением с крышей черепа, особенно у форм с неокостеневающей латеросфеноидной областью сфензмоза (сеймуриаморфы). У современных бесхвостых восходящий отросток исчезает, а у хвостатых остается лишь в личиночном состоянии. Ушной отросток сохраняется у всех земноводных, по крайней мере в хрящевом состоянии, и обычно срастается с околушным гребнем.

Квадратная кость, образующая ориентированный поперечно мышелок челюстного сочленения, перекрывается снаружи чешуйчатой и квадратноскуловой костями. При недоразвитии верхней крыловидной кости квадратная кость может иногда подвижно сочленяться с чешуйчатой (лисорофы, некоторые хвостатые *Ambystomatidae*). Череп с подвижной квадратной костью называют стрептостилическим в отличие от монотилического черепа с неподвижной квадратной костью. Между квадратной и квадратноскуловой костями иногда отмечают большое квадратное отверстие (*foramen quadratum*), через которое к нижней челюсти проходит ветвь тройничного

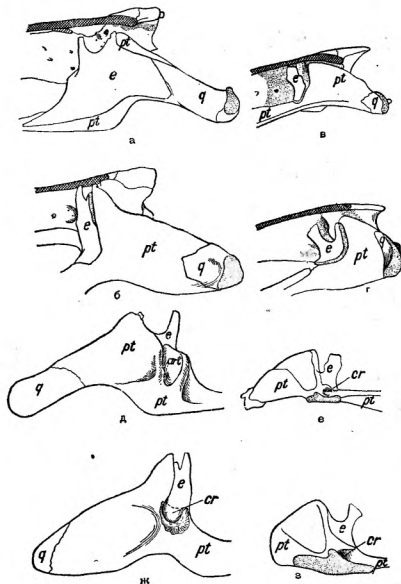


Рис. 6. Базиптеригонное сочленение лабиринтодонт' снаружи (а — в) и с внутренней стороны (д — з):

а, д — *Edops* Romer et Witter; б, е — *Eryops* Cope; в, ж — *Benthosuchus* Efremov; г, з — *Lyrocephalus* Witman
 art — сочленовная ямка, cr — recessus conoideus, e — верхняя крыловидная кость, pt — крыловидная кость,
 q — квадратная кость (по Romer, 1947)

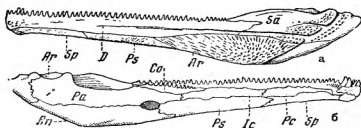


Рис. 7. Нижняя челюсть *Benthosuchus suschkini* (Efremov):

а — снаружи, б — с внутренней стороны

Кости: Ar — сочленовная, Al — угловая, Co — венечная, D — зубная, Ic — промежуточная венечная, Pa — предсочленовная, Pc — передняя венечная, Ps — задняя пластинчатая, Sa — надугловая, Sp — пластинчатая (Быстров, 1957)

нерва. Чаще это отверстие пронизывает квадратноскуловую кость, и тогда его называют окологвадратным (*foramen paraquadratum*).

Нижняя челюсть образована эмбриональным меккелевым хрящом (*cartilago Meckeli*), на поверхности которого развиваются покровные кости (рис. 7). Обычно окостеневает лишь задняя часть меккелева хряща, сочленяющаяся с квадратной костью и образующая сочленовную кость нижней челюсти (*articular*). У современных бесчелюстных окостеневает также самая передняя часть меккелева хряща, где образуется подбородочная кость (*mentale*). Дополнительное окостенение в передней части меккелева хряща указано и для некоторых трематозавров. Только у наиболее примитивных земноводных (*ихтиостеги*) меккелев хрящ окостеневает более или менее полно, как и у кистеперых рыб.

Первично у земноводных в состав нижней челюсти входило девять покровных костей. В передней половине челюсти образуется шесть костей: зубная (*dentale*) — по верхнему краю челюсти, две пластинчатые, передняя и задняя (*spleniale* и *postspleniale*) — по нижнему краю челюсти и три венечные — передняя, промежуточная и собственно венечная (*praeacgonioideum*, *interacgonioideum* и *acgonioideum*), расположенные на внутренней поверхности челюсти, вдоль нижнего края зубной кости; иногда задняя венечная кость выходит на верхний край челюсти позади зубной кости. В состав задней половины челюсти входит всего три кости: надугловая (*supraangulare*), развитая на ее наружной поверхности, предсочленовная (*praearticular*), покрывающая ее внутреннюю сторону, и угловая (*angulare*), образующая задненижний угол челюсти. Предсочленовная кость обычно глубоко вклинивается вперед между венечными и пластинчатыми и зачастую срастается с сочленовной. Пластинчатые кости развиты преимущественно на внутренней поверхности челюсти. Венечные кости иногда срастаются друг с другом.

Покровные кости нижней челюсти окружают со всех сторон неокостеневшую часть меккелева хряща. В ископаемом состоянии этот хрящ не сохраняется, и на его месте внутри челюсти образуется так называемый меккелев канал (*canalis Meckeli*). В этом канале внутри челюсти проходят также кровеносные сосуды и нервы. Основной ряд нижнечелюстных зубов развит на зубной кости, но у большинства стегоцефалов имеются и внутренний ряд зубов или же шагреневые поля из мелких зубиков и на венечных костях. Среди современных земноводных внутренний ряд нижнечелюстных зубов встречается только у безногих.

Обе ветви нижней челюсти объединяются симфизом, образованным зубными и передними пластинчатыми костями. На верхней поверхности челюсти, непосредственно впереди сочленовной ямки для квадратного мышечка развита глубокая аддукторная, или мышечная, яма (*fossa adductores*), в которую входят мышцы, закрывающие рот (челюстные аддукторы). Через эту же яму в меккелев канал проникает внутренняя нижнечелюстная ветвь тройничного нерва; нижнечелюстная ветвь лицевого нерва входит в челюсть через отверстие у заднего края предсочленовной кости. Мышца, открывающая рот (*musculus depressor mandibulae*), прикрепляется к сочленовной кости позади челюстного сочленения, где обычно образуется засочленовный отросток (*processus retroarticularis*).

Аддукторная яма ограничена сочленовной, надугловой, задней венечной и предсочленовной костями; порой ее край достигает и зубная кость. Задняя венечная кость вместе с надугловой иногда образует венечный отросток (*processus coronoideus*), поднимающийся снаружи над передней частью аддукторной ямы. На внутренней поверхности челюсти, между предсочленовной, угловой и задней пластинчатой костями расположено заднее меккелево отверстие (*foramen Meckeli posterior*), сообщающееся с меккелевым каналом. Переднее меккелево отверстие (*foramen Meckeli anterior*) у лабиринтодонтов расположено в задней пластинчатой кости, а у батрахозавров — обычно между предсочленовной и обеими пластинчатыми костями. Через оба меккелевых отверстия из нижней челюсти выходят веточки внутренней нижнечелюстной ветви тройничного нерва. У батрахозавров оба меккелевых отверстия иногда очень крупные (*Pteroplax*).

У современных земноводных число покровных костей нижней челюсти резко уменьшено. У бесчелюстных земноводных сохраняются лишь зубная и предсочленовная кости; с последней срастается и угловая. У хвостатых сохраняются еще и пластинчатая кость, угловая же иногда остается самостоятельной. У безногих также имеется пластинчатая кость, в состав которой вошли и венечные; комплексная пластинчатая кость безногих несет внутренний ряд нижнечелюстных зубов.

Зубы у земноводных первично размещались двумя рядами. Наружный ряд был развит на предчелюстной и челюстной костях в верхней челюсти и на зубной кости — в нижней; внутренний ряд располагался на сошнике, небной и наружной крыловидной костях — сверху и на всех трех венечных костях — снизу. Кроме того, все покровные кости неба (сошники, небные,

наружные крыловидные, крыловидные и реже парасфеноид) во многих случаях покрыты «шагренью» из мелких зубиков, иногда расходящихся радиальными рядами от области базицеригитоидного сочленения. Шагрень из мелких зубиков может развиваться и на венецных костях нижней челюсти, а в исключительных случаях — и на предсочленовой (Romer, 1947). Внутренний верхнечелюстной ряд крупных зубов называют небным.

В большинстве случаев зубы у земноводных острые, колючие, не дифференцированные на резы, клыки и коренные. Часто коронки зубов сплюснены в передне-заднем направлении (многие лабиринтодонты), иногда они сжатые с боков, листовидные (многие хвостатые), в некоторых случаях зубы бывают цилиндрическими (*Ophiderpeton*), а как исключение — резко уплощенными и расширенными (*Waggoneria*, *Pantylidae*); такие формы питались, по-видимому, раковинными моллюсками.

В ряде случаев отдельные зубы резко усилены и превращены в «клыки». У лабиринтодонтов обычно имеется пара клыков на симфизе нижней челюсти (их нет у брахиопид) и три пары клыков на небе: впереди хоан — на сошниках и позади хоан — на небных (исключая большинство триасовых форм) на наружных крыловидных костях. Небные клыки имелись и у кистеперых рыб и, по-видимому, были унаследованы от последних. У батрахозавров имелись только небные клыки, симфизные же отсутствовали. У микрозавров в клык может превращаться один из средних верхнечелюстных зубов, у типичных же лепоспондилных клыки отсутствуют.

Небный и внутренний нижнечелюстной ряды зубов часто недоразвиваются. У большинства ранних лабиринтодонтов и батрахозавров небный ряд представлен лишь парами клыков. У современных бесхвостых небные зубы развиты только на сошниках. У микрозавров все кости неба часто бывают покрыты шагренью из мелких зубиков, ряд же более крупных зубов, параллельный верхнечелюстному, отсутствует. Наружные челюстные зубы не развиваются лишь в редких случаях: почти все бесхвостые не имеют нижнечелюстных зубов, а отдельные их представители (жабы) вообще полностью утрачивают зубы. Как исключение, челюстные зубы исчезают и у некоторых хвостатых (*Sirenidae*), у которых они замещаются роговыми пластинками. Шагреньевые небные зубики исчезли у всех современных земноводных, кроме *Salamandroidea*.

Замечательной особенностью зубов лабиринтодонтов и батрахозавров, роднившей их с кистеперыми рыбами, было развитие сложной

складчатости дентина, почти полностью заполняющей полость пульпы (рис. 8). Такие зубы получили наименование лабиринтовых: в них полость пульпы превращается в «лабиринт» узких полостей, расположенных между складками дентина. Лепоспондилные, филоспондилные и современные бесхвостые утратили лабиринтовое строение зубов, которые у них имеют обширную полость пульпы.

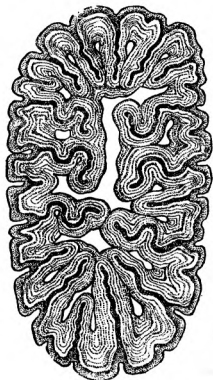


Рис. 8. *Benthosuchus suschikini* (Efremov). Зуб в поперечном разрезе (Быстров, 1939)

По способу прикрепления зубы у большинства ископаемых земноводных были субтекодонтными или акродонтными: обычно они помещались в зачаточных альвеолах и встраивались основанием с поверхностью костей; челюстные зубы во многих случаях помещались на дне общего продольного желобка. У современных земноводных небные зубы всегда акродонтные. Челюстные зубы у современных земноводных или акродонтные (у безногих), или плевродонтные, расположенные в желобках на внутреннем крае челюстей (у хвостатых и бесхвостых). Замещающие зубы закладываются или между функционирующими (у большинства лабиринтодонтов), или с внутренней стороны у основания изношенного (у современных земноводных). Зоны замещения смещаются спереди назад волнами, так что в пределах одной че-

люсти можно наблюдать чередование молодых, старых и замещаемых зубов.

Особое место в черепе земноводных занимают слуховая косточка, подязычный аппарат и кольцо склеротики. Слуховая косточка (stapes) по происхождению соответствует подвеску (hyomandibulare) рыб, соединявшему у них задний конец небноквадратного хряща с мозговой коробкой. У кистеперых рыб подвесок развилым проксимальным концом прилегался к ушной капсуле, а дистальным соединялся с квадратной костью и с вентральным отделом гиоидной жаберной дуги (sega-tohyale); кроме того, подвесок образовывал специальный оперкулярный отросток (processus opercularis), к которому прикреплялась жаберная крышка.

С переходом к наземной жизни полость брызгальца, расположенная непосредственно впереди подвеска, заполнилась воздухом и превратилась в полость среднего уха; ее передний край у земноводных ограничен внутренней поверхностью квадратной ветви крыловидной кости. Жаберная крышка заместилась упругой барабанной перепонкой, а связанный с нею подвесок принял функцию передачи звуковых колебаний от барабанной перепонки к внутреннему уху. В той или иной форме в слуховой косточке наземных позвоночных представлены все первичные соединения подвеска. Его проксимо-вентральный конец превратился в подошву слуховой косточки, замыкающую овальное окно ушной капсулы, а проксимо-дорсальный — в верхний отросток слуховой косточки (processus dorsalis), связывающий ее с околозатылочным отростком. Связь подвеска с квадратной костью представлена внутренним отростком слуховой косточки (processus internus); с производным нижнего отдела гиоидной дуги слуховая косточка связана нижним отростком (processus inferior), оперкулярный же отросток подвеска, по мнению некоторых авторов (Eaton, 1939; Romer, 1941; Westoll, 1943b и др.), превратился в наружный, или барабанный, отросток слуховой косточки (processus externus, или tympanicus), связывающий ее с барабанной перепонкой. Однако в деталях слуховая косточка земноводных резко отличается от подвеска кистеперых рыб и зачастую с трудом может быть сравнима с последним.

Поэтому выдающийся интерес представляет слуховая косточка плезиопод. У единственного описанного их представителя — верхнекарбонowego *Hesperoherpeton* — она даже в деталях выглядит вполне сходной с подвеском кистеперых. Слуховая косточка этого животного очень массивна; развилым проксимальным концом она соединяется

с ушной капсулой, а дистальным — с квадратной костью. Тело кости образует и оперкулярный отросток, вполне сходный с одноименным отростком кистеперых. Авторы, описавшие *Hesperoherpeton* (Eaton, Stewart, 1960), правда, называют этот отросток барабанным, однако строение всей ушной области делает весьма маловероятным наличие у плезиопод барабанной перепонки. Надо полагать, это животное не обладало еще средним ухом.

Среди остальных земноводных, пожалуй, более примитивное положение занимает слуховая косточка у лепоспондильных и у микрозавров, у которых она также протягивается от ушной капсулы к квадратной кости. Однако другие связи подвеска в слуховой косточке лепоспондильных недоразвиваются. Барабанный перепонки и, соответственно, наружного отростка слуховой косточки лепоспондильные не имеют, связь с вентральным отделом гиоидной дуги прослеживается только в онтогенезе (безоигие, гиоиниды), дорсальный же отросток слуховой косточки у них четко не выражен; возможно, правда, что характерное для большинства хвостатых соединение слуховой косточки с чешуйчатой костью, замещающее ее соединение с квадратной, осуществляется через дорсальный отросток.

Совершенно по-иному построена слуховая косточка у апсидоспондильных и батрахозавров. У них она направлена от овального окна ушной капсулы не к квадратной кости, а косо наружу и вверх, к области ушной вырезки. На дистальном конце слуховой косточки имеется, по-видимому, хрящевый наружный отросток, связанный с барабанной перепонкой; наружный отросток развит и у современных апсидоспондильных — у бесхвостых. Ясно выраженный дорсальный отросток известен только у брахиоподов *Dvinosaurus* и *Batrachosuchus*; у остальных лабиринтодонтов и батрахозавров дорсальный отросток или был зачаточным (*Edops*), или дегенерировал. Ни нижнего, ни внутреннего отростков у апсидоспондильных и батрахозавров не известно; возможно, что слуховая косточка соединялась с квадратной связкой (*Baphetes*). Лишь у неотенического *Dvinosaurus* слуховая косточка была несколько наклонена вниз и, может быть, соединялась на конце с квадратной хрящом. Ушная вырезка у *Dvinosaurus* недоразвивалась, и барабанная перепонка, по-видимому, отсутствовала (Bystrow, 1938). Проксимальный конец слуховой косточки у лабиринтодонтов был расширен, зачастую слегка развилым и соединялся швом с передне-нижним краем овального окна; в некоторых случаях (*Edops*, некоторые трематозавры) указывают даже на

прирастание слуховой косточки к краю овального окна (Säve-Söderbergh, 1936; Romer, Witter, 1942). Массивность и неподвижность слуховой косточки лабиринтодонтов резко отличают ее функционально от слуховой косточки пресмыкающихся с барабанной перепонкой.

Слуховая косточка пересекает в поперечном направлении квадратночерепной проход и имеет определенные топографические соотношения с проходящими в нем сосудами и нервами. У наземных позвоночных латеральная головная вена проходит назад над базиптеригоидным сочленением, с внутренней стороны от ушного отростка небноквадратного хряща, и выходит из черепа над слуховой косточкой, с внутренней стороны от ее дорсального отростка. Внутренняя сонная артерия проходит в квадратночерепном проходе под слуховой косточкой; впереди она выходит из квадратно-черепного прохода, спускаясь к основанию черепа с внутренней стороны от базиптеригоидных отростков. От задней части внутренней сонной артерии отходит дорсальная ветвь, называемая разными авторами глазничной артерией (*arteria orbitalis*), височно-нижнечелюстной артерией (*arteria temporo-mandibularis*), или артерией слуховой косточки, или стапедальной (*arteria stapedialis*). Эта ветвь у лабиринтодонтов и современных беззубых проробает проксимальную часть слуховой косточки, у остальных же земноводных проходит над ее телом, с внутренней стороны от дорсального отростка, и выходит на дорсальную поверхность окологзатылочного отростка ушной капсулы. Наконец, главная (подязычно-нижнечелюстная) ветвь лицевого нерва проходит в квадратночерепном проходе вместе с латеральной веной головы и загибается вниз позади слуховой косточки (см. рис. 5). Интересно отметить, что у современных хвостатых главная ветвь лицевого нерва проходит под слуховой косточкой. Внутренняя нижнечелюстная ветвь лицевого нерва, или так называемая барабанная струна (*chorda tympani*), отходящая от главной ветви позади слуховой косточки, у всех земноводных идет непосредственно к нижней челюсти. У пресмыкающихся она предварительно загибается вверх, пересекая полость среднего уха и перекидываясь через слуховую косточку наружу от дорсального отростка.

У современных земноводных, кроме слуховой косточки, имеется еще так называемый крышечный, или оперкулярный хрящ (*operculum*), замыкающий овальное окно ушной капсулы позади основания слуховой косточки и связанный мышцей с плечевым поясом.

Хрящ этот генетически не связан со слуховой косточкой, а развивается из материала ушной капсулы; у беззубых и преимущественно водных хвостатых он вторично сростается со слуховой косточкой, образуя расширенную подошву последней. Возможно, что в той или иной форме оперкулярный хрящ имеется и у ископаемых земноводных.

Функциональное назначение оперкулярного хряща еще не установлено окончательно. Допускают, что его связь с плечевым поясом делала возможным проведение к внутреннему уху звуков, распространяющихся по субстрату (в почве). Таким образом, «оперкулярный» звукопроводящий аппарат представлен у земноводных передними конечностями, оперкулярной мышцей и оперкулярным хрящом. У наземных хвостатых и единичных бесхвостых слуховая косточка может редуцироваться, и тогда оперкулярная система звукопроводения оказывается единственной функционирующей у взрослых животных. У водных хвостатых и беззубых лягушек, наоборот, может исчезать самостоятельный оперкулярный хрящ.

Сходное со слуховой косточкой происхождение имеют подъязычный аппарат и скелет гортани, образующийся за счет вентральных отделов жаберных дуг. Дорсальные отделы жаберных дуг у земноводных исчезают, исключая *hyomandibulare*, превращенное в слуховую косточку.

Более примитивное строение подъязычный аппарат имеет у лепоспондилных, особенно у беззубых, у которых подъязычный аппарат представлен очень просто построенными *ceratohyale* и тремя-четырьмя нерасчлененными жаберными дугами, остающимися хрящевыми. Связочный хрящ (*basibranchiale*) развивается только между гюидной и первой жаберной дугами; обе эти дуги сращены со связочным хрящом.

Сходно построено подъязычный аппарат у личинок хвостатых. Однако у них жаберные дуги расчленены на *ceratobranchialia* и *hyobranchialia*, а связочный хрящ развит намного сильнее, чем у беззубых. При метаморфозе жаберные дуги частично дегенерируют и утрачивают членистость, а форма *ceratohyale* может заметно усложняться. Неотенические хвостатые по строению подъязычного аппарата близки к личинкам. Подъязычный аппарат хвостатых окостеневает не полностью.

Особенно усложнен подъязычный аппарат у современных бесхвостых, у которых отдельные жаберные дуги утрачивают индивидуальность, образуя широкую пластинку подъязычной кости (*hyoideum*), а *ceratohyalia* образуют передние рожки последней (*cornua ante-*

giões hyoidei), соединяющие подъязычную кость с ушной областью черепа.

Среди ископаемых земноводных подъязычный аппарат известен лишь у единичных неонектических лабиринтодонтов (*Dvinosaurus*), где он оказывается построенным по типу личинок современных хвостатых. Сходство это настолько значительно, что позволяет говорить о сохранении такими лабиринтодонтами позднего жабрного дыхания (Bystrow, 1938, 1947; Быстров, 1951, 1957, 1957a).

Скелет гортани, представленный у земноводных парными черпаловидными (*cartilago arthrenoidea*), а иногда (у бесхвостых) и непарным кольцевидным хрящом (*cartilago cricoidea*), никогда не окостеневает и не сохраняется в ископаемом состоянии.

Последний элемент скелета головы составляет так называемое кольцо склеротики (*apulus sclerotici*) — кольцо тонких костных пластинок, образующееся в фиброзной оболочке глаз. В ископаемом состоянии эти косточки сохраняются в виде кольца из 20—30 отдельных пластинок, расположенных в глазоцепах. Кольцо склеротики свойственно большинству позвоночных, кроме акул, млекопитающих и современных земноводных. Среди ископаемых земноводных кольцо склеротики было распространено очень широко, хотя в большинстве случаев оно не сохраняется в ископаемом состоянии.

Позвоночник земноводных отличается от позвоночника рыб резким усилением нервных дуг и дифференциацией отделов крестцового и (обычно) шейного. Разрастание нервных дуг связано с усилением спинной мускулатуры, нагрузка на которую в условиях наземного передвижения резко повысилась. Возрастая нагрузка парных конечностей привела к установлению непосредственной связи таза с ребрами заднего туловищного позвонка, превратившегося в крестцовый. Обособление шеи, сделавшее возможными самостоятельные движения головы, выразилось в потере непосредственного костного соединения плечевого пояса с черепом, в развитии затылочного мыщелка и в связанной с последней специализации переднего шейного позвонка; движения головы весьма важны наземным позвоночным при захватывании пищи и защите от врагов. Плечевой пояс у наземных позвоночных остался связанным с ребрами лишь мышцами (отчасти в связи с дыхательной функцией грудной полости), однако усиление последних привело к упрочению соединения ребер с позвонками. Ребра у наземных позвоночных стали двулопастными, причем к непосредственному сочленению ребра с

телом позвонка добавилось его дополнительное сочленение с нервной дугой.

Замечательная особенность позвоночника у земноводных — различное происхождение тел позвонков у разных их представителей. Кистеперые рыбы не имели цельных тел позвонков; у них тело каждого позвонка было образовано тремя самостоятельными косточками, с которыми сверху соединялись нервные дуги. У таких близких к земноводным кистеперых рыб, как *Eusthenopteron*, главную массу тел позвонков образовывал передний парный элемент, называемый типцентром, или интерцентром (*hyposentrum*, или *intercentrum*), а парный плеврентр, или гастрцентр (*pleurocentrum*, или *gastrocentrum*) дополнял верхнюю часть тела позвонка сзади; нервные дуги вклинивались с каждой стороны между типцентром и плеврентром. Наиболее примитивные земноводные (ихтиостеги) унаследовали от кистеперых рыб столь же расчлененные позвонки (только типцентр сделался у них непарным), однако в позднейших группах земноводных позвонки претерпели разнообразное изменение своего состава. Отчасти превращения эти были связаны с формированием цельных тел позвонков, совершившимся независимо в различных группах земноводных.

Строение позвоночника издавна кладется в основу разделения земноводных на соподчиненные группы. Даже наименования ряда групп даны по характерному для них типу строения позвоночника. Принципы классификации земноводных, основанный на строении позвоночника, сохранил свое значение и в наше время, хотя и перестал быть самодовлеющим: накопление материалов показало, что один и тот же тип позвоночника мог развиваться параллельно в различных группах земноводных.

Выделяют семь основных типов строения позвоночника земноводных (рис. 9): рахитомный, стереоспондильный, эмболомерный, гастрцентральный, филоспондильный, нотоцентральный и лепоспондильный. В основе всех их стоит, по-видимому, рахитомный, унаследованный непосредственно от кистеперых рыб.

1. Тело рахитомного позвонка образовано тремя самостоятельными окостенениями: передним непарным — типцентром и задним парным — плеврентром. Типцентр имеет серповидную форму и образует большую часть ventральной поверхности позвонка, плеврентры всегда смещены несколько вверх. Внутри рахитомного позвонка постоянно сохраняется хорда. Нервные дуги

остаются самостоятельными и сочленяются с телом позвонка между типоцентром и плевроцентром. У заднего края типоцентра развита фасетка для прикрепления головки ребра,

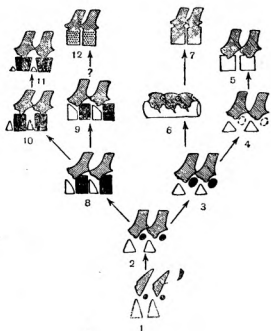


Рис. 9. Схема эволюции позвоночника земноводных (невральные дуги заштрихованы, плевроцентры зачерчены, типоцентры показаны белым):

1 — рахитомные позвонки кистеперых рыб, 2 — примитивные рахитомные позвонки земноводных, 3 — типичные рахитомные позвонки земноводных, 4 — нерахитомные позвонки, 5 — стереоспондилные позвонки, 6 — филлоспондилные позвонки, 7 — нотоцентральные позвонки, 8 — протоземломерные позвонки, 9 — эмболомерные позвонки, 10 — протогастроцентральные позвонки сеймуриформов, 11 — типичные гастроцентральные позвонки пресмыкающихся, 12 — лепоспондилные позвонки

иногда выступающая наружу на нижнем поперечном отростке, или парапофизе (parapophysis). Фасетка для бугорка ребра развита на верхнем поперечном отростке, или диапофизе (diapophysis), образованном невральной дугой. Типоцентры хвостовых позвонков несут гемальные дуги, или шевроны (haemaphysus), охватывающие с боков хвостовые кровеносные сосуды. Невральные дуги (neurapophyses) рахитомных позвонков обычно срастаются друг с другом, образуя остистый отросток (processus spinosus). Рахитомные позвонки развиты у ихтиостег, у подавляющего большинства рахитомных лабиринтодонтов, у многих трематозавров и ряда других ранних стереоспондилных.

2. В стереоспондилном позвонке плевроцентры редуцируются, а типоцентр разрастается и образует полное дисковидное тело. Невральные дуги стереоспондилного позвонка соединяются с типоцентром швом. В хвосте гемальные дуги сращены с телами позвонков. Тела стереоспондилных позвонков обычно несколько двояковогнутые (амфицельные), прободенные хордой, но иногда хорда в телах позвонков исчезает (например, у плагизавров), сами же позвонки становятся выпуклыми спереди и вогнутыми сзади — опистосельными (отдельные спинные позвонки *Eupelorus*). Стереоспондилные позвонки характерные для большинства поздних стереоспондилных лабиринтодонтов. Ранние стереоспондилные обычно имели позвонки, переходные по типу между рахитомными и стереоспондилными и называемые неоррахитомными. В них плевроцентры сохраняются, но остаются хрящевыми, типоцентры же не образуют полных дисков.

3. В эмболомерных позвонках плевроцентры срастаются друг с другом и образуют, как и типоцентр, полный диск. Таким образом, в эмболомерном позвонке каждой невральной дуге соответствуют два самостоятельных тела: переднее из них образовано типоцентром, а заднее — сросшимися плевроцентрами. Гемальные дуги сращены с типоцентрами хвостовых позвонков. Как типоцентр, так и плевроцентр эмболомерного позвонка амфицельные, прободенные хордой. Невральная дуга вклинивается сверху между обоими телами. Эмболомерные позвонки характерны для эмболомерных батрахозавров, но встречаются в исключительных случаях и среди рахитомных (*Dendrerpetontidae*) и даже стереоспондилных (*Tupilakosaurus*) лабиринтодонтов. У рахитомов с эмболомерными позвонками типоцентральный диск обычно остается неполным дорсально. У плезиопод и редко среди рахитомов известны и позвонки, переходные по строению между собственно рахитомными и эмболомерными (*Acanthostega*). В них плевроцентры, остающиеся парными, образуют диск, намного уступающий по размерам типоцентральному диску (Steen, 1937).

4. В гастроцентральные позвонках, развившихся из эмболомерных, плевроцентральный диск усиленно разрастается и вытесняет типоцентр; последний теряет связь с невральной дугой и сохраняется в виде серповидного тела (интерцентра), вклинивающегося между позвонками снизу. Типоцентры хвостовых позвонков несут гемальные дуги. Фасетка для головки ребра обычно сохраняет свое положение на рудименте типоцентра. Гастроцентральные позвонки характерны для сеймуриа-

морфов, среди которых лишь как исключение встречаются также эмболомерные позвонки (*Chroniosuchus*). От сеймуриаморфов гастродорсальные позвонки унаследовали и приоткрывающиеся, у которых гиоцентр зачастую полностью исчезает. Тело гастродорсального позвонка у земноводных всегда амфицельное, прободенное хордой. Невральные дуги обычно срастаются с телами позвонков.

5. В филлоспондиальном позвонке, также происходящем из рахитомного, невральные дуги усиленно разрастаются, обрастая сверху хорду, гиоцентр же и плевроцентры редуцируются. Филлоспондиальный позвонок характерен для брахиозавров. Гиоцентры у них обычно остаются хрящевыми и подстилают хорду снизу, плевроцентры же вообще недоразвиваются. Невральные дуги остаются парными.

6. Нотоцентральные позвонки, характерные для современных бесхвостых, имеют полные тела, образованные, однако, разросшимися основаниями невральных дуг; поэтому позвонки бесхвостых называют также эпихордальными. Гиоцентры и плевроцентры сохраняются лишь в виде рудиментов, прирастающих к телам позвонков. Нотоцентральные позвонки развились, по-видимому, из филлоспондиальных. Тела позвонков у бесхвостых первично амфицельные, но обычно они становятся вогнутыми только спереди (процельными) или (реже) вогнутыми сзади (опистоцельными).

Позвонки всех приведенных шести типов развиваются за счет окостенения эмбриональных хрящевых дуг, закладывающихся вокруг хорды, и потому Ромер (Romer, 1947) объединил все эти типы под названием апсидоспондиального (дугопозвонкового). Первично в области каждого позвонка закладываются четыре пары таких дуг: базальные — в передней половине позвонка и вставочные — в задней. Невральные дуги образуются из базидорсальных хрящевых дуг (*basidorsalia*), гиоцентр развивается путем слияния базивентральных дуг (*basiventralia*), происхождение же плевроцентров пока остается неясным. Одни авторы (Huene, 1942—1960) считают, что плевроцентры возникают из вентральных вставочных, или интервентральных, дуг (*interventralia*), интердорсальные же дуги (*interdorsalia*), по мнению Хюне, вошли у апсидоспондиальных и батрахозавров в состав невральных дуг. Другие авторы (Gadow, 1933) полагают, однако, что плевроцентр рахитомного позвонка образовался за счет интердорсальной дуги, а так называемый плевроцентр эмболомеров — путем слияния интердорсальных элементов с интервентральными. Позвонки сеймуриамор-

фов и высших наземных позвоночных образован, по Гадову, разросшимся интервентральным элементом, который он называет гастродорсальным, в отличие от собственно плевроцентра, имеющего интердорсальное происхождение. Гадов утверждает, что интердорсальные элементы у сеймуриаморфов исчезли, у рахитомов же, по его мнению, редуцировались интервентральные элементы (гастроцентры). На палеонтологическом материале различное происхождение плевроцентров (в широком смысле слова) у рахитомов, эмболомеров и сеймуриаморфов не подтверждается. Нет ясных данных и о вхождении в состав тел позвонков как интердорсальных, так и интервентральных дуг, хотя в некоторых старых работах встречаются указания о развитии в хвостовых позвонках единичных рахитомов (*Archegosaurus* и *Chelydosaurus*) вентральных окостенений под плевроцентрами, т. е. гастродорсальными — по Гадову.

7. Лепоспондиальные позвонки возникают сразу как единое окостенение вокруг оболочки хорды. Эмбриональные хрящевые дуги у лепоспондиальных недоразвиваются и обычно появляются в онтогенезе лишь в виде сгущений мезенхимы. Поэтому происхождение позвонков лепоспондиальных не вполне ясно. Скорее всего, в состав позвонка лепоспондиальных вошли как гиоцентр, так и плевроцентры. Гемапофизы у них сращены с телами хвостовых позвонков, а фасетки для реберных головок расположены на теле позвонка. Хюне (Huene, 1956—1960) называет лепоспондиальные позвонки псевдодорсальными и считает, что их тела образованы за счет гиоцентров, как и у стереоспондиальных. Однако, по мнению Хюне, в отличие от стереоспондиальных, интердорсальные дуги у лепоспондиальных не вошли в состав невральных дуг. У ископаемых лепоспондиальных тела позвонков обычно глубокоамфицельные, прободенные хордой («пустотелые»). Современные безногие сохраняют амфицельные (но не пустотелые) позвонки, среди хвостатых же преобладают опистоцельные позвонки. У некоторых ископаемых лепоспондиальных (лисорифы) невральные дуги не срастались с телами позвонков, а оставались отделенными от них швом. Такие позвонки получили название аделоспондиальных. По мнению Хюне, тело аделоспондиального позвонка образовано за счет обызвествления оболочки хорды, без участия как плевроцентров, так и гиоцентров; однако эта точка зрения мало обоснована.

Обычно лепоспондиальными считают и позвонки микрозавров, имеющих глубоко амфицельные позвонки, внешне очень схожие с

позвонками «настоящих» лепоспондильных. Однако у микрозавров гемопофизы в хвосте располагаются между позвонками, а не прирастают к ним; между позвонками расположены у микрозавров и фасетки для реберных головок. Стин (Steen, 1938) наблюдала у некоторых карбоновых микрозавров отпечатки самостоятельных хрящевых типочентров, включающихся между позвонками (*Microbrachis*). Все это говорит в пользу того, что типочентры у микрозавров не вошли в состав позвонков и что позвонок их, следовательно, является гастрочентральным, как и у сеймуриаморфов. Невральные дуги у микрозавров иногда остаются отделенными от тел позвонков швом (как и у «аделоспондильных»), но с возрастом обычно прирастают к последним.

Среди земноводных широко распространены различные варианты основных типов позвоночника, зависящие, в частности, от различной степени окостенения типочентров и плевроцентров. У рахитомов, например, типочентр передних позвонков иногда сохраняет следы парного происхождения из парных базивентральных элементов. Плевроцентры иногда срастаются друг с другом (*Eryops*, *Trimerorhachis*). Фасетки для реберных головок могут смешаться назад, заходя частично на плевроцентр. Все эти вариации указывают на возможную хрящевую связь отдельных элементов позвоночника рахитомных лабиринтодонт. Отметим еще, что остистые отростки, обычно очень невысокие у земноводных, у *Platyhystrix* резко удлиняются и образуют спинной «парус», аналогичный имеющемуся у некоторых пеликозавров.

Отдельные позвонки сочленяются друг с другом непосредственно поверхностью тел и с помощью специальных сочленовных отростков — зигапофизов (*zygapophyses*), развитых на невральных дугах. Передние сочленовные отростки (*praephygapophyses*) обращены сочленовными фасетками вверх и внутрь, задние (*postzygapophyses*) — назад и наружу. У сеймуриаморфов и некоторых пермских микрозавров невральные дуги резко утолщены, а зигапофизы широко расставлены и лежат в горизонтальной плоскости.

Кроме зигапофизов, у некоторых земноводных развиваются дополнительные сочленения между невральными дугами — зигосфены (*zygosphenes*) и зигантры (*zygantra*). Они особенно широко распространены у змеиных форм — у современных безногих, у аистопад, но встречаются и у земноводных с укороченным туловищем (*Diplocaulis*). Зигосфен представляет собой клиновидный отросток, образованный обеими невральными ду-

гами. Отросток этот отходит от передней поверхности невральных дуг между передними зигапофизами и сочленяется с ямкой — зигантром — на задней поверхности невральных дуг, между задними зигапофизами. У некоторых современных безногих между задними туловищными позвонками может развиваться еще одно дополнительное сочленение, образованное резко удлиненными парапофизами и так называемым гипапофизом впереди лежащего позвонка. Гипапофизом (*hypapophysis*) называют непарный отросток, отходящий от ventральной поверхности тела позвонка и направленный назад.

Общее число позвонков сильно варьирует. В большинстве случаев (лабиринтодонты, сеймуриаморфы, нектриды, некоторые хвостатые) в туловище входит 20—25 позвонков, у эмболомеров, микрозавров и большинства хвостатых число их повышается до 30—40, у змеиных же форм общее число позвонков вместе с хвостовыми достигает 100 (у аистопад, *Amphiuma* из хвостатых) или даже 270 (у некоторых безногих). У бесхвостых, наоборот, туловище резко укорачивается, и в состав его входит всего 9—10 позвонков; из этого числа два передних и три задних могут срастаться.

Дифференциация отделов позвоночника выражена неодинаково у разных земноводных. Наиболее примитивные из них, по существу, не имели шеи. У них затылочный мыщелок был глубоко вогнутым, и хорда, прободая позвонок, глубоко проникала в затылочно-ушной отдел черепа (ихтиостеги, плезиоподы). В некоторых случаях плечевой пояс был, по видимому, соединен с крышей черепа с помощью характерных для рыб покровных костей (эмболомер *Pteroplax*). В большинстве же случаев у земноводных дифференцируется единственный шейный позвонок — атлант (*atlas*); характерного для высших наземных позвоночных комплекса двух передних позвонков атлант-эпистрофей (*epistropheus*) у них никогда не бывает. Между атлантом и черепом иногда вклиняются самостоятельные невральные дуги «предпервого» позвонка, или проатланта (*proatlas*), известные, в частности, у лисорофов. У лабиринтодонт и сеймуриаморфов атлант построен по рахитомному типу, у лепоспондильных и бесхвостых тело атланта цельное. У лабиринтодонт с парным затылочным мыщелком типочентр атланта имеет парную ямку на своей передней конечности.

Атлант земноводных обычно несет пару укороченных ребер. Заметно укороченными бывают ребра и нескольких следующих за ним позвонков. Это позволяет говорить некоторым

авторам о включении в состав шейных позвонков, обладающих укороченными ребрами и расположенных (грубо) впереди плечевого пояса. У *Seymouria*, например, насчитывают три шейных позвонка. У земноводных, утративших парные конечности, границу между такими шейными и настоящими спинными позвонками проводить особенно трудно. Грегори (Gregory, 1948), например, насчитывает у анисопод *Phlegethonia* восемь шейных позвонков.

Крестец у земноводных обычно образован лишь одним позвонком. Некоторые лабиринтодонты с сильными конечностями (Dissorophidae), сеймуриоморфы и микрозавры (*Ostodolepis*) имели по два крестцовых позвонка. У единичных современных бесхвостых (Pipidae) в крестец может входить до трех сливающихся друг с другом позвонков. У безногих и анисопод крестца нет. Иногда допускают, что и у некоторых эмболомеров (*Pleuroplax*) тазовый пояс был связан с позвоночником лишь связками или мышцами (Watson, 1926), но это мало обосновано (Romer, 1947).

Хвост у земноводных обычно умеренно удлинненный, насчитывающий около 40 позвонков. Безногие земноводные имеют хвост относительно очень короткий, насчитывающий всего 25—30 позвонков. У современных бесхвостых хвоста нет, однако закрестцовые позвонки сохраняются и срастаются в одну удлиненную цилиндрическую кость — уrostиль (*urostyl*). Эта кость лежит в пределах туловища и образована главным образом не хвостовыми, а задними туловищными позвонками. В крестцовый превратился у бесхвостых один из средних туловищных позвонков. Область сочленения таза с позвоночником в филогенезе перемещалась у них ко все более передним позвонкам; процесс этот шел параллельно удлинению таза, столь характерному для бесхвостых.

Ребра у земноводных первично двухголовчатые, умеренно удлинненные, развитые на всех позвонках от атланта до передних хвостовых. Собственно головка (*capitulum*) ребра первично сочленяется с гипостерном, а дополнительный сочлененный отросток — бугорок (*tuberculum*) — с диапофизом, расположенным на нейтральной дуге. В некоторых случаях фасетка для головки ребра смещается в значительной степени на плевроцентр (*Archidia*, *Benthosuchus*). Передние («шейные») ребра укорочены, спинные ребра у большинства ископаемых земноводных удлинены, но не образуют грудной клетки. У современных хвостатых ребра резко укорочены, у бесхвостых же ребра обычно совсем утрачены или

сохраняются лишь на трех передних спинных позвонках.

На задних спинных позвонках обе головки ребер сближаются. У многих лабиринтодонтов слабо разделены головки и передних спинных ребер, у *Tuplakosaurus* же ребра одноголовчатые и прикрепляются к парапофизам. У бесхвостых ребра если и сохраняются, то всегда бывают одноголовчатыми и прикрепляются к диапофизам. У некоторых лабиринтодонтов (*Ichthyostega*, *Eryops*, *Trematops*) спинные ребра резко расширены и налегают друг на друга. Крестцовые ребра обычно короткие и широкие; у бесхвостых их нет, и таз сочленяется непосредственно с диапофизами крестцового позвонка.

Плечевой пояс у земноводных состоит из массивной, частично окостеневшей хрящевой пластинки, на которую спереди налегают покровные кости: клейтрум (*cleithrum*) — сверху и ключица (*clavicula*) — снизу. На вентральной стороне туловища между ключицами располагается непарная межключица — *interclavicula* (рис. 10). В эндохондральной части плечевого пояса, образующей ямку плечевого сочленения, обычно образуется лишь одно окостенение — лопаточно-коракоидное, или скапулокоракоид (*scapulocoracoideum*); центр этого окостенения находится, по-видимому, над областью плечевого сочленения. Самостоятельные лопатка (*scapula*) и коракоид (*coracoideum*) наблюдаются лишь у бесхвостых земноводных и у единичных стегоцефалов (*Seymouria*, *Diplocaulus*, *Pantylus*).

Сочленовная ямка плечевого сочленения, расположенная на заднем крае эндохондральной пластинки, у большинства ископаемых земноводных имеет сложную, винтообразную форму. Сверху и с внутренней стороны от сочленовой ямки развито заметное утолщение — супрагленоидная, или мезокоракоидная, дуга (*arcus supraglenoideus*, или *a. meso-coracoideus*). У ее края выше и ниже сочленовой ямки пластинку плечевого пояса пронизывают отверстия для нервов и сосудов. Третье отверстие пронизывает коракоидную часть плечевого пояса непосредственно под сочленовой ямкой. У современных земноводных супрагленоидная дуга не выражена, а сочленовная ямка для плечевой кости принимает правильно-округлую форму. У хвостатых земноводных коракоидная часть плечевого пояса образует значительный хрящевой отросток, направленный вперед и внутрь — так называемый передний коракоидный отросток (*proscoracoideum*). У бесхвостых земноводных в коракоидной части пояса образуется большое отверстие, разделяющее окостеневающую —

заднюю — часть коракоида от хрящевой, передней (просогоасоидеум).

Наружная поверхность покровных костей плечевого пояса — клейтрума, ключицы и межключицы — у стегоцефалов скульптурирована. Клейтрум, налегающий на передний край

возможно, в связи с прикреплением подязычных мышц. У сеймуриаморфов и в меньшей степени у микрозавров задний конец межключицы превращен в палочковидный отросток, заметно выступающий назад. Задний край этого отростка иногда бывает зазубренным (*Seymouria*).

У водных стегоцефалов вентральные покровные кости плечевого пояса — ключицы и межключица — резко расширены. У плагиозавров и клейтрум превращается в широкую пластинку, образующую лишь зачаточный ключичный отросток. У бесхвостых земноводных клейтрум недоразвит и сохраняется лишь на неокостеневающей части лопатки. Ключицы у бесхвостых налегают на хрящевой прокоракоид, межключица же не вклинивается между ними, а выступает от переднего края ключиц вперед. У хвостатых земноводных покровные кости плечевого пояса не образуются.

Грудина (sternum) у ископаемых земноводных никогда не окостеневает, хотя и была, по-видимому, развита в виде хряща, охватывающего сади оба коракоида. Ребра у земноводных никогда не достигают грудины и не образуют грудной клетки. У бесхвостых земноводных грудина может окостеневать, а обе половинки плечевого пояса, первично широко перекрывающие друг друга вентрально своими хрящевыми частями (подвижногрудный тип плечевого пояса), могут срастаться друг с другом по срединной линии (неподвижногрудный, или фирмистернальный, тип плечевого пояса). У хвостатых земноводных и, по-видимому, у стегоцефалов плечевой пояс был подвижногрудного, или акриферального, типа.

В тазовом поясе покровных костей нет. Эндохондральная пластинка тазового пояса разделяется в области сочленовой (вертлужной) впадины (acetabulum) на три кости: дорсальную, подздошную (ilium), соединяющуюся с крестцом, и две вентральные: переднюю — лобковую (pubis) и заднюю — седалищную (ischium) (рис. 11). Подздошная кость по положению сравнима с лопаткой, лобковая — с коракоидом, а задняя — с добавочным задним коракоидом (metasogasoideum), образующимся у некоторых пресмыкающихся. У всех современных земноводных и многих лабиринтодентов лобковая кость осталась хрящевой. У ихтиостег и некоторых микрозавров (*Gymnarthridae*) кости таза, как и скапулоракоид, не были обособлены друг от друга.

У ихтиостег и эмболомеров подздошная кость образует направленную вверх лопасть, от основания которой вверх и назад отходит узкий и длинный отросток. Дорсальная ло-

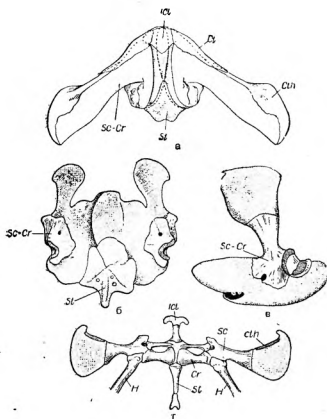


Рис. 10. Плечевой пояс земноводных:

а — *Eryops* Cope — сверху; б — *Salamandra* Linnaeus — сверху; в — *Sten* Linnaeus — сбоку; г — *Rana* Linnaeus — сверху; Cl — ключица, Cr — коракоид, Cl — клейтрум, H — плечевая, Icl — межключица, Sc — лопатка, Sc-Cr — скапулоракоид, St — грудина (а — по Miller, 1924; б, г — по Hille, van Kampen, Nierstrasz, Versteij, 1927; в — Bütschli, 1910)

лопаточной части пояса, обычно несколько расширен наверху. Ключица, соединяющаяся своим узким верхним краем с клейтрумом на переднем крае лопатки, загибается вниз и внутрь на вентральную поверхность животного и там обычно резко расширяется. Межключица, имеющая обычно несколько ромбическую форму, сочленяется с внутренними краями обеих ключиц и немного выступает по срединной линии назад. Передняя часть межключицы, расположенная между ключицами, у большинства лабиринтодентов резко сужена. Передний край межключицы иногда зазубрен,

пасть сочленялась, по-видимому, с крестцовым ребром, задний же отросток соединялся с несколькими (двумя-тремя) закрестцовыми ребрами мышцей или связкой. В филогенезе установление связи таза с закрестцовыми ребрами посредством заднего отростка, возможно, предшествовало развитию настоящего подвздошно-крестцового сочленения посредством

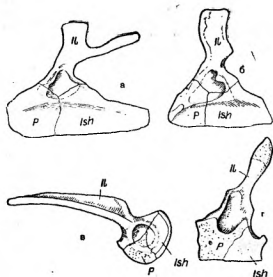


Рис. 11. Тазовый пояс земноводных сбкю:

а — *Archeria Casei*; б — *Eryops Cope*; в — *Rana Linnaeus*;
г — *Salamandra atra*.
И — подвздошная кость, Ish — седалищная кость, P — лобковая кость (по Lehman, 1955)

дорсальной лопасти. У некоторых эмболомелов (*Pteroplax*) специализированного крестцового ребра, вероятно, не было, и таз у них мог соединяться с ребрами лишь связками (Watson, 1926).

У сеймуриаморфов дорсальная лопасть разрасталась и объединялась с задним отростком, крестец же увеличивался до двух позвонков. У рахитомов, стереоспондиловых и лепопондиловых имелись только дорсальная лопасть, задний же отросток, видимо, редуцировался; у некоторых микрозавров и современных хвостатых дорсальная лопасть направлена косо вверх и назад. У современных бесхвостых сочленовная часть подвздошной кости разрастается вперед, образуя крайне удлиненное крыло подвздошной кости (*ala ilii*).

Вентральная часть таза у земноводных пластинчатого типа; лобковая и седалищная кости их никогда не бывают разделенными большими отверстиями или вырезками. Лобковая кость пронизана запирательным отверстием (*foramen obturatum*) для нерва. Вертлужная

впадина (*acetabulum*) правильная, округлая; верхний край ее обычно утолщен. На внутренней поверхности лобковой кости развит гребень для группы бедренных мышц (*m. puboischiofemoralis internus*). Лобковая и седалищная кости соединяются симфизом по срединной линии. У бесхвостых пластинка тазового пояса стоит вертикально, лобковая и седалищная кости полностью срастаются своими внутренними поверхностями; в образовании симфиза у бесхвостых участвуют и подвздошные кости.

Помимо обычных тазовых костей, у современных хвостатых обычно развит так называемый надлобковый хрящ (*epirubis*), представляющий собой Y-образную хрящевую палочку с развитым передним концом; задним концом надлобковый хрящ соединяется с передним краем тазового симфиза. В единичных случаях (*Ascapbus*, *Xenopus*) надлобковый хрящ известен и у бесхвостых. У хвостатых передний конец надлобкового хряща обычно прилежит к легким и, прижимаясь с помощью мышц к последним, способствует их опорожнению. О существовании надлобкового хряща у ископаемых земноводных ничего не известно. У *Ascapbus*, кроме надлобкового хряща, имеется и залобковый (*postpubis*), выступающий от тазового симфиза назад и тесно связанный с совокупительным аппаратом.

Передняя конечность у земноводных обычно четырехпалая, а задняя — пятипалая (рис. 12). Пятипалыми передними конечностями обладали лишь ихтиостеги, батрахозавры, некоторые нектриды (*Diceratosaurus*) и микрозавры (*Pantylus*). Исчезает всегда наружный (V) палец. У микрозавров число пальцев в передней конечности иногда уменьшалось до трех (*Microbrachis*). У угревидных хвостатых наблюдается дальнейшая редукция конечностей с уменьшением числа пальцев в обеих конечностях до трех или даже двух (*Amphiuma*). У хвостатого *Siren* задние конечности исчезают, аистоподы же и безногие утратили и передние конечности.

Число фаланг в пальцах земноводных обычно меньше, чем у пресмыкающихся. Для большинства характерна формула 2,2,3,2 для передней конечности и 2,2,3,4,3 — для задней, но у сеймуриаморфов число фаланг в пальцах становится таким же, как и пресмыкающихся, а именно: 2,3,4,5,3(4). Повышение числа фаланг в пальцах характерно также для многих нектридий и микрозавров. У *Urocordylus*, например, фаланговая формула принимает вид: 2,3,3,3 для передней и 2,3,3,3,2 для задней конечности, у *Scincosaurus* — 3,4,4,3 и 2,3,4,4,3;

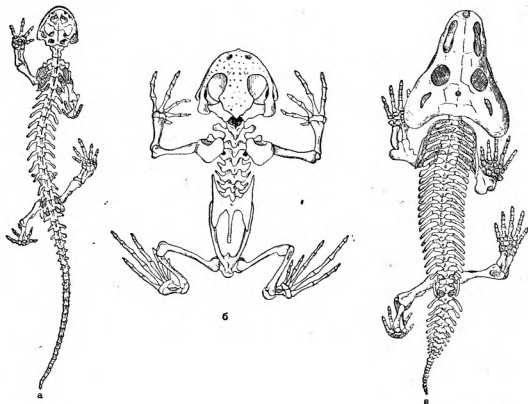


Рис. 12. Скелет земноводных сверху:

— *Salamandra* Linnaeus; б — *Pelobates* Wagler; в — *Trematops* Williston (а, в — по Schaeffer, 1941, б — по Gregory, 1942)

такого же типа была фаланговая формула и у микрозавров.

Важной особенностью земноводных является положение эпиподиев их конечностей в горизонтальной плоскости. При таком положении конечностей значительный компонент тяжести животного преобразуется в силу, стремящуюся развести лапы в стороны, и для его нейтрализации требуется дополнительная затрата энергии. Поэтому горизонтальная постановка конечностей механически менее эффективна, чем вертикальная, характерная для птиц, млекопитающих, двуногих динозавров и отдельных других пресмыкающихся. Такая постановка конечностей определяет также «низкую» осанку земноводных. Однако при передвижении брюхо у земноводных приподнято над землей, по которой может волочиться лишь хвост, и земноводные, строго говоря, не «пресмыкаются».

Горизонтальная постановка конечностей отражается и на морфологии лапки. Последние у земноводных при передвижении ставятся пальцами вперед (а не наружу, как это не-

редко утверждали ранее). По мере отталкивания эпиподий смещается назад относительно туловища и в результате дистальный конец его поворачивается преаксиальным краем наружу. Однако продольная ориентация лапки во время отталкивания сохраняется благодаря гибкости мелких косточек мезоподия, смещающихся относительно друг друга. Особенно большую деформацию испытывает преаксиальная часть мезоподия, гибкости которой повышается за счет дополнительного ряда центральных косточек.

Плечевая кость (humerus) у лабиринтодонтов и батрахозавров имеет очень усложненную — «тетраэдрическую» — форму из-за развития мощных отростков для прикрепления мышц; тело кости у них почти не выражено (рис. 13).

Длинные оси проксимальной и дистальной сочленовных головок ориентированы почти под прямым углом друг к другу, что позволяет говорить о «скрученности» плечевой кости вокруг длинной оси. Проксимальная головка не округлая, а резко уплощенная, несколько

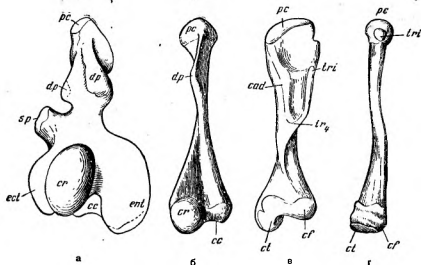


Рис. 13. Плечевая (а, б) и бедренная (в, г) кости земноводных:

а, в — *Eryops* Cope; б — *Salamandra* Linnaeus; г — *Rana* Linnaeus
cad — аддукторный гребень, pc — проксимальная сочленовная головка, cc — локтевой мыщелок, cr — лучевой мыщелок, dp — дельтопекторальный гребень, ecl — наружный надмыщелок, ent — внутренний надмыщелок, trl — внутренний вертлуг, tr₄ — четвертый вертлуг (а, в — по Lehman, 1955; б — по Francis, 1935; г — по Терентьеву, 1950)

изогнутая в соответствии с винтообразной ямкой на скапулокоракоиде. На передней поверхности кости, у самой проксимальной сочленовной головки, развит мощный гребень для прикрепления дельтовидных и грудной мышц — дельто-пекторальный гребень (*crista delto-pectoralis*). На дистальном конце плечевой кости развиты большая округлая выпуклая поверхность для сочленения с лучевой костью, с внутренней стороны в вырезке развиты сигмовидная поверхность для локтевой кости. Сочленовную поверхность для лучевой кости называют лучевым мыщелком (*condylus radialis*), а сочленовную поверхность для локтевой кости — локтевым мыщелком (*condylus cubitalis*). Над обоими мыщелками развиты мускульные отростки — надмыщелки (*epicondylus*): наружный (*ectepicondylus*), расположенный над лучевым мыщелком, и внутренний (*entepicondylus*), выступающий над локтевым мыщелком. Внутренний надмыщелок иногда пронизывает надмыщелковое, или энтикондиллярное, отверстие для нервов и сосудов (*foramen entepicondylloides*). От наружного надмыщелка отходят мышцы — разгибатели локтя, а от внутреннего — сгибатели. Над наружным надмыщелком на теле плечевой кости часто развит значительный супинаторный отросток (*processus supinatoris*) для мышц, супинирующей (вращающей внутрь) предплечья.

У лепоспондилных и микрозавров, имею-

щих, как правило, небольшие размеры, мускульные отростки развиты слабо, а тело кости выражено отчетливо. У современных земноводных проксимальная головка плечевой кости становится округлой, а супинаторный отросток не развит.

Заметно видоизменяется строение передней конечности у современных бесхвостых. У них обе кости предплечья срастаются в одну, а кисть в большинстве случаев поворачивается внутрь вокруг *ulnare*. Совершенно по-особому, наконец, построена передняя конечность у арханческих карбоновых плезиопод, известных пока по единственному представителю — *Hesperoherpeton*. У этого животного конечность была необычайно слабо расчлененной. Локтевой сустав у *Hesperoherpeton* был слабо оформленным, а в запястье имелся лишь один проксимальный ряд сравнительно удлиненных косточек. Кисть была четырехпалой. Замечательной особенностью плезиопод является наличие на дистальном конце костей, образующих длинную ось конечности (плечевой, локтевой и локтевой кисти), наружных выростов, весьма схожих с выростами костей длинной оси конечности кистеперых типа *Eusthenopteron*. Следует отметить, что у *Eusthenopteron* длинная ось грудного плавника образована, вероятно, костями, гомологичными плечевой, локтевой и лучевой кисти наземных позвоночных. Морфологическое значение конечности плезиопод остается поэтому неясным.

Бедренная кость (femur) у земноводных заметно отличается по строению от плечевой (рис. 13). Она имеет всегда хорошо выраженный ствол и выпуклую проксимальную сочленовную головку, однако форма проксимальной сочленовной поверхности бедренной кости также была не округлой, а уплощенной, серповидной. На ventральной поверхности кости у основания проксимальной головки располагалась межвертлужная яма (fossa intertrochanterica), у переднего края которой был развит мускульный отросток — внутренний вертлуг, или трохантер (trochanter internus). На ventральной поверхности бедра развита также Y-образная система гребней для прикрепления приводящей (аддукторной) мускулатуры бедра, называемая аддукторным гребнем (crista adductores). Проксимальная развилка часть аддукторного гребня охватывала с обеих сторон межвертлужную яму, на месте соединения обеих ветвей гребня был развит так называемый четвертый вертлуг (trochanter tertius), к которому прикреплялась мощная бедренно-хвостовая мускулатура, играющая большую роль в движении бедра назад при хождении. Передняя проксимальная ветвь аддукторного гребня начиналась от внутреннего вертлуга. Дистальный конец бедренной кости четко разделялся на два мыщелка: латеральный (condylus lateralis) — для малоберцовой кости и медиальный (condylus medialis) — для большеберцовой кости.

При общем значительном сходстве в строении передней и задней конечности имеются и значительные различия, особенно в положении отделов конечности и в строении сустава между эпиподием и проподием. Передняя конечность в локтевом суставе резко изогнута и проирирована (повернута внутрь) на 90°; в результате морфологически дорсальная поверхность конечности, обращенная в плечо назад, в предплечье и кисти оказывается обращенной вверх. Локоть у земноводных направлен назад, как и у вышших наземных позвоночных, а не наружу, как это часто указывают. Подвижность в плечевом суставе ограничена, особенно у ископаемых земноводных с винтообразной формой сочленовной ямки плечевого пояса. В локтевом суставе, кроме сгибания — выпрямления, возможно (при согнутом локте) вращение предплечья вокруг длинной оси плеча. Вращение используется для увеличения размеров шага при передвижении, и, таким образом, ограниченная подвижность конечности в плечевом суставе компенсируется повышенной подвижностью в локтевом.

В задней конечности все отделы имеют одинаковую ориентацию и в покое, и бедро, и го-

лень, и стопа обращены морфологически дорсальной поверхностью вверх. Колено у земноводных, строго говоря, не имеет определенной ориентации и направлено вперед, наружу или назад — в зависимости от общего положения конечности. Отсутствие определенной ориентации колена зависит от ограниченной подвижности в коленном суставе, в котором возможно лишь сгибание — выпрямление и совершенно невозможны вращательные движения; поэтому ориентация колена целиком определяется ориентацией дорсальной поверхности бедра. При передвижении ограниченная подвижность в коленном суставе компенсируется повышенной подвижностью в тазобедренном, в котором благодаря правильной округлой форме вертлужной впадины возможны не только движение бедра в горизонтальной плоскости, но и его пронация (вращение преаксиальным краем вниз).

Указанные отличия в той или иной форме прослеживаются в эволюции всех наземных позвоночных и коренятся еще в особенностях положения грудного и брюшного плавников кистеперых рыб (Romer, Вугне, 1931; Дружинин, 1951). Только у пресмыкающихся с поворотом задней конечности дорсальной поверхностью вперед вырабатывается постоянная ориентация колена.

У наиболее примитивных земноводных сохранялся и скелет хвостового плавника, известный у ихтиостег (Jarvik, 1952) и у эмболомера *Archeria* (Romer, 1956). У ихтиостег хвостовой плавник был гипоцеркальным (хвостовая часть позвоночника сгибалась на конце вниз). Лопастей плавника, как и у рыб, поддерживались кожными плавниковыми лучами, опиравшимися на внутренние плавниковые лучи, связанные с остистыми и гемальными отростками. И. И. Шмальгаузен (1955) связывает необычную для рыб гипоцеркальность хвостового плавника ихтиостег с необходимостью преодолевать при плавании подъемную силу, развиваемую наполненными воздухом легкими. Детали строения хвостового плавника эмболомеров еще не описаны.

В коже большинства ископаемых групп земноводных сохранялись овальные или округлые, реже многоугольные или треугольные костные чешуйки, соответствующие чешуйчатому покрову костных рыб. Чешуйки эти более сильно были развиты на брюхе, где они у многих форм образовывали так называемые брюшные ребра, состоящие из Y-образных рядов мелких чешуек. В некоторых случаях брюшные ребра перекрывали друг друга и образовывали брюшной панцирь. У некоторых плагиозавров (*Cerrothorax*) нормально развитые брюшные ребра

перекрывались снаружи сплошным чешуйчатым панцирем. Допускают, что брюшной панцирь стегоцефалов защищал от повреждений брюхо животного при ползании по суше, однако его преимущественное развитие у водных форм (бранхиозавры, плагиозавры) свидетельствует в пользу того, что он, скорее, защищал водных животных от нападений снизу. Совсем не известны брюшные ребра и брюшной панцирь у сеймуриаморфов.

На спине имелись, по-видимому, лишь изолированные костные чешуйки, известные у некоторых рахиотомов и микрозавров. Спинальный панцирь развивался редко, но все же он известен у диссорофид, котлаасий, плагиозавров и некоторых нектридий. В единичных случаях пластинки спинного панциря срастались с остистыми отростками (нектридия *Diceratosaurus* и сеймуриаморф *Bystrowiana*). Следует отметить, что и при развитии костного панциря кожа земноводных оставалась, вероятно, проницаемой и не приобретала рогового покрова. Поэтому костный чешуйчатый панцирь у земноводных, как и у рыб, существенно не препятствовал развитию кожного дыхания.

Среди современных земноводных только у безногих в глубоком слое кожи могут сохраняться рудименты костных чешуек. Все остальные современные земноводные являются «голыми», не покрытыми ни роговой, ни костной чешуей. Лишь в отдельных случаях у бесхвостых появляются кожные окостенения, иногда образующие спинной панцирь, в порядке исключения даже соединяющийся с позвонками (*Brachycephalus*).

В заключение отметим важнейшие особенности строения внутренних органов, характеризующие земноводных. В дне ротовой полости у них развивается мускульный язык, иногда (у бесхвостых, некоторые саламандры) используемый для захватывания пищи на суше. Мускулатура языка связана с подъязычным аппаратом. У рыб имеется лишь зачаток языка, лишенный собственной мускулатуры. У неотеннских земноводных язык, по-видимому, недоразвился, как и у некоторых «обычных» водных форм. В кишечнике большинства ископаемых земноводных сохранялся, очевидно, характерный для рыб спиральный клапан, уве­личивающий всасывающую поверхность кишки. О развитии этого клапана можно судить по характерной, закрученной спирально форме копролитов — окаменевших экскрементов — лабиринтодонтов. У современных земноводных спиральный клапан исчезает.

Легкие у земноводных имеют вид тонкостенных мешков с ячеистой поверхностью. Дыхательная поверхность их весьма невелика по

сравнению с высшими наземными позвоночными, и в дыхании земноводных весьма важную роль играет кожа. В некоторых случаях (различные водные хвостатые) легкие несут преимущественно гидростатическую функцию — наподобие плавательного пузыря рыб — и тогда бывают гладкостенными; в таких случаях надлобковый хрящ может использоваться для регулировки заполнения легких воздухом, путем сжатия их задней половины. Иногда (безлегочные саламандры) легкие полностью исчезают. У крупных лабиринтодонтов и батрохизавров, имеющих небольшую (относительно веса) поверхность тела, роль легких в дыхании, по-видимому, повышалась. В единичных случаях в легких развивалась хрящевая ткань (некоторые безязычные лягушки).

Дыхание у земноводных совершается по принципу нагнетающего насоса: воздух не всасывается в легкие вследствие расширения объема грудной полости, а нагнетается в них посредством активного сжатия ротовой полости. В этом отношении земноводные резко отличаются от высших наземных позвоночных. Вдох у земноводных осуществляется в два этапа: на первом воздух всасывается в ротовую полость, на втором — нагнетается в легкие. Оба этапа проходят при активной работе мышц дна ротовой полости и подъязычного аппарата (на первом этапе расширяющую ротовую полость, на втором — сжимающих ее). Выход осуществляется практически пассивно: при раскрытии гортанной щели воздух, находящийся в легких в сжатом состоянии, выходит из них наружу. При нагнетании воздуха в легкие ротовая полость герметически закрывается; у современных хвостатых и бесхвостых имеются клапаны наружных ноздрей, обладающие собственной мускулатурой, у бесхвостых наружные ноздри замыкаются при помощи отростков предчелюстных костей.

Таким образом, дыхание у земноводных осуществляется, по существу, посредством тех же движений, что и у рыб, дышащих по принципу нагнетающего насоса. У последних дыхание также совершается в два этапа: на первом вода всасывается в ротовую полость, а на втором — выталкивается из нее через жаберные щели. Механику дыхательных движений земноводных можно считать унаследованной непосредственно от кистеперых рыб (Шмальгаузен, 1951). И в этом отношении земноводные стоят ближе к рыбам, чем к высшим наземным позвоночным.

Дыхание по принципу нагнетающего насоса сопряжено с рядом неудобств. Оно возможно, в частности, лишь при закрытом рте; при этом максимальный объем вдыхаемого воздуха

зависит от объема ротовой полости. В этом, по-видимому, и состоит одна из причин перехода высших наземных позвоночных к дыханию по принципу разрезающего насоса.

У личинок земноводных дыхание осуществляется также при помощи наружных жабр, известных в качестве личиночного органа и у многих рыб. Среди ископаемых земноводных отпечатки наружных жабр известны у брахиозавров, некоторых стереоспондилов (*Tungusogrinus*), батрахозавров (*Discosaurus*). У современных бесхвостых наружные жабры в развитии замещаются внутренними. Внутренние жабры имелись, видимо, и у брахиозавров (Heuyer, 1954). Неотенические земноводные могут пожизненно сохранять жаберное дыхание.

С появлением у позвоночных легких появились и дополнительный малый круг кровообращения. Сердце начало получать не только венозную, но и артериальную кровь, и в нем появляются продольные перегородки, отделяющие оба тока крови. У земноводных сердце обычно трехкамерное, с разделенным предсердием и общим желудочком. Венозная кровь через венозный синус поступает в правое предсердие, а артериальная из легких вливается непосредственно в левое предсердие. Желудочек, как и у ганюидных рыб, открывается в артериальный конус, в котором артериальная кровь отделяется от венозной спиральным клапаном.

Совершенство разделяющих кровь приспособлений у земноводных определяется относительной эффективностью легочного и кожного дыхания. При полном переходе к кожному дыханию (как у безлегочных саламандр) сердце вторично становится двухкамерным, а спиральный клапан в артериальном конусе недоразвивается. При усилении легочного дыхания разделяющие кровь устройства выражены особенно полно. Сосуды, обслуживающие кожное дыхание, могут обильно ветвиться в покровных костях стегоцефалов, оставляя в них сложную систему каналов (Bystrow, 1947).

Почка у земноводных мезонефрическая, как и у рыб. В той или иной форме у них сохраняются и характерные для мезонефроса воронки (нефростомы), первично соединяющие почечные каналы с полостью тела. Проток мезонефроса (вольфов канал) у самцов обычно используется и как семенопровод. Мочевые и половые протоки открываются в клоаку, из брюшной стенки которой развивается отсутствовавший у рыб мочевой пузырь. Совокупительные органы известны лишь в редких случаях (у безногих, *Ascapus* из бесхвостых). Однако у большинства хвостатых, несмотря на

отсутствие совокупительных органов, оплодотворение внутреннее; сперматозоиды выделяются ими в общем слизистом мешке — сперматофоре. У бесхвостых (за единичными исключениями) и, по-видимому, у большинства стегоцефалов оплодотворение было наружным.

Из органов эндокринной системы у земноводных впервые появляются характерные у высших наземных позвоночных околотитовидные железы и жаберные тельца, образующиеся в глоточной области.

Головной мозг не образует резко выраженных изгибов, характерных для высших наземных позвоночных, и отличается необычайно слабым развитием мозжечка. В больших полушариях появляется зачаточная кора, обладающая, правда, только функцией обонятельного центра. В крыше промежуточного мозга образуются два пузырькообразных органа: как правило, задний превращается в эндокринную железу — эпифиз, передний же — в так называемый темной глаз — светочувствительный орган, открывающийся наружу через темное отверстие между темными костями; у кистеперых темной глаз открывался между лобными костями. Среди современных наземных позвоночных темной глаз сохраняется лишь у некоторых пресмыкающихся (у гаттерии и многих ящериц), у современных же земноводных он недоразвивается, а темное отверстие исчезает. О развитии темного глаза у ископаемых земноводных можно судить по наличию у большинства их темного отверстия.

Главнейшие преобразования глаза земноводных по сравнению с рыбами сводятся к приспособлению их рефракторного (светопреломляющего) аппарата к условиям зрения в воздухе. Светопреломляющая сила роговицы такая же, как и воды, и поэтому роговица в воде оптически неактивна; у рыб роговица имеет неправильную уплощенную поверхность. В воздушной среде роговица становится оптически активной и приобретает правильную сферическую поверхность.

Включение роговицы в состав светопреломляющего аппарата должно было сделать и без того близоруким у рыб глаз еще более близоруким. Уменьшение степени миопии (близорукости) глаза достигалось у земноводных смещением хрусталика назад и его уплощением. У рыб хрусталик выступает через зрачок вперед из радужины и имеет сферическую форму; у земноводных, как и у всех наземных позвоночных, хрусталик расположен целиком позади радужины, на уровне реснитчатого тела, и более или менее уплощен. У земноводных уплощенность хрусталика выражена гораздо слабее, чем у высших наземных позвоночных,

а у некоторых водных хвостатых он фактически сохраняет сферическую форму.

Перемещение хрусталика назад от радужины сделало возможным диафрагмирование зрачка в зависимости от яркости освещения и создало предпосылки для изменения механизма аккомодации. Последняя у рыб достигается перемещением хрусталика назад; при этом глаз устанавливается на более отдаленные предметы. У земноводных аккомодация достигается перемещением хрусталика вперед, причем глаз устанавливается на ближние предметы. У всех высших наземных позвоночных (кроме змей) аккомодация достигается изменением выпуклости хрусталика, происходящим с большей скоростью, чем его перемещение.

Подвижность глаз у земноводных резко повысилась, причем у них обросли специальные мышцы, выдвигающие глаз и втягивающие его обратно. Образовались веки — кожные складки, защищающие глаз от повреждения, из которых у земноводных, как и у пресмыкающихся, подвижно нижнее. Под глазом образовались железы, секрет которых защищает глаз от высыхания: гардерова — в переднем углу глазницы и слезная — в заднем. У хвостатых обе железы не дифференцированы друг от друга. У бесхвостых имеется только гардерова железа. Секрет окологлазных желез по слезному протоку (*ductus naso-lacimalis*), открывающемуся в конъюнктиве глаз, выводится в носовую полость. У современных земноводных слезный проток проходит в коже, но у отдельных стегоцефалов (*Seymouria*) он, как и у высших позвоночных, пронизывал слезную (а иногда, и предлобную) кость. У неотенических земноводных окологлазные железы и веки не развиваются.

Во внутреннем ухе у земноводных образуются специальные чувствующие поля (сосочки), воспринимающие звуки: основной (*papilla basilaris*) и сосочек земноводных (*papilla amphibiorum*); последний отсутствует у высших наземных позвоночных. Появляется система наполненных жидкостью перилимфатических ходов (*ductus perilymphaticus*), по которым звуки проводятся от овального окна к обоим чувствующим сосочкам; кончается перилимфатический проток у задней стенки ушной капсулы, где в ней образуется затянута перепонкой круглое окно. Подвесок (*hyomandibulare*) и полость брызгальца превращаются в среднее ухо, впервые появляющиеся у земноводных. Главная функция среднего уха — проведение звуков по слуховой косточке от барабанной перепонки к внутреннему уху. У плезиопод, лепоспондилов и микрозавров барабанной перепонки, по-видимому, не было, и слуховая

косточка служила у них для проведения к внутреннему уху звуков, распространяющихся по субстрату (а не по воздуху). У таких земноводных слуховая косточка соединяет ушную капсулу с квадратной костью и звуки проводятся к внутреннему уху через челюсть и слуховую косточку. Земноводным с таким типом звукопроводящего аппарата, чтобы «прислушаться», надо прилечь на землю. Возможно, что отсутствие барабанной перепонки у лепоспондилов первично (Татаринов, 1958).

В органе обоняния у земноводных намечается обособление так называемого якобсонова органа — выпячивания носовой полости, служащего для апробирования содержимого рта. У земноводных зачаточный якобсонов орган никогда не имеет самостоятельного от внутренних ноздрей отверстия в ротовую полость. Носовой проход, по-видимому, лишь вторично используется для дыхания. Ихтиостегии, у которых наружная ноздря открывается под верхней губой, по-видимому, как и двоякодышащие рыбы дышали ртом.

Принципы систематики

Классификация земноводных в значительной степени основывается на особенностях строения позвоночника. В различных группах земноводных независимо совершается процесс образования цельных тел позвонков из рахитомных, унаследованных от кистеперых рыб, и различия в способе образования позвонков позволяют в ряде случаев выделить отдельные филетические ветви земноводных.

В последние годы стали накапливаться материалы, свидетельствующие о возможности приобретения одного и того же типа строения позвоночника различными группами земноводных. Поэтому принцип классификации земноводных, основанный на строении позвоночника, утратил самодовлеющее значение, какое он сохранял до последнего времени. Всю большую роль в построении системы земноводных стали играть особенности их черепа, особенно топографические соотношения отдельных костей, такие, например, как наличие или отсутствие контакта теменных и табличчатых костей и др.

В настоящем издании принято разделение земноводных на три подкласса: *Apsidospondyli* (апсидоспондилыне), *Batrachosauria* (батрахозавры) и *Lepospondyli* (лепоспондилыне). По строению позвоночника батрахозавры примыкают к апсидоспондилыне, и Ромер, например, не выделяет их в особый подкласс. Диагностическими особенностями батрахозавров является ангустистабулярный тип крыши

черепа (наличие контакта между теменными и таблитчатыми костями), а в позвоночнике — непарность плевроцентров, образующих главный элемент позвонка. Батрахозавры заполняют пробел между архайчайшими земноводными и ранними пресмыкающимися и резко отличаются от типичных апсидоспондильных (*Apsidospondyli sensu stricto*) направлением своего развития.

В особое положение, как группы *incertae sedis*, мы выделяем отряд *Microsauria* (микрозавры), обычно относимый к лепоспондильным. Внешне позвонки микрозавров очень сходны с позвонками типичных палеозойских лепоспондильных, однако тела позвонков у них образованы, видимо, одними плевроцентрами, и в этом отношении микрозавры стоят ближе к батрахозаврам, чем к типичным лепоспондильным. Выделения в особую группу заслуживают, быть может, и плезиоподы, недавно открытые в карбоне С. Америки. Условно мы оставим эту группу в составе апсидоспондильных.

Историческое развитие

Древнейшие земноводные (ихтиостеги) известны из верхнего девона Гренландии. Принадлежность к ним плохо известной *Elpistostege* из нижней части верхнего девона Канады сомнительна, происхождение же трехпалых отпечатков следов *Thinopus antiquus* из среднего девона США до сих пор остается загадочным. Сомнительный отпечаток пятипалой конечности указан и для среднего девона СССР (Мартьянов, 1960).

Примитивные земноводные обладали значительным сходством с кистеперыми рыбами отряда *Osteolepiformes*, и их происхождение от форм, близких к *Eusthenopteron* или *Sauripterus*, вызывает мало сомнений. Как и у кистеперых рыб, мозговая коробка ранних земноводных была разделена на два отдела, причем в дне затылочно-ушного отдела сохранялась хорошо развитая хорда. Нижняя челюсть у кистеперых и лабиринтодонтов построена почти тождественно. Позвонки и у кистеперых, и у ранних лабиринтодонтов были рахитомными. Зубы располагались на челюстях и нёбе по сходному плану, причем их строение было лабиринтовым. Главные отличия в скелете ранних земноводных от кистеперых рыб сводятся к преобразованию парных плавников в пятипалые конечности «наземного» типа, редукции костей жаберной крышки и некоторому изменению пропорций черепа с укорочением его глазничного отдела и изменением положения теменного отверстия (у кистеперых рыб

предглазничная часть черепа по сравнению с земноводными резко укорочена и теменное отверстие открывается между костями, иногда сравниваемыми с лобными).

По некоторым признакам — сохранению рудиментов жаберной крышки, наличию замкнутых каналов органов боковой линии в покровных частях черепа, остаткам типичного «рыбьего» скелета хвостового плавника — ихтиостеги занимают промежуточное положение между типичными земноводными и кистеперыми рыбами. Поэтому ихтиостеги считают примитивнейшими из земноводных, а подкласс апсидоспондильных, к которому причисляют ихтиостеги, ставят в основании родословного дерева земноводных. Однако родственные связи между отдельными подклассами земноводных до сих пор представляются далекими от ясности. Совершенно загадочным остается и происхождение плезиопод, единственный представитель которых (*Hesperoherpeton*) совмещает крайне архайчные особенности в строении мозговой коробки и конечностей с необычной специализацией покровных костей черепа.

Батрахозавров большинство авторов считают относительно близкими к апсидоспондильным, и обычно их даже не выделяют в особый подкласс. Обе группы имеют много общего в строении черепа с хорошо развитыми ушными вырезками, а также позвонков, развивающихся путем окостенения эмбриональных хрящевых дуг. Эмболомерный позвонок ранних батрахозавров мог развиваться из рахитомного позвонка примитивных апсидоспондильных. Однако среди апсидоспондильных нет группы, которую можно было бы считать предковой для батрахозавров. Наличие у некоторых примитивных батрахозавров (*Archeria*) хвостового плавника с внутренним скелетом заставляет предполагать их весьма раннее ответвление от общего ствола земноводных (Romer, 1956).

Еще менее ясно происхождение лепоспондильных, которых зачастую считают группой, имеющей не зависящее от остальных наземных позвоночных происхождение, и выводят или от кистеперых рыб отряда *Porolepiformes* (Jarvik, 1942, 1955, 1960) или даже от двоякодышащих рыб (Säve-Söderbergh, 1934; Lehman, 1956). Такие «крайние» взгляды нельзя считать достаточно обоснованными, однако морфологическая обособленность лепоспондильных, действительно, представляется очень глубокой. В их черепе ушная вырезка отсутствует, ларасфеноид обычно очень широк, никогда не бывает межвисочной кости. У современных лепоспондильных (хвостатые, безногие), как и у типичных *Porolepiformes*, носовые полости ши-

роко расставлены, мозг проникает в межкисловую перегородку, которая очень утолщена и заключает в себе пару межкисловых полостей. В позвоночнике у них не образуется скольконбудь ясно выраженных эмбриональных хрящевых дуг. Несмотря на все это, большинство авторов считает лепоспондилных потомками ланних лабиринтодонтов или батрахозавров. А. П. Быстров (1957а) и И. И. Шмалгаузен (1958) производят их от эмболомеров.

Спорным остается и вопрос о происхождении микрозавров. Отсутствие ушной вырезки и межкисловой кости и большое внешнее сходство их позвонков с позвонками типичных палеозойских лепоспондилных заставляет большинство авторов относить микрозавров к этой группе. Однако по составу позвонков микрозавров стоят ближе к гастроцентральных позвонкам сеймуриаморфов, и, по-видимому, их следует считать группой, конвергентно приобретшей некоторое сходство с лепоспондилными. Эстолд (Westoll, 1942) считал ихтиостег прямыми предками микрозавров, но в пользу этого говорит разве только отсутствие у обеих групп межкисловой кости.

И микрозавры, и лепоспондилные, в батрахозавры (эмболомеры) появились в раннекарбонную эпоху. В карбоне земноводные пережили период относительного процветания и были представлены весьма разнообразно специализированными формами. Большинство карбонных земноводных сохраняло тесную связь с водными местообитаниями. В позднекарбонную эпоху появились первые сеймуриаморфы (*Gephyrostegus*). Из верхнего же карбона известны и остатки плезиопод.

Характерной особенностью пермских фаун земноводных является широкое распространение среди них относительно наземных форм. Тесно связанные с водой эмболомеры вымерли уже в начале перми, и в составе пермских фаун преобладают рахиотомные лабиринтодонты и сеймуриаморфы. В раннепермскую эпоху многочисленны также лепоспондилные и микрозавры. Большинство лепоспондилных (нектриди и анистоподы) и микрозавры исчезли еще до начала позднепермской эпохи.

Триасовые земноводные представлены почти исключительно стереоспондилными лабиринтодонтами, появившимися еще в позднепермскую эпоху.

Эта группа лабиринтодонтов была очень многочисленной и разнообразной по своим адаптациям; характерной особенностью является тесная связь с водой всех ее представителей. Отдельные стереоспондилные (ранне-триасовые трематозавры и позднетриасовые плагиозавры) перешли к жизни в морях —

единственные случаи среди земноводных. К концу триаса многообразие земноводных резко сокращается, и из юры, помимо единственной находки челюсти лабиринтодонта *Australorhynchus* в Австралии и сомнительных остатков хвостатых из в. юры США, известны лишь немногочисленные представители современного отряда бесхвостых. Бесспорные остатки хвостатых известны только с н. мела, безногие же вообще до сих пор не обнаружены в ископаемом состоянии.

Эволюционная история земноводных в целом характеризуется наличием двух периодов относительного процветания: в карбоне — триасе и в кайнозое, и периода упадка — в юре и мелу. В первый период процветания земноводные представлены весьма разнообразными формами, достигавшими подчас гигантских (для земноводных) размеров. В карбоне среди земноводных явно преобладали водные формы, в перми — наземные, в триасе же — вновь водные. Возможно, что возврат земноводных в воду связан с их вытеснением размножившимися к тому времени пресмыкающимися, более приспособленными к наземной жизни. Повсеместно от карбона до конца триаса земноводные составляли один из основных элементов фауны наземных позвоночных. Кайнозойские земноводные, хотя и являются довольно многочисленными, представлены почти исключительно мелкими животными, сравнительно однообразными биологически. Общее число современных видов земноводных достигает 2000.

Экология и фаунономия

Физиологическая специфика земноводных во многом определяет особенности их экологии. Зависимость от влажности исключает возможность существования земноводных в условиях, где нет хотя бы ничтожных скоплений жидкой воды. Пойкилотермность препятствует проникновению земноводных в полярные страны. Сильное развитие кожного дыхания тесно связано с афимбиотической жизнью земноводных, допускающей длительное пребывание под водой без нарушения дыхания. Сезонный и суточный циклы земноводных в значительной степени определяются особенностями их водного обмена и терморегуляции, исключая активность в условиях низких температур или повышенной сухости воздуха. В странах умеренного климата это приводит к явлению зимней спячки, а в условиях летних засух — иногда к явлению летней спячки.

Различные земноводные все же в неодинаковой степени зависят от воды (Bystrow, 1947).

А. П. Быстров (1957) выделил два экологических типа земноводных: гидрофильный и ксерофильный. Гидрофильные стегоцефалы обладают хорошо развитыми желобками органов боковой линии на черепе, покровные кости у них пронизаны густой сетью сосудов, обслуживающих кожное дыхание. Ксерофильные стегоцефалы не имеют ни желобков боковой линии, ни сети кровеносных сосудов в покровных костях. К числу гидрофильных относятся все триасовые лабиринтодонты восточной части Русской платформы (*Benthosuchus*, *Wellgusa-saurus*, *Thoosuchus*). К числу ксерофильных принадлежат обычные пермские лабиринтодонты территории СССР: *Platyops*, *Melosaurus*, *Enosuchus*, *Intasuchus*. И гидрофильные, и ксерофильные лабиринтодонты обитали, по мнению А. П. Быстрова, на берегах водоемов, но гидрофилы — в условиях влажного климата, ксерофильные же — в условиях засушливого. Особняком среди пермских лабиринтодонтов в СССР стоит двинозавр, покровные кости которого лишены сосудистой сети, но бороздки органов боковой линии выражены хорошо. Двинозавр жил, по мнению А. П. Быстрова, в условиях такого засушливого климата, где было невозможным существование даже ксерофильных стегоцефалов. Могли сохраниться лишь «гипергидрофильные» земноводные, никогда не выходившие из воды, к числу которых принадлежал и неотенический двинозавр. Кожное дыхание у него было замещено жаберным, более эффективным в условиях жизни в воде.

С критикой идей А. П. Быстрова выступил И. А. Ефремов (1952, 1954; Егемов, 1958). Подчеркнув общую зависимость всех земноводных от воды, И. А. Ефремов указал, что существование относительно наземных амфибий возможно лишь в условиях влажного климата, и поэтому счел ксерофильный облик пермских лабиринтодонтов указанием на широкое развитие в ту эпоху условий влажного климата. Гидрофильные приспособления могут служить, скорее, показателем сухости климата, исключавшей возможность жизни земноводных на суше.

Концепция Ефремова выглядит очень убедительной, но следует указать, что относительно наземные («ксерофильные») стегоцефалы могли обитать и в условиях засушливого климата в поймах больших рек.

Практически все земноводные по типу питания — животоядные. Среди них намечается несколько основных экологических типов, из которых у стегоцефалов особое распространение получили три: саламандрообразный, крокодилообразный и тип малоподвижных водных

форм, подстерегавших добычу лежа на дне. Земноводные третьего типа отличаются резко уплощенным черепом и огромной ластью; образно их иногда называют «живыми капканами» (Конжукова, 1955). Саламандрообразный тип свойствен многим лепоспондильным (нектридии, лисорофы, современные хвостатые), микрозаврам, эмболомерам, филлоспондильным ихтиостегам и некоторым мелким рахитом. Крокодилообразный тип присущ длиннорылым верхнепермским рахитомам типа *Platyops* и стереоспондильным трематозаврам. Тип «живого капкана» характерен для многих верхнетриасовых стереоспондильных. Особняком среди стегоцефалов стоит меевидный тип, свойственный безногим аистоподам, обитавшим, по-видимому, на влажных лугах. Среди современных земноводных выделяются три дополнительных типа: червеобразный, представленный безглазыми роющими безногими; угревидный, представленный водными донными хвостатыми с редуцированными конечностями типа *Siren*, и тип лягушки, представленный бесхвостыми земноводными, передвигающимися по земле прыжками. Очевидно, некоторых нектридид (*Sauroplorea* и лисорофов) правильнее относить к угревидному, а не к саламандровому типу.

Специализированных по питанию среди земноводных мало. Лабиринтодонты крокодилообразного типа были, по-видимому, рыбацкими. Среди них особенно интересны трематозавры, представляющие собой единственную (кроме плагиозавров) группу земноводных, перешедшую к жизни в морях (вероятно, в прибрежной зоне). Как исключения встречаются среди земноводных специализированные моллюскоядные формы, обладающие резко уплощенными многорядными зубами. К ним относятся единичные микрозавры (*Pantylus*) и сеймуриоморфы (*Waggoneria*).

Интересно, что даже среди рыбацких и моллюскоядных земноводных никогда не наблюдается развития вторичного неба. Это связано, по-видимому, с сильным развитием кожного дыхания и относительно невысоким уровнем метаболизма земноводных. И-то, и другое позволяло земноводным во время питания, пока пища находится во рту, и при длительном пребывании в воде «обходиться» одним кожным дыханием.

О размножении стегоцефалов известно немного. Они обладали личиночным развитием и, вероятно, выметывали икру в воду. По некоторым косвенным признакам допускают, что батрахозавры типа *Seymouria* имели внутреннее оплодотворение. Выявленный у них половой диморфизм в строении хвостовых по-

звонков (передние хвостовые позвонки у самцов не имели гемальных дуг) сходен с половым диморфизмом современных пресмыкающихся — черепах и крокодилов (White, 1939).

Главные местонахождения стегоцефалов приурочены к паралическим угленосным толщам (карбон С. Америки и З. Европы) и к красцветным континентальным фациям (пермь и триас С. Америки, Европы и в меньшей степени Индии и Ю. Африки). Имеются лишь единичные находки их за пределами этих областей. Подавляющее большинство остатков ископаемых хвостатых и бесхвостых найдено в осадках заболоченных водоемов (кайнозой С. Америки, З. Европы и в меньшей степени Ю. Америки). Накопление костных остатков обычно проходило при их более или менее далеком переносе, но в ряде случаев местонахождения земноводных отменялись на месте, при пересыхании небольших озер и болот. Местонахождения последнего типа особенно часты в карбоне и нижней перми США. В захоронениях первого типа находят черепа и отдельные кости, отсортированные несущим потоком по размерам, в захоронениях второго типа встречаются целые, сочлененные скелеты.

Характер сохранности определяется условиями захоронения. В захоронениях, образовавшихся на месте заболоченных водоемов, подчас сохраняются отпечатки мягких тканей — обычно кожи, но, как исключения, также и жабр. В местонахождении эоценовой фауны в Гейзельтале (Германия) в отпечатках кожи лягушек сохранилась структура эпителиальных клеток, меланофоров и даже клеточных ядер. В фосфоритах Керси (эоцен — олигоцен Франции) известны фосфатизированные мумии бесхвостых. Из Гейзельтала описаны также известковые конкреции из внутреннего уха бесхвостых (Voigt, 1935, 1937).

Биологическое и геологическое значение

Земноводные, стоящие в основании всех наземных позвоночных, представляют выдающийся общепроизводственный интерес, демонстрируя своей историей многообразие и противоречивость первых этапов освоения позвоночными суши. Явления неотении земноводных показывают возможные пути частичного «обращения»

эволюции и одновременно доказывают фактическую необратимость ее. Адаптации земноводных во многом уникальны, иногда же они позволяют проследить конвергентное развитие приспособлений, характерных для более поздних групп позвоночных (крокодилообразный экологический тип).

Геологическое значение земноводных сравнительно невелико, хотя местами они с успехом используются для расчленения континентального карбона, перми и триаса. На территории Европейской части СССР лабиринтодонты родов *Melosaurus* и *Platyops*, например, служат надежным указанием на базальные горизонты верхней перми, лабиринтодонты рода *Dvinosaurus* и батрахозавры семейства *Kotlassiidae* указывают на верхнюю часть верхней перми, стереоспондилы же родов *Benthosuchus* и *Wellugasaurus* являются руководящим ископаемым нижней части триаса.

Распространение некоторых форм, например, р. *Baphetes*, в среднем и верхнем карбоне З. Европы и С. Америки, свидетельствует о характере межматериковых связей в истории Земли.

Методика изучения ископаемого материала

Методика изучения обычна для наземных позвоночных. При препарировке остатков, заключенных в очень твердую породу, применяют кислоты. При изучении сильно обугленных остатков Стин (Steen, 1938) применила соляную кислоту для растворения костей и изучала структуру черепа по отпечатку на угле. Фрич (Fritsch, 1883—1902) рекомендовал приготовление медных гальванотипов с разрушающихся при хранении объектов. Иногда используют метод серийных шлифов для изучения черепа (Sollas, 1920). А. П. Быстров (Bystrow, 1947) с успехом применил изучение структуры костей на шлифах для выводов об экологическом облике стегоцефалов. Строение мягких тканей восстанавливается по аналогии с современными земноводными и пресмыкающимися (Säve-Söderbergh, 1936, 1945 и др.). Иногда удается проследить и возрастные изменения у ископаемых земноводных, но методы вариационной статистики почти не применяются из-за обычной малочисленности материала.

ПОДКЛАСС APSIDOSPONDYLI. АПСИДОСПОНДИЛЬНЫЕ

История изучения

Долгое время лабиринтодонтов резко отличали от современных бесхвостых земноводных, с которыми теперь их объединяют в одном подклассе, и сблизали с другими ископаемыми группами земноводных. В 1868 г. Коп (Cope, 1868) объединил всех известных к тому времени ископаемых земноводных в одну группу — покрытоголовых (*Stegocephalia*). Разделение стегоцефалов на соподчиненные группы проводилось Копом на основании строения позвоночника.

В 1890 г. Циттель (Zittel, 1890) разделял стегоцефалов, принимавшихся им в ранге отряда, на четыре подотряда: *Phyllospondyli*, *Lepospondyli*, *Temnospondyli* и *Stereospondyli*. Подотряд *Temnospondyli* объединял рахитомных лабиринтодонтов с эмболомерами. Большую роль в построении системы апсидоспондилльных сыграли в дальнейшем работы Уотсона (Watson, 1919—1940). Этот автор показал большую близость собственно темноспондилльных к стереоспондилльным и объединил обе группы в одном отряде *Labyrinthodontia*, используя в таком образом родовое наименование Оуэна. Лабиринтодонтов Уотсон разделял на три группы: *Embolomeri* (карбоновые формы), *Rhachitomi* (пермские наземные формы) и *Stereospondyli* (триасовые вторично-водные формы). Филлоспондилльных и лепоспондилльных земноводных Уотсон выделял в особые отряды.

Большой шаг вперед в построении системы земноводных сделал Севе-Сёдерберг (*Säve-Söderbergh*, 1934—1936), который впервые указал на большую близость к лабиринтодонтам филлоспондилльных и современных бесхвостых земноводных. Он пришел также к выводу о гомогенности эмболомеров и разделил их на две группы: *Lophomeroidea* и *Anthracosauria*. Первых он отнес к лабиринтодонтам и вместе с филлоспондилльными и бесхвостыми земноводными выделил в надотряд *Batrachomorpha*, а антракозавров объединил с сеймуриаморфами и высшими наземными позвоночными в надотряде *Reptiliomorpha*.

Ромер (Romér, 1939—1947) принял взгляды Севе-Сёдерберга о близости филлоспондилльных и бесхвостых к лабиринтодонтам, однако в своей системе сохранил последних в прежнем объеме, включив в их число антракозавров и

сеймуриаморфов. Филлоспондилльных Ромер считал не самостоятельной группой, а личинками рахитомных лабиринтодонтов. Всех земноводных Ромер разделил на два подкласса: *Apsidospondyli* и *Lepospondyli*, различая в составе первого из них два надотряда: *Labyrinthodontia* и *Salientia*. Лабиринтодонтов Ромер разделял, как и Севе-Сёдерберг, на две группы: *Temnospondyli* и *Anthracosauria* (включая сеймуриаморфов). Отряд *Temnospondyli* разделялся на четыре подотряда: *Ichthyostegalia*, *Rhachitoma*, *Trematosauria*, *Stereospondyli*.

В настоящем издании подкласс *Apsidospondyli* принимается в объеме, предлагавшемся Севе-Сёдербергом для *Batrachomorpha*. Антракозавры и сеймуриаморфы выделяются в самостоятельный подкласс *Batrachosauria*. Аписидоспондилльные разделяются на два надотряда: *Labyrinthodontia* и *Salientia*. В состав лабиринтодонтов, кроме отряда *Temnospondyli*, включается и отряд *Plesiospoda*, описанный недавно из верхнего карбона США (Eaton, Stewart, 1960). Темноспондилльные разделяются на четыре подотряда: *Ichthyostegalia*, *Rhachitomi*, *Phyllospondyli* и *Stereospondyli*. Трематозавры включены в состав стереоспондилльных.

Общая характеристика и морфология

Земноводные, у которых таблитчатые кости черепа не соприкасаются с темениными, а тела позвонков образованы разрастанием эмбриональных хрящевых дуг, замещенных костью. В девон — ныне. Разделяются на два резко ограниченных надотряда: саламандро- или крокодилообразные хвостатые земноводные с большим черепом, покрытым сплошной крышей покровных костей (*Labyrinthodontia*), и бесхвостые земноводные со значительной редукцией покровных окостенений черепа (*Salientia*).

У примитивных апсидоспондилльных мозговая коробка окостеневает очень полно, без лишнего разграничения на отдельные кости. Эпимозеоноидный отдел черепа у них не отделен от отико-оципитального фонтанеля во боковой стенке мозговой коробки. Череп примитивных апсидоспондилльных по типу близок к тропикальному и имеет окостеневающую межглаз-

ничную перегородку. У поздних апсидоспондильных мозговая коробка окостеневает не полностью, появляются швы между отдельными входящими в ее состав костями, череп становится платибазальным и мозговая полость заходит вперед, в межглазничную область.

В затылочной области черепа апсидоспондильных первично развиваются три кости: основная затылочная (*basioccipitale*) и парные боковые затылочные (*exoccipitalia*). Первично все эти кости участвуют в образовании затылочного мыщелка. У поздних апсидоспондильных основная затылочная кость редуцируется, затылочный мыщелок становится парным. Верхняя затылочная кость (*supraoccipitale*) стмечается как исключение лишь у некоторых стереоспондильных и у плезиопод.

В стенке ушной капсулы обычно образуется лишь одна кость, не подразделенная на переднюю и заднюю. У прогрессивных апсидоспондильных задняя часть ушной капсулы остается хрящевой. У бесхвостых земноводных некоторых лабиринтодонтос не окостеневает базисфеноид.

Сфензмонд у примитивных апсидоспондильных выдвинуто прилежит к ушным капсулам и зачастую срастается с ними, но у поздних форм сфензмонд значительно редуцируется, и между ним и ушными капсулами появляется неокостеневающее пространство.

Характерной особенностью костей крыши черепа апсидоспондильных является отсутствие контакта между таблитчатыми и теменными костями (латитабулярный тип строения крыши черепа). У бесхвостых земноводных задние кости крыши черепа — заднетеменные и таблитчатые — исчезают.

Слезная кость у примитивных апсидоспондильных идет от глазницы к носдре, но у многих форм она укорачивается и теряет связь с носдрей, а иногда и с глазницей. Бесхвостые земноводные утратили почти все окологлазные кости (предлобную, заднелобную, слезную и заглазничную). В височной области у большинства апсидоспондильных исчезает межвисочная кость, а у бесхвостых земноводных — и надвисочная. В связи с утратой части костей ушной вырезка у бесхвостых земноводных расположена вдоль заднего края чешуйчатой кости.

У примитивных апсидоспондильных, как и у кистеперых рыб, крыловидные кости широко соприкасаются друг с другом по средней линии, налегаая снизу на парасфеноид (закрытый тип неба). У большинства апсидоспондильных между крыловидными костями и парасфеноидом развиваются обширные межкрыловидные,

или межптеригонидные, ямы (*fossa interpterygoidea*). Небноквадратный хрящ у апсидоспондильных первично подвижно сочленяется с основанием черепа посредством так называемого базиптеригонидного сочленения, образованного верхней крыловидной костью и специальным отростком базисфеноида. У более специализированных лабиринтодонтос сочленение это становится неподвижным и замещается прямым шовным соединением покровных костей — крыловидных и парасфеноида. В передней части неба между предчелюстными костями и сошниками у апсидоспондильных часто развито переднее небное отверстие (*fenestra palatina anterior*).

У наиболее примитивных апсидоспондильных (ихтиостеги) наружный ряд небных костей — сошники, небные и наружные крыловидные кости — несут продольный ряд зубов, параллельный челюстному. У других форм ряд этот обычно неполный, и в типичных случаях он представлен лишь клыками, расположенными парами впереди хоан (на сошниках), позади хоан (на небных костях) и на наружных крыловидных костях. Кроме больших зубов, на покровных костях небной поверхности иногда развита шарень мелких зубиков.

В нижней челюсти у примитивных апсидоспондильных имеется полный набор типичных для кистеперых рыб и ранних наземных позвоночных покровных костей.

У бесхвостых земноводных сохраняются лишь две покровные кости: зубная и предсочленовная.

По строению позвонков апсидоспондильные разделяются на четыре главные группы: рахитомные, стереоспондильные, филлоспондильные и нотоцентральные; кроме того, в отдельных случаях отмечены и эмболомерные позвонки. Наиболее примитивные апсидоспондильные имеют рахитомные позвонки. В типичных случаях тело рахитомного позвонка состоит из трех окостенений: непарного гипоцентра и парного плевроцентра. Иногда типцентры передних двух — трех позвонков остаются парными, а у архегозаврид в хвосте указывалось наличие двух пар плевроцентров: дорсальных и вентральных. Рахитомные позвонки характерны в общем для палеозойских апсидоспондильных.

У триасовых апсидоспондильных преобладают или стереоспондильный, или переходный к нему — неорахитомный тип строения позвонков.

Филлоспондильные позвонки характерны для некоторых карбоновых и пермских неотенических земноводных, выделяемых обычно в особый подотряд. Иногда для филлоспондиллов

устанавливали сохранение на вентральной поверхности хорды и непарного элемента, возможно, соответствующего типопозвонку.

Ноточентральные позвонки присущи бесхвостым земноводным. По-видимому, ноточентральный позвонок может быть выведен из филлоспондиального.

Плечевой пояс апсидоспондиальных состоит из массивной эндохондральной части, на поверхности которой развиваются покровные кости. Эндохондральная часть плечевого пояса образует ямку плечевого сустава и обычно представлена единственным окостенением — скапулокоракондом (*scapulocoracoidum*), но у современных бесхвостых она подразделена на лопатку и кораконд. На лопатку налегает небольшая покровная кость — клеитрум, а на кораконд — ключица. Между ключицами на вентральной поверхности животного развивается непарная межключица. У водных лабиринтодонтов ключицы и межключица резко расширены.

Грудина у лабиринтодонтов не известна; у бесхвостых она обычно окостеневает, но никогда не бывает связанной с ребрами, как у высших наземных позвоночных.

Лобковая кость тазового пояса обычно остается хрящевой. У бесхвостых подвижная кость резко удлинена. Исключая ихтиостег, у всех апсидоспондиальных кисть была четырехпалой. Фаланговая формула обычно типа 2, 2, 3, 2 для кости и 2, 2, 3, 4, 3 для стопы. У бесхвостых конечности, особенно задние, резко удлинены, что связано с передвижением прыжками. Кости предплечья и голени срастаются, проксимальные косточки стопы резко удлинены, дистальные редуцируются.

Историческое развитие

Древнейшие земноводные — ихтиостеги, известные из верхнего девона Гренландии, принадлежат к числу апсидоспондиальных. У ихтиостег сохранились многие примитивные признаки в строении черепа и хвоста, позвонки их были рахитомными, близкими по строению к позвонкам кистеперых рыб, передние конечности пятипалыми. Однако по ряду признаков (исчезновение межвисочной кости, положение позвонка на вентральной стороне черепа) их едва ли можно считать прямыми предками более поздних апсидоспондиальных.

В начале карбона появились настоящие рахитомные лабиринтодонты. Из первоначального центра развития, охватывающего область древней суши от Гренландии до юга Англии, лабиринтодонты проникают в Европу и С. Америку.

К пермскому периоду рахитомы достигают расцвета, повсеместно составляя один из главных элементов фауны. К числу примитивнейших рахитомов должны быть отнесены карбоновые локсоммонды, сближавшиеся ранее с эмболомерами.

Характерной особенностью эволюции лабиринтодонтов является постепенное преобразование их позвоночника из рахитомного в стереоспондиальный, укорочение туловища и увеличение головы; их череп уплощается и становится платибазальным, а затылочной мышцей разделяется надвое.

К числу примитивнейших рахитомов примыкают и кохлеозавроиды, широко расселившиеся в конце карбона и в начале перми по Европе и С. Америке. Однако у них уже появились межктеригонидные ямы, отсутствовавшие у локсоммондов, и по ряду признаков они стоят в основании более поздних ветвей пермских лабиринтодонтов.

Одной из таких ветвей были эриоспонды — типичные рахитомы ранней перми С. Америки, обильные и разнообразные по своим адаптациям. Для них характерны развитие неподвижного базиптеригонидного сочленения, трехраздельный затылочный мыщелок и развитие больших межктеригонидных ям. Эриоспонды включают лабиринтодонтов, наиболее приспособленных к наземному образу жизни (трематопсиды, диссорофиды). Сравнительно крупные кохлеозавриды из верхнего карбона Чехословакии были, по-видимому, предками и интазохид — своеобразных раннепермских рахитомов С. Приуралья, развитие которых пошло по пути, сближающему их с североамериканскими трематопсидами.

Наряду с наземными лабиринтодонтами, в перми обильны и водные типы с арханчскими чертами в строении черепа: тримерорахонды в С. Америке и архегозавроиды в Европе. Водные лабиринтодонты в перми все же оставались менее многочисленными по сравнению с разнообразными полусухопутными и сухопутными формами.

Длинномордые рыбады архегозавриды из ранней перми Европы были исходной группой для высокоспециализированных гавиалоподобных платиопид поздней перми Приуралья. К архегозавридам близки и более короткомордые мелозавриды, широко расселившиеся в позднeperмское время на востоке Русской платформы.

С примитивными рахитомами связаны родством и своеобразные филлоспондиальные земноводные, выделяемые в особый подотряд. У этих маленьких земноводных, имевших несколько личиночный облик, тела позвонков

были представлены остающимися самостоятельными невральными дугами, обрастающими хорду; вентрально, под хордой, располагался, по-видимому, непарный элемент. На небе у филлоспондиллов были развиты межптеригонидные ямы. Ромер (Romer, 1939) считал филлоспондиллов личинками различных рахитомов, но в последние годы получены данные, позволяющие говорить о самостоятельности этой группы (Heyler, 1954; Lehman, 1955). Филлоспондиллы широко распространены в карбоне 3. Европы и С. Америки, но встречаются также в южной перми 3. Европы. Недавно остатки филлоспондиллов были обнаружены в нижней перми Казахстана.

К концу перми численность рахитомов быстро падает, и в триас переходит лишь единственный их представитель (южноафриканский *Micropholis*). Их заместили стереоспондилловые земноводные, составляющие главный элемент ринасовых фаун земноводных. Отличительные признаки стереоспондиллов — платибаазальный череп, стереоспондилловые позвонки и др. — приобретались независимо различными ветвями стереоспондиллов, и группа эта, видимо, является генетически сборной. С самого начала стереоспондиллы представлены четырьмя самостоятельными ветвями — капитозавроидами, трематозавроидами, брахиоподами и плагиозавроидами, родственные связи между которыми совершенно неясны. Прimitивные представители каждой из этих ветвей по строению позвоночника примыкают к рахитомам. Подавляющее большинство стереоспондиллов — типично водные формы.

Длинномордые трематозавроиды представляют большой интерес как единственная (за исключением плагиозаврид) группа земноводных, перешедшая к жизни в морях — в прибрежной зоне. Генетически трематозавроиды, возможно, связаны с археозавридами. Они были сравнительно недолговечными и известны только из нижнетриасовых отложений с очень большой территории — Европа (до Арктики), Индия, Ю. Африка.

Основную группу стереоспондиллов составляют капитозавроиды. Их наиболее примитивные представители — позднермские ринезухиды — обладали еще неоракхитомными позвонками. Широко распространенные в раннем триасе Старого Света бентозухиды, также еще сохранявшие неоракхитомные позвонки, связывают ринезухид с типичными капитозавридами. Последние процветали в Европе на протяжении всего триаса. К капитозавридам примыкают и мастодозавры — крупнейшие из известных земноводных.

Третью ветвь стереоспондиллов составляют

широкоголовые брахиоподы, известные с территории всех материков, кроме Антарктиды. Среди всех стереоспондиллов брахиоподы наиболее тесно связаны со своими предками из рахитомов. Их пермские представители лишь с трудом могут быть отделены от примитивных рахитомов типа *Saurerpelon*. К числу брахиоподов принадлежат и неотенический динозавр из в. перми В. Европы, обладающий еще рахитомными позвонками. Большой интерес представляет и нижнетриасовый тушлякозавр, распространенный на обширной территории от Гренландии до Индии и обладавший совершенно необычными для триасовых лабиринтодонтов эмбомеридными позвонками.

Типичные брахиоподы не пережили среднего триаса. В позднетриасовую эпоху их заменили метопозавриды, обладавшие крайне уплощенным черепом, значительно удлинненным в заглазничной части. Эта группа весьма характерна для позднего триаса С. Америки, но отдельные представители ее известны из 3. Европы и Индии.

Четвертая ветвь стереоспондиллов — плагиозавроиды — является, пожалуй, наиболее обособленной. Их характеризуют крайне уплощенный и укороченный череп, необычный тип скульптуры покровных костей и многие своеобразные черты в строении посткраниального скелета. Обычно плагиозавроидов склонны сблизать с брахиоподами (Watson, 1956), однако существенных доказательств этому нет. Недавняя находка в верхней перми В. Африки своеобразного представителя плагиозавроидов — *Peltobatrachus* — говорит о весьма древнем происхождении этой группы.

К концу перми многообразие стереоспондиллов резко сокращается, и из юры (Австралии) известна лишь единичная находка челюсти *Austraperon*.

Другой отряд лабиринтодонтов — плезиоподы, известные пока по единственному представителю из верхнего карбона США (*Hesperoherpeton*), резко отличаются от всех земноводных необычайно архаическими особенностями в строении конечностей и ушной области черепа, сочетающимися со значительной специализацией покровных костей черепа. Происхождение плезиопод пока остается неясным. Принадлежность их к лабиринтодонтам подтверждается строением зубов, асидоспондилльными позвонками, переходными по типу между рахитомными и эмбомеридными, и латитабулярным планом строения крыши черепа.

Прыгающие, или бесхвостые, земноводные — единственные представители асидоспондиллов, сохранившиеся в наше время, генетически связаны, видимо, с примитивными рахито-

мами или с филлоспондилами. Древнейшие бесхвостые известны из нижнего триаса Мадагаскара. В юре появляются уже представители современного отряда Анига, а из эоцена известны и представители всех современных подотрядов бесхвостых.

Экология и тафономия

Палеозойские и в особенности триасовые лабиринтодонты были в большинстве крупными животными; позднетриасовые апсидоспондилы достигали в длину 5 м. Лабиринтодонты были тесно связаны с заболоченными лесами, болотами, дельтами рек и озерами.

Верхнедевонские ихтиостеги захоронены в толщах древнего Красного песчаника Гренландии; кости изолированы, перемешаны с остатками акуловых и кистеперых рыб.

Большинство карбоновых местонахождений лабиринтодонтов связано с угленосными толщами. В крупнейшем местонахождении в карбона Чехословакии (ныржанские газовые угли) битуминозные углистые сланцы переполнены множеством костных остатков; в аналогичном местонахождении в США (Огайо, Линтон) целые скелеты и кости залегают по плоскостям напластования глинисто-углистых сланцев в кровле угольных слоев. Более редки захоронения карбоновых тетрапод, связанные с континентальными красноцветами; они известны пока только в США (Виргиния). Из верхнего карбона США и Европы известно также большое число следов земноводных, как правило, в тонкозернистых породах, отложениях мелководья.

Переход к перми отражен в связанной с изменением климата смене угленосных толщ красноцветными фациями. Распространение угленосных толщ резко сокращается, хотя отдельные островные отложения каменного угля переходит и в н. пермь и содержат остатки чте-

вероногих, в том числе и лабиринтодонтов (бассейн Печоры).

В красивых слоях С. Америки, в отложениях прибрежных лагун захоронено на огромном протяжении множество нижнепермских лабиринтодонтов, в большинстве сухопутных форм. В восточной части Русской платформы обширная площадь занята континентальными пестроцветами, отлагавшимися от н. перми до н. триаса в дельтах многочисленных рек. И. А. Ефремовым (1952) выделено в этой толще несколько фаунистических зон. Остатки позвоночных здесь встречаются начиная с в. перми. В медистых песчаниках (I зона) захоронены целые скелеты и отдельные кости. Большие местонахождения связаны с дельтовыми песками или глинами (II зона). В известняках и мерелях II зоны захоронены на обширной площади тысячи лабиринтодонтов — платипид. К верхней части в. перми приурочены северовинские местонахождения типа песчаных линз и каналов (IV зона).

Сушь климата, возрастающая в триасе, сделала трудным существование лабиринтодонтов на суше и определили развитие среди них чисто водных форм. Местонахождения нижнетриасовых лабиринтодонтов занимают обширную площадь вдоль Уральского хребта. Здесь в пестроцветной толще, в прослоях рыхлого песка (V зона), заключено множество костных остатков.

На севере Европы водные лабиринтодонты триаса захоронялись в прибрежной зоне морских бухт. В С. Америке массовое захоронение крупных триасовых лабиринтодонтов связано с отложениями озерно-лагунного типа.

Главные местонахождения бесхвостых земноводных, представляющих собой специализированных потомков лабиринтодонтов, связаны с третичными отложениями заболоченных водоемов США и З. Европы. Известны они с нижнего триаса.

НАДОТРЯД LABYRINTHODONTIA. ЛАБИРИНТОЗУБЫЕ, или ЛАБИРИНТОДОНТЫ

Хвостатые апсидоспондилы с большим черепом, покрытым сплошной крышкой покровных костей. Зубы, как правило, лабиринтового строения — с сильно развитой складчатостью дентина, вытесняющей полость пульпы; только у неогенических форм (филлоспондилы) зубы могут иметь большую полость пульпы и слабо выраженную складчатость дентина. Позвонки обычно рахитомные или стереоспон-

дилы; реже филлоспондилы или эмболомерные. Предкрестцовых позвонков не менее 20. Парные конечности никогда не имеют специализации, характерной для бесхвостых земноводных. В плечевом поясе кораконд никогда не обособлен от лопатки. Брюхо обычно покрыто V-образными рядами костных чешуек, отдельные костные чешуйки развиты на спине. В. девон — н. юра. Два отряда.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЛАБИРИНТОДОНТОВ

Систематические группы	Девон			Карбон			Пермь		Триас			Юра		
	ниж- ний	сред- ний	верх- ний	ниж- ний	сред- ний	верх- ний	ниж- няя	верх- няя	ниж- ний	сред- ний	верх- ний	ниж- няя	сред- няя	верх- няя
TEMNOSPONDYLI														
ICHTHYOSTEGALIA														
Ichthyostegidae														
Acanthostegidae														
RHACHITOMI														
Colosteioidea														
Otocratiidae														
Colosteidae														
Loxommoidea														
Loxommidae														
Cochleosauroida														
Edopsidae														
Dendrerpetontidae														
Cochleosauridae														
Trimerorhachoidea														
Trimerorhachidae														
Micropholoidea														
Lysipterygiidae														
Micropholidae														
Archegosauroida														
Archegosauridae														
Chenoprosopidae														
Platyopidae														
Melosauridae														
Eryopsoida														
Eryopsidae														
Trematopsidae														
Intasuchidae														
Dissorophidae														
Zatrachydidae														
PHYLLOSPONDYLI														
Peliontidae														
Branchiosauridae														
STEREOSPONDYLI														
Capitosauroida														
Rhinesuchidae														
Benthosuchidae														
Capitosauridae														
Mastodonsauridae														
Cyclotosauridae														
Yarengiidae														
Trematosauroida														
Trematosauridae														
Rhytidosteidae														
Peltostegidae														

Систематические группы	Девон			Карбон			Пермь		Триас			Юра		
	нижний	средний	верхний	нижний	средний	верхний	нижний	верхний	нижний	средний	верхний	нижний	средний	верхний
Brachyopoidea														
Brachyopidae														
Tupilakosauridae														
Metoposauridae														
Plagiosauroidae														
Peltobatrachidae														
Plagiosauridae														
PLESIPODA														
Hesperoherpetontidae														

ОТРЯД TEMNOSPONDYLII. ТЕМНОСПОНДИЛЬНЫЕ, ИЛИ РАСЧЛЕНЕННОПОЗВОНКОВЫЕ

Лабиринтодонты с нормально расчлененными парными конечностями и типичной слуховой косточкой, направленной к ушной вырезке. Сошники широкие, хоаны широко отделены друг от друга. Череп у примитивных темноспондилльных тропиобазальных, с сильно развитым сфенэтомидом, непарным затылочным мышелком, закрытым небом и подвижным базиптеригиодным сочленением. У поздних темноспондилльных череп становится платибазальным, сфенэтомид укорачивается, затылочный мышелок парный, образуются большие межптеригиодные ямы, а базиптеригиодное сочленение становится неподвижным. Грудина не окостеневает. Передние конечности обычно четырехпалые, но у ихтиостей пятипалые. Позвонки рахитомные, стереоспондилльные или филлоспондилльные; как исключение встречаются и эмболомерные позвонки. В. девон — н. юра. Четыре подотряда.

ПОДОТРЯД ICHTHYOSTEGALIA ИХТИОСТЕГИ

Череп широкий, с короткой предглазничной и удлинённой затемненной частью. Мозговая коробка полностью окостеневает, включая обонятельные капсулы. Этмосфеноид отделен от затылочно-ушного отдела швом. Парасфеноид развит только под этмосфеноидом. Затылочный мышелок глубоко вогнутый, хорда проникает через него почти до переднего конца затылочно-ушного отдела. Наружные ноздри располо-

жены у вентрального края черепа между предчелюстной и челюстной костями, отделены от носовых костей septomaxillaria и при жизни открывались под верхней губой. Межвисочная кость отсутствует; теменная кость широко соприкасается с заглазничной, отделяя надвисочную от заднелобной. Позади чешуйчатых костей имеются характерные для рыб небольшие предкрышечные кости (praeopercularia). Базиптеригиодное сочленение подвижное, небо закрытое, без развитых межптеригиодных ям. Хоаны широко расставлены и открываются близ края ноздрей, между сошниками, небными и челюстными костями. На сошниках, небных и наружных крыловидных костях продольный ряд зубов. По строению нижней челюсти очень близки к кистеперым рыбам отряда Osteolepiformes. Позвонки примитивные, рахитомные, плевроцентры маленькие. Хвост несет плавник с внутренним скелетом и кожными плавниковыми лучами; плавник неполово разделен на удлинённый спинной и слегка гипоцеркальный (загнутый вниз) хвостовой. Ребра двухголовчатые. Пояса конечностей массивные. Парные конечности короткие, пятипалые (в том числе и передние). Органы боковой линии на черепе, как и у рыб, полностью заключены в костные каналы. В. девон. Два семейства. Иногда к этой же группе относят и плохо известный род *Elpistostega* Westoll, 1938 (сем. *Elpistostegidae* Westoll, 1938) из в. девона Канады, который, по-видимому, правильное относить к кистеперым рыбам.

**СЕМЕЙСТВО ICTHYOSTEGIDAE
SÄVE-SÖDERBERGH, 1932**

Предглазничный отдел черепа укорочен. Слезная кость достигает ноздрей. Заднieteменная кость непарная, большая. Ушные вырезки большие и расположены между таблитчатыми, чешуйчатыми и предкрышечными костями. Задний край крышки черепа вогнутый. В. девон.

Ichthyostega Säve-Söderbergh, 1932. Тип рода — *I. stensioi* Säve-Söderbergh, 1932; в. девон (слои с *Remigolepis*), В. Гренландия. Слезные кости не соприкасаются с глазницами. Кости щечного отдела черепа прочно соединены с теменными. Впереди сошников имеется большое непарное небное отверстие. Задние зубы на предчелюстной кости на много длиннее передних. Кроме предкрышечной, сохраняется и другая кость жаберной крышки рыб — сильно редуцированная подкрышечная (*subpericulum*). Туловищные ребра сильно расширены, налегают черепицеобразно друг на друга и образуют подобие панциря (рис. 14). Два вида. В. девон Гренландии.

Ichthyostegopsis Säve-Söderbergh, 1932; в. девон Гренландии.

СЕМЕЙСТВО ACANTHOSTEGIDAE JARVIK, 1952

Предглазничный отдел черепа сравнительно длинный, глазницы расположены посредине длины черепа. Заднieteменная кость парная. Ушные вырезки узкие, и предкрышечная кость не образует их края. Таблитчатая кость с вырезкой и длинным задним отростком, образующим внутренний край ушной вырезки. Затылочный край крышки черепа выпуклый. В. девон.

Acanthostega Jarvik, 1952. Тип рода — *A. gunnari* Jarvik, 1952; в. девон (слои с *Remigolepis*), В. Гренландия. Лицевой отдел черепа широкий. Глазницы овальные, удлиненные в передне-заднем направлении. Предлобные кости большие, заднелобные длинные и узкие. Слезная кость не соприкасается с глазницей. Верхнечелюстные зубы средней величины. Нёбо с клыками. Кости крышки черепа с ячеистой скульптурой. Каналы боковой линии развиты слабо (рис. 15). Один вид.

**ПОДОТРЯД RHASCHITOMI.
РАХИТОМНЫЕ**

Череп сравнительно высокий, часто с удлиненной лицевой частью. Мозговая коробка, исключая носовые капсулы, полно окостеневает. Сфензтоид развит сильно и обычно соеди-

няется с ушными капсулами. Основная затылочная кость и базисфеноид окостеневают, но самостоятельной верхней затылочной кости нет. Затылочный мыщелок обычно одиночный или трехраздельный, реже парный. Парасфеноид в большинстве не уплощенный. Межвисочная кость иногда сохраняется. Заднieteменные и таблитчатые кости не удлиненные, их нисходящие отростки на затылочной поверхности черепа никогда не бывают сильно развиты. Затылок обычно вертикальный, задняя ушная кость обычно образует околзатылочный отросток, широко выходит на затылочную поверхность черепа и окаймляет снизу край задневисочного отверстия. Челюстное сочленение, как правило, позади затылочного. Межптеригонидные ямы обычно развиты, базиптеригонидное сочленение в большинстве случаев подвижное; если же оно неподвижное, то образовано только крыловидными костями и парасфеноидом, без участия боковых затылочных костей. На небе обычно три типичные пары клыков, не соединенные непрерывным рядом более мелких зубов. Позвонки, как правило, рахитомные, лишь в некоторых случаях приближаются по типу к эмболомерным и тогда, возможно, обладают непарными плевроцентрами. Передняя конечность четырехпалая. Каналы боковой линии в виде желобков на поверхности покровных костей крышки черепа. Карбон — н. триас. Семь надсемейств.

НАДСЕМЕЙСТВО COLOSTEIOIDEA

Мало изученная группа карбоновых лабиринтодонтов, имеющая в строении крышки черепа ряд признаков, характерных для ихтиостег. Череп умеренно удлиненный. Межвисочной кости нет. Теменная кость, как и у ихтиостег, широко соединяется с затылочной, отделяя надвисочную от заднелобной. Наружные ноздри широко расставлены. Ушные вырезки маленькие. Затылочный мыщелок непарный. Н. — ср. карбон. Два семейства.

Ромер (Romer, 1947) и Хюне (Huene, 19566) относят оба семейства к ихтиостегам. Однако нёбо у известных в этом отношении представителей *Otocratioidea* (сем. *Colosteidae*) резко отличается по строению от типичного для ихтиостег и характеризуется наличием больших межптеригонидных ям и широким разрастанием назад парасфеноида, прикрывающим снизу затылочную область черепа. *Otocratioidea* не имеют характерной для настоящих ихтиостег предкрышечной кости; ноздри занимают у них положение, характерное скорее для ранних рахитомов, чем для ихтиостег, и при жизни открывались на дорсальной поверхности

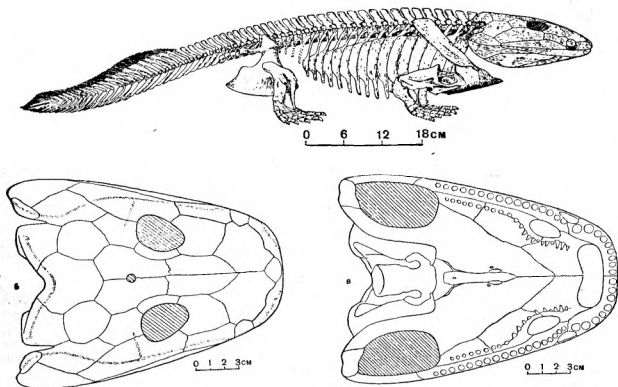


Рис. 14. *Ichthyostega* Säve-Söderbergh:

а — реконструкция; череп: б — сверху, в — снизу. В. девон Гренландии (Jarvik, 1952)

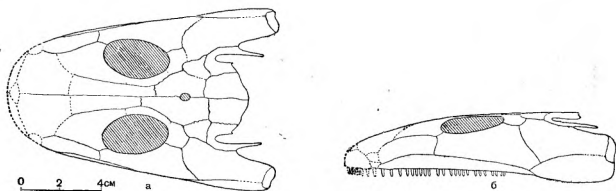


Рис. 15. *Acanthostega gunnari* Jarvik.

Череп: а — сверху, б — сбоку. В. девон Гренландии (Jarvik, 1952)

черепа, а не под верхней губой, как у последних; органы боковой линии не заключены в костные каналы в покровных костях крыши черепа. Все это позволяет рассматривать *Otocratiodea* в составе подотряда *Rhachitomi*. Посткраниальный скелет *Otocratiodea* известен очень плохо.

СЕМЕЙСТВО OTOCRATIIDAE WATSON, 1926

Предглазничный отдел черепа сравнительно удлинненный. Ушные вырезки очень маленькие, замкнутые сзади соединением таблитчатых костей с чешуйчатыми. Челюстное сочленение расположено позади костей с чешуйчатыми. Строение неба известно лишь по отпечатку; по-видимому, имелось парное отверстие между предчелюстными костями и сошниками. Зад-

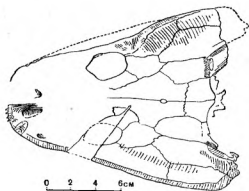


Рис. 16. *Otocratia modesta* Watson.

Череп сверху. Н. карбон Шотландии (Watson, 1926).

ний зуб предчелюстной кости резко усилен и превращен в клык. Желобки органов боковой линии на черепе не выражены. Посткраниальный скелет неизвестен. Н. карбон.

Otocratia Watson, 1926; н. карбон (н. визе) Шотландии (рис. 16).

СЕМЕЙСТВО COLOSTEIDAE COPE, 1875

Предглазничный отдел черепа резко укорочен. Ушные вырезки незамкнутые. Межптеригоидные ямы очень большие. Парасфеноид широко разрастается назад, подстилая затылочную область черепа. Челюстное сочленение расположено на уровне затылочного. На небных костях по три клыка, предхоантные зубы на сошниках не превращены в клыки. Крыловидные кости иногда покрыты шагренью из мелких зубиков. Желобки органов боковой линии на черепе хорошо выражены. Позвонки,

по-видимому, были рахитомными. Брюхо покрыто чешуей. Парные конечности небольшие. Ср. карбон.

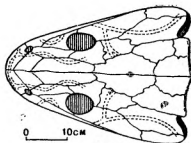


Рис. 17. *Colosteus scutellatus* Cope.

Череп сверху. Ср. карбон США (Romer, 1947)

Colosteus Cope, 1864 (рис. 17) и *Erpetosaurus* Moodie, 1909 (? = *Odonterpeton* Cope, 1864) — оба из ср. карбона США.

НАДСЕМЕЙСТВО LOXOMMOIDEA

Межвисочная кость иногда сохраняется, если же отсутствует, то надвисочная кость соединяется с заднелобной. Небо закрытое. Базиптеригоидное сочленение подвижное. Затылочный мыщелок одиночный. Челюстное сочленение на много позади затылочного. На небе три пары клыков, не соединенных рядами мелких зубов. Позвонки рахитомные (Baird, 1957), а не эмбомерные, как обычно указывают. Карбон. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО LOXOMMIDAE WATSON, 1926

Глазницы очень большие, неправильной формы, слившиеся с предглазничными отверстиями.

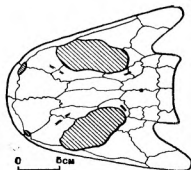


Рис. 18. *Loxomma bohemia* Fritsch.

Череп сверху. Ср. карбон Чехословакии (Stein, 1938)

Таблитчатые кости обычно с небольшими задними отростками. Между заднетеменными костями и околозатылочными отростками большие задневисочные отверстия. Карбон.

Loxomma Huxley, 1862. Тип рода — *L. allmanni* Huxley, 1862, ср. карбон, Шотландия. Череп короткий и широкий, с закругленной мордой. Слезная кость достигает ноздри. Межвисочная кость сохраняется. Зубы сжаты с боков. На сошниках, небных и паружных крыловидных костях по паре больших клыков (рис. 18). Три вида. Ср. и в. карбон 3. Европы.

Spathiocephalus Watson, 1926; н. (ср. ?) карбон Шотландии и Канады. *Macrerpeton* Moodie, 1909; ср. карбон С. Америки. *Baphetes* Owen, 1854; ср. карбон 3. Европы и Канады. *Megaloscephalus* Barkas, 1873 (= *Orthosaurus* Barkas, 1873; = *Orthosauriscus* Kuhn, 1933; = *Megaloscephalus* Huepe, 1956); ср. карбон 3. Европы и С. Америки, в. карбон 3. Европы.

НАДСЕМЕЙСТВО COCHLEOSAUROIDEA

Череп умеренно удлинённый. Межвисочная кость сохраняется. Межптеригонидные ямы обычно малы, небные ветви крыловидных костей достигают сошников. Базиптеригонидное сочленение подвижное. Затылочный мыщелок одиночный или двураздельный. Челюстное сочленение значительно позади уровня затылочного. На небе обычно три пары клыков, не соединённых продольным рядом мелких зубов. Ср. карбон — н. пермь. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО EDOPSIDAE ROMER, 1945

Череп тропиобазальный, с непарным затылочным мыщелком. Мозговая коробка очень полно окостеневает, без разграничения на отдельные кости. Ушная вырезка небольшая. Межптеригонидные ямы очень маленькие, крыловидные кости впереди них соприкасаются друг с другом. На небе три пары клыков. Ср. карбон — н. пермь.

Leptophractus Cope, 1877 (? = *Ichthyacanthus* Cope, 1877); ср. карбон США. *Gaudrya*-Fritsch, 1889 (? = *Nyrania* Fritsch, 1889; ? = *Capetus* Steen, 1938); в. карбон 3. Европы. *Edops* Romer et Witter, 1942 (рис. 19); н. пермь США. ? *Lusor* Steen, 1938; н. пермь 3. Европы. ? *Phrynosuchus* Brocton, 1913; н. пермь Ю. Африки. Ромер (Romer, 1956a) условно относит р. *Lusor* к сеймуридам (сем. *Discosauriscidae*).

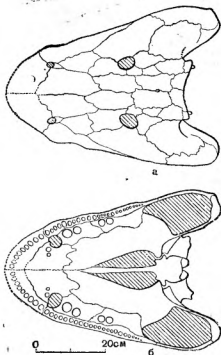


Рис. 19. *Edops craigi* Romer et Witter.

Череп: а — сверху, б — снизу. Н. пермь США (Romer и Witter, 1942)

СЕМЕЙСТВО DENDRERPETONTIDAE FRITSCH, 1889

Череп укороченный, с очень большими ушными вырезками. Межптеригонидные ямы сравнительно хорошо развиты, и крыловидные кости не соединяются друг с другом впереди них. На небе обычно лишь две пары клыков — на небных и наружных крыловидных костях. Позвонки по типу приближаются к эмболомерным: плевроцентры непарные, но не образующие полных дисков (Steen, 1934). Ср. карбон.

Dendrerpeton Owen, 1853 (= *Smilerpeton* Dawson, 1860) (рис. 20); *Dendryazouza* Steen, 1934; *Dendrysekos* Steen, 1934; *Platystegos* Dawson, 1886 — все из ср. карбона Канады. Ромер (Romer, 1947) склонен считать все эти роды синонимами р. *Dendrerpeton* Owen, 1853. Иногда к этому же семейству относят и род *Amblyodon* Dawson, 1882; ср. карбон Канады.

СЕМЕЙСТВО COCHLEOSAURIDAE FRITSCH, 1889

Череп треугольный с несколько удлинённой мордой и небольшими глазницами, расположенными посредине. Затылочный мыщелок двураздельный. Межптеригонидные ямы умеренной величины, небные ветви крыловидных костей широкие, не соприкасающиеся друг с

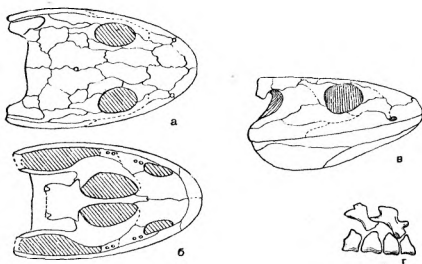


Рис. 20. *Dendrerpeton acadianum* Owen.

Череп: а — сверху, б — снизу, в — сбоку, г — позвонки (X%). Ср. карбон Канады (Steen, 1934)

другом. Заднieteмeнные кости образуют направленные назад отростки. В. карбон.

Cochleosaurus Fritsch, 1889. Тип рода — *Melosaurus bohemicus* Fritsch, 1885; в. карбон, Чехословакия. Морда заостренная спереди. Ушные вырезки небольшие. Теменное отверстие с возрастом уменьшается и у крупных

животных может отсутствовать. Выросты заднieteмeнных костей увеличиваются по мере роста животного. На небе три пары клыков; кроме того, крыловидные кости покрыты шаровидной из мелких зубиков. Позвонки рахитомные (рис. 21). Один — два вида. В. карбон Чехословакии.

НАДСЕМЕЙСТВО TRIMERORHACHOIDEA

Череп короткий. Межвисочные кости имеются. Межптеригонные ямы хорошо развиты. Небные ветви крыловидных костей соединяются с сошниками. Небные зубы могут образовывать продольный ряд, соединяющий расположенные парами небные клыки. Базиптеригиальное сочленение подвижное. Затылочный мышечный отросток одиночный. Челюстное сочленение расположено на уровне затылочного. Ср. карбон — в. пермь. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО TRIMERORHACHIDAE COPE, 1891

Череп сильно уплощенный с хорошо развитыми заднieteмeнными и таблитчатыми костями. Ушные вырезки маленькие. Парасфеноид и его мечевидный отросток широкие. Челюстные зубы маленькие, многочисленные. Тело уплощенное, конечности маленькие, ventральная часть плечевого пояса сильно расширена. До некоторой степени неотенические формы. Ср. карбон — в. пермь.

Saurerpeton M o o d i e, 1909; ср. карбон США, ? *Dawsonia* Fritsch, 1879; в. карбон Чехословакии. *Trimerorhachis* Cope, 1878 (рис. 22); в. пермь США *Slauenhopia* Olson, 1962; в.

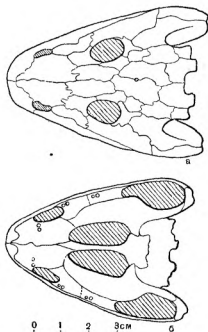


Рис. 21. *Cochleosaurus bohemicus* Fritsch.

Череп: а — сверху, б — снизу. В. карбон Чехословакии (Rotner, 1947)

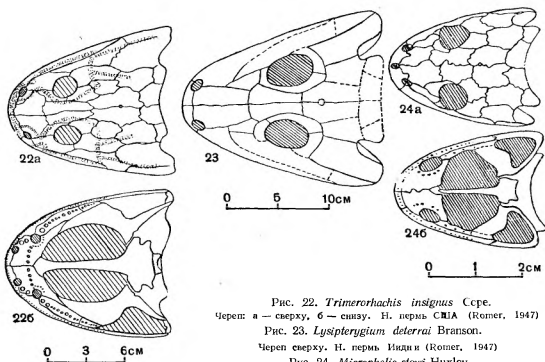


Рис. 22. *Trimerorhachis insignis* Cope.

Череп: а — сверху, б — снизу. Н. пермь США (Romer, 1947)

Рис. 23. *Lysipterygium deterai* Branson.

Череп сверху. Н. пермь Индии (Romer, 1947)

Рис. 24. *Micropholis stowi* Huxley.

Череп: а — сверху, б — снизу. П. триас Ю. Африки (Romer, 1947)

пермь (Сан-Анжело) США. Род *Saurerpeton* иногда относят к филлоспондильным (Lehman, 1957a).

НАДСЕМЕЙСТВО MICROPHOLOIDEA

Череп короткий. Межвисочная кость отсутствует. Базиптеригонное сочленение подвижное. Межптеригонные ямы средней величины. Затылочный мыщелок одиночный или трехраздельный. В. карбон — н. триас. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО LYSIPTERYGIDAE ROMER, 1947

Череп средней величины. Слезная кость соприкасается с лобной. Крыловидные кости соприкасаются с сошниками. Затылочный мыщелок одиночный. Челюстное сочленение расположено почти на уровне затылочного. Сошники иногда покрыты шагренью из мелких зубиков. В. карбон — н. пермь.

Potamochoston Steen, 1938 (? = *Sparagmites* Fritsch, 1889); в. карбон З. Европы. *Lysipterygium* Branson, 1935 (рис. 23); н. пермь. Индии.

СЕМЕЙСТВО MICROPHOLIDAE WATSON, 1919

Череп небольшой, с увеличенными ушными вырезками. Крыловидные кости не соприкаса-

ются с сошниками. Затылочный мыщелок трехраздельный, почти парный. Челюстное сочленение расположено почти на уровне затылочного. Небные зубы расположены продольными рядами на сошниках и небных костях. Н. триас.

Micropholis Huxley, 1859 (= *Petrophryne* Owen, 1876); н. триас (зона Procolophon) Ю. Африки (рис. 24).

НАДСЕМЕЙСТВО ARCHEGOSAUROIDEA

Череп удлинённый. Межвисочная кость отсутствует. Слезные кости отделены от глазниц. Крыловидные кости не достигают сошников. Базиптеригонное сочленение подвижное (у нижнепермских) или неподвижное (у верхнепермских). Затылочный мыщелок трехраздельный или парный. Небные зубы образуют продольный ряд на сошниках, небных и наружных крыловидных костях. Ср. карбон — в. пермь. Четыре семейства.

СЕМЕЙСТВО ARCHEGOSAURIDAE MEYER, 1857

Череп у взрослых сильно удлинён, глазницы маленькие, отнесенные назад. Базиптеригонное сочленение подвижное. Затылочный мыщелок трехраздельный, окостеневает полно только у взрослых животных. Лобковая кость не окостеневает. Н. пермь.

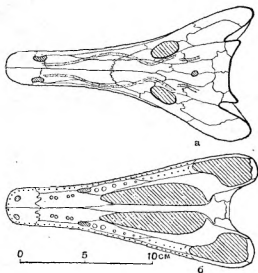


Рис. 25. *Archegosaurus decheni* Goldfuss.
Череп: а — сверху, б — снизу. Н. пермь З. Европы
(Romer, 1947)

Archegosaurus Goldfuss, 1847. Тип рода — *A. decheni* Goldfuss, 1847; н. пермь, Германия. Череп у молодых животных треугольный, у взрослых сильно удлинненный. Ноздри лежат у переднего конца морды. Желобки органов боковой линии у взрослых сохраняются не полностью. МежитеригOIDные ямы длинные, сравнительно узкие; небные ветви крыловидных костей достигают их переднего края. На сошниках и небных костях одна — две пары клыков; кроме того, на небных и наружных крыловидных костях развит продольный ряд мелких зубов. Крыловидные кости покрыты шагренью из мелких зубиков. Хоаны лежат далеко позади заднего края предчелюстных костей. У молодых животных остаются остатки жаберных дуг. В хвосте развиты мощные темальные дуги, плевроцентры передних хвостовых позвонков разделены на верхние и нижние. Брюшной панцирь состоит из маленьких, черепицеобразно перекрывающихся друг друга чешуек; форма чешуек поперечно удлинненная; они заострены на одном конце и снабжены килем (рис. 25). Два вида. Н. пермь З. Европы и Индии.

Prionosuchus Price, 1948; н. пермь Бразилии.

СЕМЕЙСТВО CHENOPROSOPIDAE MEHL, 1913

Предглазничная часть черепа резко удлинненная, морда широкая, короткая. Хоаны очень большие, удлинненные. БазитеригOIDное сочленение подвижное. Челюстное сочленение позади затылочного. Ср. карбон — н. пермь:

? *Mytaras* Steen, 1931; ср. карбон США.
Chenoprosopus Mehl, 1913 (рис. 26); н. пермь США.

СЕМЕЙСТВО PLATYOPIDAE HUENE, 1931

Череп треугольный с очень удлинненной мордой, расширенной ложечкообразно на конце. Глазницы расположены в задней половине черепа и слегка обращены наружу. Ушные вырезки небольшие, узкие. БазитеригOIDное сочленение неподвижное и образовано уплощенными отростками парасфеноида, входящими в карманы крыловидных костей. В. пермь.

Platyops Twelvefrees, 1880 (= *Platyoposaurus* Lydekker, 1890). Тип рода — *Platyops rickardi* Twelvefrees, 1880; в. пермь (II зона), СССР (Башкирия). Морда узкая, ее ложечкообразное расширение несет около 10 крупных зубов с широкими основаниями. Длина симфиза нижней челюсти превышает треть ее общей длины. Ноздри отодвинуты назад и располагаются почти на половине расстояния между глазницами и концом морды. В затылочной части черепа костные бугры впереди ушных вырезок и на таблитчатых костях. Вырезка на небе для челюстной мускулатуры между крыловидной и квадратноскуловой костями большая и глубокая. Предкрестцовых позвонков около 22, остистые отростки массивные и длинные. Спинные ребра с сильно развитыми крючковидными отростками. Задние конечности длиннее передних. Брюхо покрыто панцирем из черепицеобразно налегающих друг на друга овальных чешуек (рис. 27). Три вида. В. пермь (II зона), СССР (Приуралье).

СЕМЕЙСТВО MELOSOURIDAE FRITSCH, 1885

Череп слабо удлинненный, с притупленным передним концом. Глазницы слегка отодвинуты назад, обращены вверх. Слезные кости далеко не достигают лобных. Зубы на сошнике иногда одинаковые. БазитеригOIDное сочленение неподвижное. Затылочный мыщелок парный. В. пермь.

Melosaurus Meyer, 1858. Тип рода — *M. uralensis* Meyer, 1858; в. пермь (II зона), СССР (Башкирия). Скульптура покровных костей мелкопестчатая. Каналы боковой линии отсутствуют или представлены слабо выраженными бороздами. Ноздри большие, овальные, широко раздвинутые. Ушные вырезки большие. Переднее небное отверстие между предчелюстными костями и сошниками парное. Челюстные зубы неравной величины, группы больших зубов чередуются с мелкими. Шовная поверхность сочленения крыловидных костей с пара-

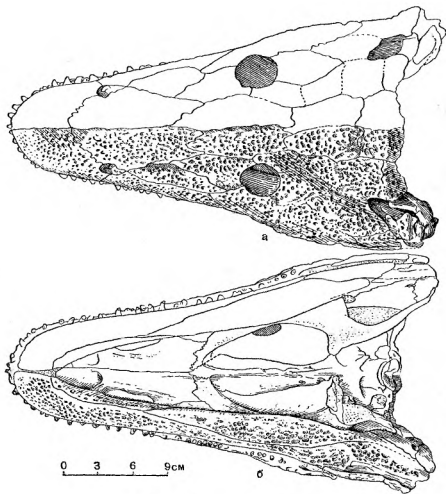


Рис. 26. *Chenoprotopus milleri* Mehl.

Череп: а — сверху, б — снизу. Н. пермь США (Langston, 1947)

сфеноидом имеет в сечении треугольную форму. Седалищная кость сильно окостеневает и срастается с подвздошной костью (рис. 28). Три вида. В. пермь (II зона), СССР (Приуралье).

Tryphosuchus Konzhukova, 1955. Тип рода — *T. paucidens* Konzhukova, 1955; в. пермь (II зона), СССР (Татария). Череп сравнительно широкий, с притупленным передним концом. Каналы боковой линии развиты. Передние небные отверстия сближены, не полностью разделены. Челюстные зубы мелкие, за исключением двух задних зубов на предчелюстной кости и двух передних нижнечелюстных. На сошниках и на небных костях по паре клыков; кроме клыков, на сошниках развиты лишь одиночные мелкие зубы, не образующие продольного ряда. Шовная площадка между кры-

ловидными костями и парасфеноидом велика. Один вид (рис. 29).

Jugosuchus Riabinin, 1962. Тип рода — *J. licharevi* Riabinin, 1962; в. пермь (татарский ярус, IV зона), Европейская часть СССР. Описан по нижней челюсти. Отличается от *Melosaurus* отсутствием уступа на верхнем крае наружной стенки аддукторной ямы, округлостью верхнего края продольного валика на внутренней стороне надугловой кости и постепенным удлинением зубов кпереди. Один вид.

НАДСЕМЕЙСТВО ERYOPOIDEA

Каналы боковой линии обычно отсутствуют. Межвисочной кости нет. Межптеригонидные ямы умеренной величины или крупные. Базиптеригонидное сочленение неподвижное. Крыловидные кости обычно соприкасаются с сош-

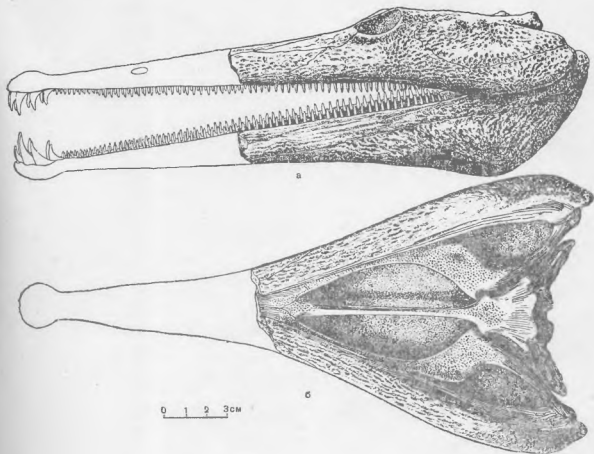


Рис. 27. *Platyops stuckenbergi* Trauttschold.

Череп: а — сбоку, б — снизу. В. пермь СССР (Приуралье) (Конжукова, 1955)

никами. Сошники впереди хоан соединяются с челюстной костью. Из небных зубов обычно сохраняются лишь клыки, расположенные парами впереди хоан (на сошниках), позади хоан (на небных костях) и на наружных крыловидных костях. Затылочный мыщелок парный или трехраздельный. Челюстное сочленение обычно расположено позади затылочного. Ср. карбон — пермь. Пять семейств. В эту группу входят лабиринтодонты, наиболее приспособленные к жизни на суше.

СЕМЕЙСТВО ERYOPSIDAE COPE, 1882

Череп широкий, умеренно уплощенный, с притупленной мордой. Каналы боковой линии отсутствуют. Сошники длинные, вытянутые назад. Межтегигонидные ямы умеренной величины. Небные клыки расположены парами. Затылочный мыщелок трехраздельный. Костные чешуйки развиты не только на брюшной стороне, но и на спине. В. карбон — н. пермь.

Eryops Cope, 1877 (= *Epicordylus* Cope, 1878; = *Rhachitomus* Cope, 1878; = *Eryopsoides* Douthitt, 1917; ? = *Anisodectes* Cope, 1882). Тип рода — *Eryops megacephalus* Cope, 1887; н. пермь (свита клиф-форк), США (Техас). Крупное животное с большой головой: длина черепа до 60 см, ширина до 45 см. Ноздри большие, широко расставленные. Глазницы маленькие, расположенные в задней половине черепа. Кости крыши черепа с неправильной, грубой скульптурой; швы между ними плохо различимы. Слезная кость теряет связь с глазницей, но достигает ноздри. Между носовыми и лобными костями имеется дополнительная межлобная кость. Парасфеноид с широким и толстым мечевидным отростком. Мозговая коробка сильно окостеневала, сфенотмюид достигает ушных капсул. Область над затылочным отверстием окостеневала, но самостоятельной верхней затылочной кости, видимо, не было. Предкрестцовых позвонков 23. Ребра массивные, с крючковидными отростками. Крестцовые

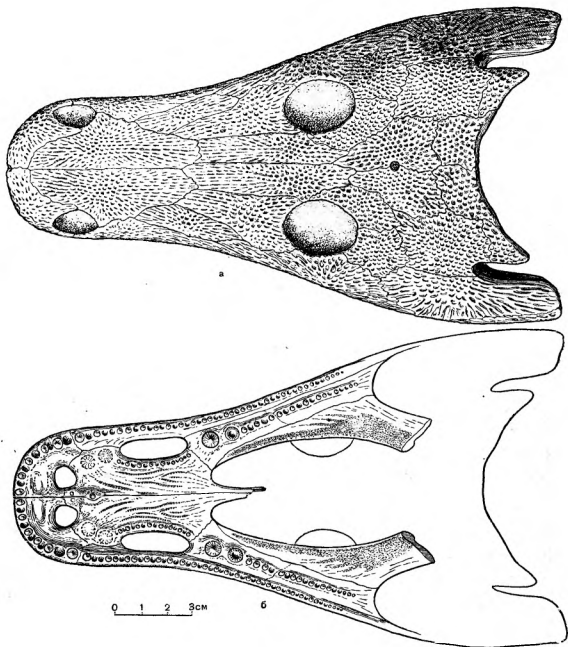


Рис. 28. *Melosaurus uralensis* Meyer.
Череп: а — сверху, б — снизу. В. пермь СССР (Приуралье) (Конжукова, 1955)

ребра короткие, расширенные дистально. Кости конечностей короткие, но массивные, с сильно выраженными гребнями и отростками (рис. 30). Несколько видов. Н. пермь США; сомнительные остатки указаны для в. карбона США.

Glaukerpeton Romer, 1952; в. карбон США.
Actinodon Gaudry, 1867 (= *Euchirosaurus* Gau-

dry, 1885); *Chelydosaurus* Fritsch, 1885 (= *Chelyderpeton* Fritsch, 1885); *Onchiodon* Geinitz, 1861 (= *Porierpeton* Fritsch, 1889); *Osteophorus* Meyer, 1856, *Sclerocephalus* Geldfuss, 1847 (= *Weissia* Branca, 1886) — все из н. перм. З. Европы. К этому же семейству Ромер (Romer, 1939, 1947) относит и брахиозавров (*Branchiosaurus* Credner, 1875), которых рассматривает в качестве личинок эриопсид.

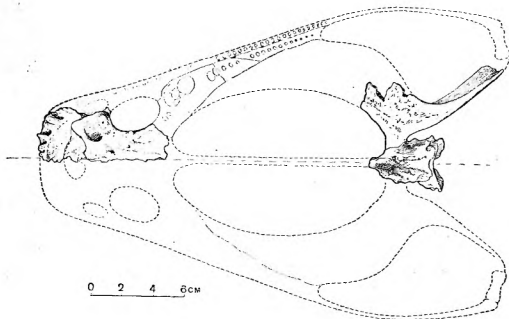


Рис. 29. *Tryphosuchus paucidens* Konzhukova.
Череп снизу. В. пермь СССР (Поволжье) (Конжукова, 1955)

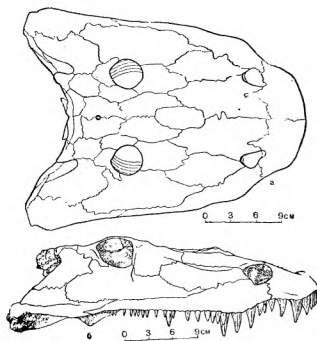


Рис. 30. *Eryops megacephalus* Cope.
Череп: а — сверху, б — сбоку. Н. пермь США (Sawin, 1941)

СЕМЕЙСТВО TREMATOPSIDAE WILLISTON, 1910

Череп сравнительно высокий, глазницы обращены наружу. Желобков органов боковой ли-

нии на черепе нет. Ноздри резко увеличены. Заглазничная часть крыши черепа уплощенная. Ушные вырезки большие, длинные. Межптеригоидные ямы умеренной величины. Затылочный мыщелок парный. В позвоночнике гипоцентры иногда образуют полные диски. В. карбон (?) — н. пермь.

Trematops Williston, 1909. Тип рода — *T. milleri* Williston, 1909; н. пермь (свита клирфорк), США (Техас). Череп тропибазальный. Сфензтмоид отделен от ушных капсул неокостеневающим пространством. На крыше черепа между носовыми и предчелюстными костями небольшое срединное отверстие, сообщающееся с непарным передним небным отверстием между предчелюстными костями и сошниками. Таблитчатые кости с отростками, направленными наружу и вниз и почти замыкающими ушные вырезки. Мечевидный отросток парасфеноида сравнительно узкий. Гипоцентры иногда образуют полные диски. Парные конечности массивные (рис. 31). Три вида. Н. пермь США.

Acheloma Cope, 1882; *Parioxys* Cope, 1878; *Trematopsoides* Olson, 1956 — все из н. перми США.

Возможно, что сюда же следует отнести и род *Mordex* Steen, 1938 из в. карбона Чехословакии, отличающийся от типичных трематопсид неувеличенными ноздрями.

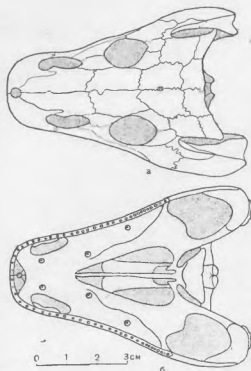


Рис. 31. *Trematops willistoni* Olson.

Череп: а — сверху, б — снизу. Н. пермь США (Olson, 1941)

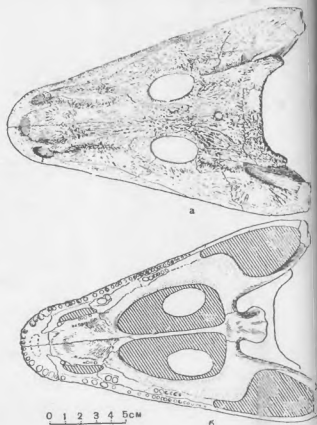


Рис. 32. *Intasuchus silvicola* Konzhukova.

Череп: а — сверху, б — снизу. Н. пермь Коми ДАССР (Конжукова, 1956)

СЕМЕЙСТВО INTASUCHIDAE KONZHUKOVA, 1953

Череп удлинённый, треугольный, близкий по пропорциям к черепу *Cochleosauridae*, а по строению крыши черепа с узкими и длинными ушными вырезками — к черепу *Trematopsidae*. Желобков органов боковой линии на черепе нет. В теменной области крыша черепа резко приподнята. Межптеригоидные ямы большие. Шов между крыловидными костями и парасфеноидом короткий. На небе, кроме клыков, могут иметься и мелкие зубы. Н. пермь.

Intasuchus Konzhukova, 1953. Тип рода — *I. silvicola* Konzhukova, 1956; н. пермь, СССР (бассейн Печоры, р. Б. Инта). Череп удлинённый, округло-треугольный, со слабо заостренным передним концом, слегка суженный позади ноздрей. Кости крыши черепа с резкой скульптурой. Между предчелюстными и носовыми костями срединное отверстие, сообщающееся с непарным передним небным отверстием; последнее расположено в предчелюстных костях. Ноздри большие, широко раз-

двинутые; от ноздрей назад и от ушных вырезов вперед идут длинные желобки. Глазницы большие; предглазничный отдел почти вдвое длиннее заглазничного. На сошниках и наружных крыловидных костях, помимо клыков, развито по несколько мелких зубов, образующих неполный продольный ряд. Челюстные зубы небольшие, тонкие и острые; два наиболее крупных верхнечелюстных зуба расположены на уровне ноздрей. Нижнечелюстные зубы мелкие, за исключением трех передних, имеющих более массивные основания (рис. 32). Один вид.

Syndiodosuchus Konzhukova, 1953. Тип рода — *S. tetricus* Konzhukova, 1953; ср. горизонты н. перми, СССР (С. Приуралья). Череп с притупленным передним концом. Скульптура костей крыши черепа резкая, мелкоячеистая. Ноздри большие, не замкнутые сзади. Отверстия между предчелюстными и носовыми костями нет, но на его месте имеется большая межноздревая яма. Глазницы небольшие, сближенные. Переднего отверстия в небе нет. Кроме

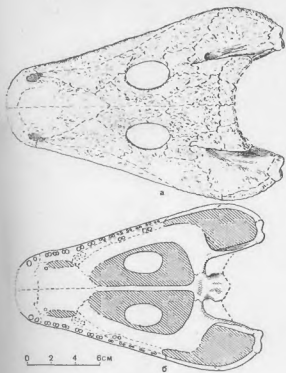


Рис. 33. *Syndycosuchus tetricus* Konzukova.

а — сверху, б — снизу. Н. пермь Коми АССР (Конзукова, 1956)

клыков, зубов на нёбе нет. Зубы верхней челюсти с загнутыми назад вершинками; они расположены парами, разделенными небольшими промежутками. Наиболее крупные зубы на уровне позды. Нижнечелюстные зубы мелкие, не сгруппированные парами; наиболее крупный зуб третий спереди (рис. 33). Один вид.

СЕМЕЙСТВО DISSOROPHIDAE WILLISTON, 1910

Череп высокий, узкий, сравнительно короткий, спереди закругленный. Глазницы большие, обращенные наружу; расположены в средней части черепа. Скульптура неправильная, грубая; каналов боковой линии нет. Ушные вырезки большие, обычно замкнутые. Небные ветви крыловидных костей широкие, не достигают сошников. Затылочный мыщелок парный. Челюстное сочленение на уровне затылочного. Лобковые кости окостеневали. Ключицы массивные, сравнительно длинные. Спина покрыта панцирем из одного — двух рядов костных пластин. Ср. карбон — пермь.

Cacops Williston, 1910. Тип рода — *C. aspidophorus* Williston, 1910; н. пермь (свита

клар-форк), США (Техас). Череп слегка удлинённый, высокий, с почти вертикальными боковыми сторонами. Ноздри большие, расположены впереди, сближены. Ушные вырезки очень большие (занимают большую часть височной области черепа), замкнутые. Межптеригоидные ямы большие. Мечевидный отросток парасфеноида узкий. Крыловидные кости образуют небольшие поперечные ветви. Имеются пред- и послеоханные небные клыки, но наружная крыловидная кость без зубов. В позвоночнике 21 предкрестцовый позвонок, два крестцовых, 21—22 хвостовых. Ключицы нерасширенные и не скульптурированные; межключица с коротким задним отростком. Пластины спинного панциря соединены между собой и с остистыми отростками позвонков, скульптурированы и слегка шире позвонков (рис. 34). Один вид.

Dissorophus Cope, 1895 (= *Otocetus* Cope, 1895). Тип рода — *Dissorophus multicinctus* Cope, 1895; н. пермь (свита клар-форк), США (Техас). Череп короткий и широкий, с замкнутыми ушными вырезками. Пластины панциря резко расширены и покрывают большую часть спины (рис. 35). Четыре вида. Н. пермь США.

Zygosauros Eichwald, 1848. Тип рода — *Z. lucius* Eichwald, 1848; в. пермь (I зона), СССР (Башкирия). Череп очень высокий, удлинённо-овальной формы, резко сужающийся впереди глазниц, расширенный в височной области и вновь сужающийся к затылку. Глазницы очень велики, лежат почти посредине длины черепа, обращены наружу. Затылок глубоко вогнутый. Теменное отверстие огромное, лежит вблизи заднего края глазниц. Зубы крупные, конические (рис. 36). Один вид.

Amphibamus Cope, 1865 (= *Mazonerpeton* Moodie, 1916; = *Micobatrachus* Watson, 1940); *Arkanserpelton* Lane, 1932; *Platyrrhinops* Steen, 1931 — все из ср. карбона США. *Alegeinosaurus* Case, 1911; *Aspidosaurus* Broili, 1904; *Broiliellus* Williston, 1914; *Tersomius* Case, 1910 — все из н. перми США. Положение в системе среднекарбонных родов сомнительно.

Уотсон (Watson, 1940) высказал идею о близости *Amphibamus* к предкам современных бесхвостых земноводных, указывая, в частности, на якобы характерную для этой формы утрату заднетеменных и табличчатых костей и на некоторые особенности строения позвонков. Однако по Дж. Грегори (J. Gregory, 1950) *Amphibamus* мало отличается от типичных Dissorophidae.

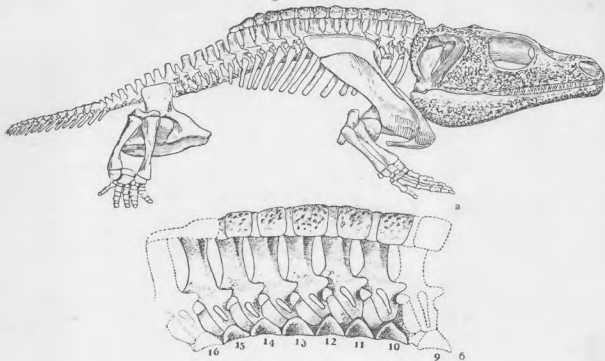


Рис. 34. *Cacops aspidephorus* Williston:

а — реконструкция ($\times 1/4$); б — туловищные позвонки (9-й — 16-й). Н. пермь США (Williston, 1910).

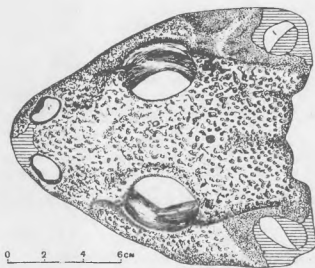


Рис. 35. *Dissorophus multicinctus* Cope.

Череп сверху. Н. пермь США (Williston, 1910)

СЕМЕЙСТВО ZATRACHYDIDAE COPE, 1882

Эриопсоиды с уплощенным широким черепом, перешедшие к водному образу жизни. За

одним исключением (*Stegops*) предглазничная часть черепа резко удлиненная, с большим срединным отверстием между предчелюстными и носовыми костями. Таблитчатые кости образуют выросты («рога»), направленные назад; аналогичные выросты обычно развиты и на нижнем крае квадратноскуловых костей. Затылочный мыщелок парный. Челюстное сочленение расположено примерно на уровне затылочного, но у одной формы (*Stegops*) оно заметно смещено назад от последнего. Базиптеригоидное сочленение обычно неподвижное, но у *Acanthostoma* (по крайней мере у молодых особей) оно подвижное. Исключая *Acanthostoma*, на черепе появляются каналы боковой линии; у *Stegops* они заключены в костные каналы, как и у ихтиостег. Позвонки обычно рахитомные, однако у *Acanthostoma* гипоцентр и парные плевроцентры образуют полные диски; плевроцентральный диск развит значительно слабее гипоцентрального. Конечности слабые. Ср. карбон — н. пермь.

Zatrachys Cope, 1878. Тип рода — *Z. sarra-tus* Cope, 1878; н. пермь (свита уайчита), США (Техас). Череп с резко удлинненной и слегка заостренной кпереди мордой, с огромной рогатой фронтальной фонтанелью, полностью разделяющей

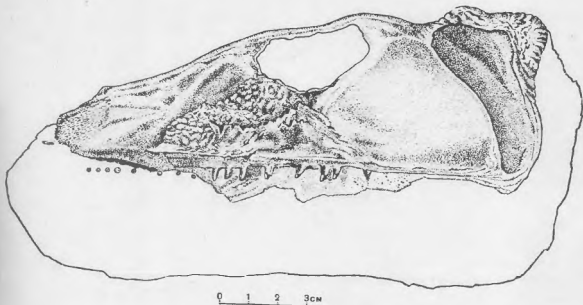


Рис. 36. *Zygosaurus lucius* Eichwald.
Череп сбоку. В. пермь СССР (Приуралье) (Ефремов, 1954)

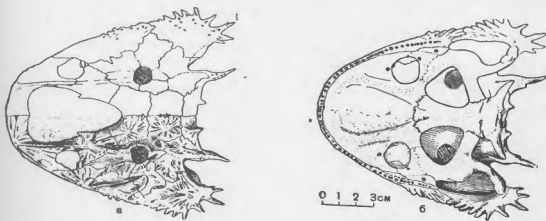


Рис. 37. *Zatrachys serratus* Cope.
Череп: а — сверху, б — снизу. Н. пермь США (Langston, 1954)

досовые кости и вклинивающейся между лобными, сильно развитыми «рогами» и многочисленными выростами по краю квадратноскуловых костей. Челюстное сочленение расположено примерно на уровне затылочного. Глазницы очень маленькие, не превышающие по размерам ноздри. Базитеригонидное сочленение неподвижное. Мечевидный отросток парасфеноида очень широкий; межтеригонидные ямы треугольные. Хоаны большие; расположенные позади ноздрей. На небе слабо развиты пары клыков и многочисленные мелкие зубки.

Желобки органов боковой линии на черепе выражены очень слабо (рис. 37). Два-три вида. Н. пермь США.

Stegops Moodie, 1909; ср. карбон США. *Acanthostoma* Credner, 1883; *Dasyceps* Huxley, 1859 — оба из н. перми З. Европы.

Условно к этому же семейству отнесен род *Platyhystrix* Williston, 1911 из н. перми США, обладающий крайне удлинненными (как у некоторых пеликозавров) остистыми отростками позвонков, несущих поперечные перекладки; ребра резко скульптурованы.

ПОДОТРЯД PHYLLOSPONDYLI. ФИЛЛОСПОНДИЛЬНЫЕ

Небольшие неотенические земноводные с недоразвитыми филлоспондилными позвонками. Голова сравнительно большая, череп уплощенный, короткий и широкий. Заднечелюстные и таблитчатые кости обычно укороченные; ушные вырезки широкие. Межтеригонидные ямы хорошо развиты, и крыловидные кости никогда не соприкасаются друг с другом впереди них. Базиптеригонидное сочленение подвижное. Зубы с большой полостью пульпы, нелабиринтовые. Хорда сохраняется пожизненно; позвонки образованы главным образом самостоятельными невральными дугами, обрастающими хорду сверху; в некоторых случаях сохраняются также плохо окостеневающие вентральные элементы тел позвонков. Ср. карбон — пермь. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО PELIONTIDAE COPE, 1875

Межвисочные кости сохраняются. Базиптеригонидное сочленение образовано отростками базисфеноида и крыловидными костями. За-

тылочный мыщелок непарный. Имеется паружная крыловидная кость. В некоторых случаях известны пред- и захватные клыки, не соединенные продольным рядом зубов. Ср. карбон.

Pelion Wym a n, 1858 (? = *Branchiosauracis* Romer, 1930). Тип рода — *Pelion lyelli* Wym a n, 1858; ср. карбон, США (Огайо). Наиболее крупный из филлоспондилных. Наружные позвонки маленькие, широко раздвинутые. Глазницы округлые. Имеются небольшие передние небные отверстия. На сошниках, небных и паружных крыловидных костях — клыки; крыловидные кости покрыты шагренью из мелких зубиков. Тело покрыто округлыми чешуйками (рис. 38). Один вид.

Eugyrinus Watson, 1921; *Erpetocephalus* Hu xley, 1867 — оба из ср. карбона 3. Европы.

СЕМЕЙСТВО BRANCHIOSAURIDAE FRITSCH, 1879

Межвисочные кости утрачены. Череп резко уплощен. Затылочный мыщелок парный. Межтеригонидные ямы очень большие. Наружные крыловидные кости утрачены. Вырезки для челюстной мускулатуры на небе резко удлинены и впереди почти всегда достигают уровня хан. Брюхо покрыто панцирем из V-образных поперечных рядов костных чешуй. Ср. карбон — н. пермь.

Branchiosaurus Fritsch, 1879 (= *Pleuro-neura* Gaudry, 1878; = *Protriton* Gaudry, 1878; = *Salamandrella* Gaudry, 1878). Тип рода — *Branchiosaurus salamandroides* Fritsch, 1879; в. карбон, Чехословакия. Типичные брахиозавры. Череп широкий, параболический, с большими овальными глазницами. Кольцо склеротики примерно из 30 косточек. Скульптура покровных костей крыши черепа радиальная или ячеистая. Таблитчатые кости с небольшими задними отростками. Тело парасфеноида резко расширено. Ушные вырезки широкие и неглубокие. Зубы мелкие, конические; небных клыков нет. У молодых особей известны жаберные дуги с жаберными тычинками. Конечности слабо окостеневают. Брюхо и проксимальные отделы конечностей покрыты костными чешуйками (рис. 39). Много видов. Ср. карбон США, в. карбон — пермь 3. Европы.

Pelosaurus Credner, 1885. Тип рода — *P. laticeps* Credner, 1885; н. пермь (красный лежень), Германия и СССР (Казахстан). Череп треугольный, закругленный впереди. Глазницы овальные, с кольцом склеротики, расположенные в передней половине черепа. Скульптура покровных костей черепа радиальная. Скульовая кость очень большая. Ушные вырезки

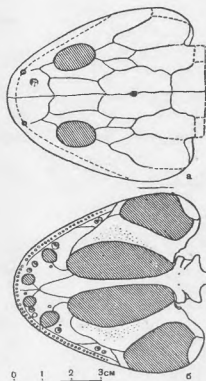


Рис. 38. *Pelion lyelli* Wym a n.
Череп: а — сверху, б — снизу. Ср. карбон США
(Romer, 1930)

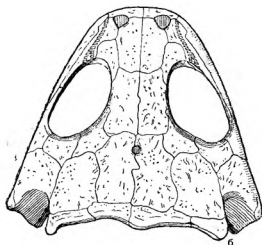
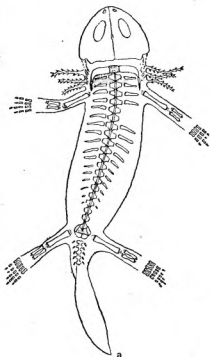


Рис. 39. *Branchiosaurus amblystomus* Credner:

a — реконструкция скелета сверху (×2); б — череп сверху (×3)
Н. пермь, Германия (a — Bulman, Whittard, 1926;
б — Lehman, 1955)

глубокие, суженные. Заднебоковые отростки таблитчатых костей хорошо выражены. Мечевидный отросток парасфеноида длинный и узкий. Конечности хорошо окостеневают, но лобковая кость остается хрящевой (рис. 40). Один вид.

Micrerpeton Moodie, 1909 (= *Eumicrerpeton* Moodie, 1909); ср. карбон США. *Melanerpeton* Fritsch, 1878; в. карбон З. Европы. *Leptorophus* Bulman et Whittard, 1926; *Micromelanerpeton* Bulman et Whittard, 1926; *Promelanerpeton* Kuhn, 1961 — все из н. перми З. Европы.

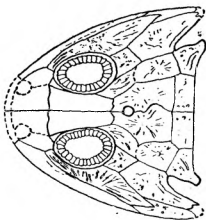


Рис. 40. *Pelosaurus laticeps* Credner.

Череп сверху (×4/5). Н. пермь, Германия (Bulman
a. Whittard, 1926)

ПОДОТРЯД STEREOSPONDYLII. СТЕРЕОСПОНДИЛЬНЫЕ

Лабиринтодонты длиной до нескольких метров, обитавшие в пресных водах или в прибрежной зоне морей; иногда сухопутные формы. Крыша черепа, как у типичных рахитомов, но часто более уплощенная. Система каналов боковой линии обычно хорошо выражена. Ушные вырезки небольшие или отсутствуют. Слезая кость в значительной степени редуцирована. Межвисочная кость обычно отсутствует. Заднелобная кость граничит с надвисочной. Затылочный мыщелок, за редкими исключениями, двойной, образованный боковыми затылочными костями. Заднетеменная и таблитчатая кости с затылочными отростками, соединяющимися соответственно с верхним и верхнебоковым отростками боковой затылочной кости и создающими вместе с ними края задневисочного отверстия. Заднеушная кость, как правило, не образует края задневисочного отверстия и обычно не видна на затылочной поверхности. Внутренние отростки боковых затылочных костей вклиниваются между затылочным отверстием и верхнезатылочным хрящом. Выходное отверстие IX и X черепных нервов лежит в основании верхнебокового отростка боковой затылочной кости. Небо с большими межптеригоидными ямами. Квадратные и небные ветви крыловидных костей укорочены; последние обычно теряют связь с сошниками, а иногда и с небными костями. Между

сошниками и предчелюстными костями часто имеются передние небные отверстия. Тело парасфеноида и прилегающие части крыловидных костей уплощены и обычно соединены швами. Мозговая коробка преимущественно хрящевая; постоянно окостеневают лишь боковые затылочные кости, зачастую также основная затылочная кость и сфензотомид, а изредка

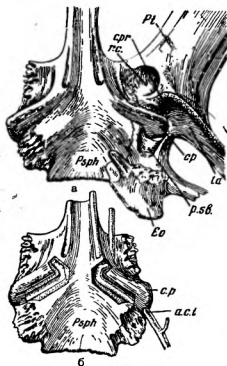


Рис. 41. Строение основания черепа *Benthosuchus sushkini* Ефремов сверху:

а — тело парасфеноида, правая боковая затылочная кость и часть правой крыловидной кости; б — тело парасфеноида со вскрытыми каналами внутренних сонных артерий

а. с. т. — arteria carotis interna, с. р. — crista parapterigoidea, с. пр. — crista praetotica, Ео — Exoccipitale, т. а. — lamina ascendens, Psph — parasphenoidum, p. sb. — processus suboticus, Pl — pterygoideum, r. с. — recessus conoideus (по Быстрову и Ефремову, 1940)

и базисфеноид. Иногда имеются широко разделенные окостенения ушной капсулы — задняя и передняя кости; с последней сростается восходящая пластинка квадратной ветви крыловидной кости. Край овального окна остаются хрящевыми; нижний костный край окна обычно образован нижнеушным отростком боковой затылочной кости, изредка — краем парасфеноида (*Dvinosaurus*). В небоквадратном хряще, помимо квадратной кости, обычно окостеневают и верхняя крыловидная (эпиптеригонд), образующая восходящий от-

росток небоквадратного хряща; предушный отросток эпиптеригоида часто не окостеневают. Эпиптеригонд широко отделен от квадратной кости. Первый базиптеригондный сустав сильно редуцирован. Базиптеригондный отросток базисфеноида всегда хрящевой; соответствующее ему углубление в небоквадратном хряще смещается с эпиптеригоида на крыловидную кость и обычно имеет вид конической ямки (recessus conoideus); последняя прикрыта эпиптеригондом сверху или полностью отделена от него. Область шовного соединения крыловидных костей с парасфеноидом (птеригопарасфеноидные швы) разрастается назад (и частично вперед) от областей первичного базиптеригондного сустава. Внутренняя сонная артерия входит в тело парасфеноида несколько позади области первичного базиптеригондного сустава, в передней части полости среднего уха (рис. 41), и ее канал обычно не виден на небной поверхности черепа. Нижняя челюсть с засочленновым отростком. Предсочленновная кость обычно не достигает передне-веночной, а иногда также и межвеночной кости. На небе, кроме клыков на сошниках, небных и изредка наружных крыловидных костях, часто имеются ряды мелких зубов. Парасфеноид и крыловидные кости, а реже и передняя часть неба часто покрыты шагренью из мелких зубиков; небные ветви крыловидных костей, а иногда и парасфеноид могут быть скульптурированными. Верхнечелюстные зубы мелкие, равновеликие; на симфизе нижней челюсти два клыка. Позвоночник рахитомный, неоракитомный или стереоспондилный, в редких случаях эмболомерный (*Tupilakosaurus*). Остистые отростки короткие. Ребра обычно двухголовчатые, но их сочленовные поверхности часто не окостеневают. Ключицы и межключица уплощены и расширены; клеитральный отросток ключицы налегает на клеитрум спереди и снаружи (исключение — *Plagiosauroides*). Передний край скапулокораконда окостеневают неполностью. Лобковая кость обычно остается хрящевой. Кости конечности неполно окостеневают. Первь — триас. Четыре надсемейства.

Группа Stereospondyli — в понимании Уотсона (Watson, 1919) — представляет определенную эволюционную ступень («grade»), к которой принадлежит потомки рахитомных лабиринтодонтов, имеющие стереоспондилный позвонок и прогрессивно построенный череп. Это объединение основано, следовательно, не на генетическом родстве, а только на общности морфологического уровня и, очевидно, включает высших представителей ряда параллельных эволюционных линий (Huene,

1922; Säve-Söderbergh, 1935; Быстров и Ефремов, 1940; Romer, 1947). Однако неясность генетических связей между отдельными надсемействами стереоспондилльных и предковыми рахитомными группами делает преждевременным упразднение подотряда *Stereospondyli*.

Относительно происхождения различных надсемейств стереоспондилльных нет единого мнения. Для представителей надсем. *Capitosauroidae* в качестве наиболее вероятных предков обычно называют эриопсид (Watson, 1919, 1951; Romer, 1947), для надсем. *Trematosauroidae* — архегозаврид (Jaekel, 1903; Drevermann, 1920), для надсем. *Brachyopoidae* — примитивных рахитомов типа *Pelion* и *Saurerpeton* (Watson, 1956; Hottot, 1959), относимых иногда к филлоспондилльным (Lehman, 1955a). Преобразование рахитомного позвонка в стереоспондилльный происходило в отдельных группах стереоспондилльных в разное время и различными путями. Классический стереоспондилльный тип позвоночника, в котором тела позвонков дисковидны и образованы разросшимися гипоцентрами, был приобретен капитозавроидами в конце раннего триаса (*Mastodonsauridae*), а брахиопоидами (*Metoposauridae*) — в позднем триасе. Представители надсем. *Plagiosauroidae* приобрели «стереоспондилльные» позвонки уже в поздней перми (Panchen, 1959). Тела позвонков плагиозавров, судя по их форме и соотношению с ребрами и невральными дугами, имеют более сложное происхождение, чем у типичных стереоспондилльных.

Родственные взаимоотношения внутри отдельных надсемейств (за исключением *Capitosauroidae*) недостаточно ясны. Типичных представителей надсем. *Trematosauroidae* — трематозаврид — считают потомками архегозаврид, но иногда признается возможность их диффузического происхождения (Ефремов, 1940). Другую группу этого надсемейства — сем. *Peltostegidae* — иногда считают более близкой капитозавроидам (Nilsson, 1946) и выделяют в самостоятельное надсемейство. Неясно происхождение ритидостегид. Стереоспондилльное строение позвоночника известно только у одного трематозавроида — пелтостегиды *Laidleria* (Kitching, 1957), позвонки которого внешне напоминают плагиозавровые. У остальных же родов позвоночник неизвестен или имеет рахитомное строение.

Не вполне ясны объем и систематика надсем. *Brachyopoidae*. Представители сем. *Brachyopidae*, типичного для этой группы, известны в различных горизонтах от н. перми до ср. триаса. Несмотря на отсутствие значительных

перерывов между временем существования отдельных родов, морфологически они отчетливо разделяются на две группы, не связанные переходами: на «новых» (преимущественно триасовых) брахиопид с прогрессивно построенным черепом, составляющих сем. *Brachyopidae* в узком смысле, и на «старых» (пермских), более примитивных, с подвигным базилиригоидным сочленением и рахитомным позвоночником¹. Представители последней группы во многом сходны с примитивными рахитомами *Pelion*, *Saurerpeton* и *Trimerorhachis*, с которыми они иногда и объединяются. Признание этого родства (Watson, 1956; Hottot, 1959) означает установление единой эволюционной линии от гипотетических форм, близких к пелионидам и тримерорахидам, до триасовых брахиопид. Иногда, однако, предками последних считают ранних капитозавроидов типа *Ludekkerina* (Romer, 1947). Хотя «старые» брахиопиды стоят на более низком эволюционном уровне, чем остальные *Stereospondyli*, они помещаются здесь в сем. *Brachyopidae* вместе с поздними брахиопидами.

Сем. *Tupilakosauridae* тесно связано с сем. *Brachyopidae* и, судя по строению черепа и позвоночного столба своего единственного известного представителя — *Tupilakosaurus* (Nielsen, 1954; Шишкин, 1961), развилось из «старых» брахиопид, независимо от «новых».

Представители сем. *Metoposauridae* сходны с брахиопидами по многим чертам строения черепа, и включение их в надсем. *Brachyopoidae* (Romer, 1947) представляется весьма оправданным. В качестве предка метопозаврид указывался нижнепермский *Trimerorhachis* (Säve-Söderbergh, 1935), но Ромер (Romer, 1947) считает внешнее сходство этих форм результатом конвергенции. Хюне (Huene, 1956) без особых оснований считает прямыми предками метопозаврид ранних капитозавроидов типа *Ludekkerina*.

Группа *Plagiosauroidae* рассматривается здесь как надсемейство. Его типичные представители — плагиозавриды — обычно объединяются с брахиопидами, сходными с ними по строению черепа, в один отряд, надсемейство или даже семейство (Watson, 1919; Säve-Söderbergh, 1935; Nilsson, 1937, 1939, 1946a; Romer, 1947 и др.). При этом считается, что плагиозавриды являются потомками брахиопид, так как время исчезновения большинства

¹ Уотсон (Watson, 1956) называет «старыми» брахиопидами как пермских, так и триасовых представителей семейства; «поздними» брахиопидами он называет плагиозаврид.

НАДСЕМЕЙСТВО CAPITOSAURIOIDEA

последних (ранний триас) непосредственно предшествует моменту появления первых (средний триас). Однако примитивное строение затылка плагиозаврид (участие заднеушной кости в образовании краев заднегоменного отверстия) не позволяет выводить плагиозаврид не только из триасовых брахиопид, но даже из ранних, типа *Eobrachyops*. Отсутствие каких-либо переходов между брахиопидами и плагиозаврами и, наконец, открытие верхнепермского *Peltobatrachus* (Panchen, 1959), близкого к плагиозавридам по строению черепа и имеющего стереоспандильный позвоночник плагиозаврового типа, делают возможность близкого родства между семействами Brachyopidae и Plagiosauridae весьма маловероятной.

Окончательно этот вопрос не может быть пока решен ввиду отсутствия данных о строении позвоночника у поздних брахиопид.

Сравнение плагиозаврид с одновозрастными им брахиопидами (метопозавридами) также показывает обособленность первых, поскольку у метопозаврид позвоночник нормально стереоспандильный (тела позвонков образованы гипоцентрами). Сходство в строении плечевого пояса у метопозаврид и плагиозаврид, подчеркиваемое Ромером (Romer, 1947), в действительности весьма несущественно. Межключица у метопозаврид по форме близка к капитозавридной; строение cleithrum и характер его сочленения с ключицей — обычного для лабиринтодонтов типа (Nilsson, 1939; Sawin, 1945), от которого плагиозавровый тип сильно отличается.

Таким образом, резкое разделение плагиозаврид и надсем. Brachyopioidea, предложенное Панченем (Panchen, 1959), представляется целесообразным. Надсем. Plagiosauroidea включает два семейства: Plagiosauridae и верхнепермских Peltobatrachidae. Единственный представитель последних — *Peltobatrachus*, судя по строению основания черепа и хвостового отдела позвоночника, происходит от каких-то рахитомов.

Надсем. Capitosauroidae объединяет шесть близко родственных семейств, характеризующихся ясно выраженной морфологической преемственностью. Наиболее ранние из них — сем. Rhinesuchidae, а иногда и сем. Benthosuchidae (= Wettugasauridae) — некоторые авторы относят к рахитомным (Huene, 19566). Поскольку, однако, ринезухиды весьма близки к бентозухидам, а последние связаны постепенным переходом с типично стереоспандильными капитозавридами, представляется более правильным рассматривать всех капитозавридов в составе одного надсемейства.

Пресноводные лабиринтодонты — в большинстве пассивные хищники придонной зоны. Длина черепа до 1 м, иногда и больше. Череп умеренно вытянутый, параболический или треугольный, более или менее уплощенный, обычно с хорошо выраженной предглазничной зоной интенсивного роста. Глазницы сближены, приподняты и лежат в задней половине черепа. Крыша черепа в межглазничной области вогнутая. Ушные вырезки небольшие, открытые или замкнутые. Слезная кость не достигает края глазницы и, как правило, не доходит до затылка. Скуловой канал боковой линии в задней своей части лежит на квадратноскуловой кости и образует резкий изгиб в месте соединения с подглазничным каналом; последний дает резкий изгиб в области слезной кости. Затылок более или менее вертикальный. Задневисочные отверстия обычно большие, удлинённые. Затылочный мыщелок парный; боковые затылочные кости с выходными отверстиями XII пары нервов. Нижнеушные отростки боковых затылочных костей достигают крыловидных костей или отделены от них небольшими промежуточками. Челюстные суставы несколько позади затылочных или на одном уровне с ними. Мечевидный отросток парасфеноида неширокий. Тело парасфеноида не закрывает снизу основания боковых затылочных костей и соединено швами с крыловидными костями; задняя часть тела парасфеноида обычно несет два поперечных гребня. Дорсальная поверхность парасфеноида имеет в средней части два постеролатерально направленных околотеригонидных гребня (cristae parapterigoideae); над внешним концом каждого из них располагается подошва слуховой косточки, а снизу и несколько сзади — входное отверстие внутренней сонной артерии. Сзади к околотеригонидному валуку примыкает нижнеушной отросток боковой затылочной кости, обычно заканчивающийся на уровне входного отверстия сонной артерии, а иногда значительно впереди него (у *Yarengia*). Восходящая пластина квадратной ветви крыловидной кости ограничивает полость среднего уха спереди и сбоку и несет на затылочной поверхности косяк гребень; изогнутая внутрь преддугная часть восходящей пластины (crista praecolica) сильно развита. Recessus conoideus сверху частично прикрыт эпиптеригонидом. Передняя ветвь крыловидной кости достигает небной кости. Сфензтмод и обе ушные кости часто окостеневают. Небные и наружные крыловидные кости приблизительно одинаковой длины. Передние небные отверстия часто сливаются. На

сошнике и небной кости по два клыка. На сошнике (у внутреннего края хоаны и медиально от клыков), на небной кости (позади клыков) и на наружной крыловидной кости — ряды мелких зубов. Предсочленовая кость нижней челюсти достигает межвенецной. Позвоночник рахитомный, неоракитомный или стереосpondильный. Невральные дуги с хорошо развитыми поперечными отростками. Ребра уплощенные, часто с крючковидными отростками в грудном отделе. Конечности небольшие (относительно размеров туловища). В. пермь — триас. Шесть семейств.

СЕМЕЙСТВО RHINESUCHIDAE WATSON, 1919

= Rhinesuchidae Watson, 1919 + Lydekkerinidae Watson, 1919 + Uranocentrodontidae Romer, 1947
+ ? Sclerorhacidae Romer, 1947)

Предглазничный отдел черепа обычно умеренно удлинненный, лобная кость не достигает края глазницы. Челюстные мышцы немного позади затылочных. Заднеушная кость часто образует нижний край задневисочного отверстия. Боковые затылочные кости отделены от крыловидных короткими промежутками. Птеригопарасфеноидные швы относительно короткие. Полость среднего уха широко открыта снизу. Тело парасфеноида с боковыми выступами в задней части. Поперечные гребни парасфеноида прямые или с отогнутыми назад медиальными концами. Позвоночник рахитомный или неоракитомный. В. пермь — н. триас.

Rhinesuchus Broom, 1908. Тип рода — *Rh. whaitsi* Broom, 1908; в. пермь (зона Tarinocerphalus), Ю. Африка. Череп сравнительно широкий, с прямыми боковыми краями. Глазницы значительно позади середины длины черепа. Заднеушная кость образует нижний край задневисочного отверстия. Основная затылочная кость слабо окостеневает. Птеригопарасфеноидные швы не доходят до заднебоковых выступов парасфеноида. Мечевидный отросток парасфеноида узкий. Передние небные отверстия маленькие, соединенные между собой на небольшом протяжении. Эпиптеригоид с неокостеневающим предшумным отростком. Парасфеноид, крыловидные кости, сошники и передние части небных костей покрыты шагренью из мелких зубчиков. Венечные кости нижней челюсти с шагренью. Плеврочентры неизвестны, гилочентры типично рахитомные (рис. 42). Несколько видов. В. пермь (зоны Tarinocerphalus, Endothiodon, ? Cistecephalus) Ю. Африки.

Uranocentrodon Hoepfen, 1915 (? = *Lacocosauros* Haughton, 1925; = *Rhinesuchus* Broom, 1908, partim). Тип рода — *Myriodon senekalensis* Hoepfen, 1911; н. триас (зона Ly-

strosaurus), Ю. Африка. Форма черепа, как у *Rhinesuchus*. Слезная кость не достигает ноздри. Надвисочная кость образует часть края ушной вырезки. Затылок более уплощенный, чем у *Rhinesuchus*. Основная затылочная кость большая и образует часть затылочных

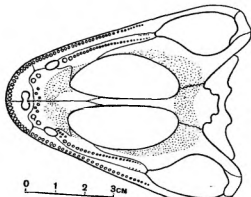


Рис. 42. *Rhinesuchus whaitsi* Broom.
Череп снизу. В. пермь Ю. Африки (Watson, 1919; Romer, 1947)

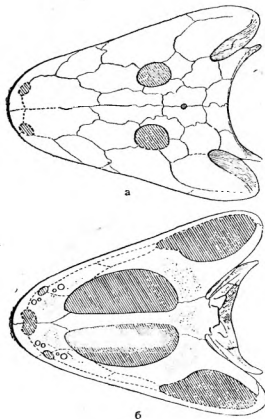


Рис. 43. *Uranocentrodon senekalensis* Hoepfen.
Череп: а — сверху, б — снизу, уменьшено. Н. триас Ю. Африки (Broom, 1930)

мышцелков. Заднеушная кость не выходит на затылочную поверхность черепа. Небо, как у *Rhinesuchus*, но мечевидный отросток парасфеноида более широкий. Передние небные отверстия широко соединяются друг с другом. Нижняя челюсть с шагренью на венечных костях и очень высокой заднепластинчатой костью. Жаберный скелет из трех пар дуг. Позвоночник с хорошо развитыми плевроцентрами (рис. 43). Один вид. Пивто (Piveteau, 1926) относит к этому роду нижнюю челюсть из н. триаса о-ва Мадагаскар. Сюда же, по-видимому, принадлежит череп из зоны *Lystrosaurus* Ю. Африки, описанный Бруммом (Broom, 1930) как *Lydekkerina putterilli*.

Lydekkerina Брум, 1915. Тип рода — *Bothriceps huxleyi* Lydekker, 1889; н. триас (зона *Lystrosaurus*), Ю. Африка. Череп с несколько выпуклыми боковыми краями. Глазницы относительно большие и расположены

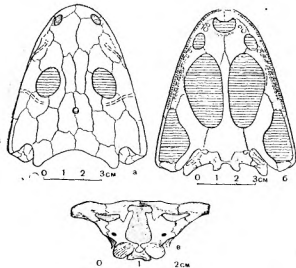


Рис. 44. *Lydekkerina huxleyi* (Lydekker)

Череп: а — сверху, б — снизу, в — средняя часть затылка Н. триас Ю. Африки (а, б — Parrington, 1948; Broili, Schroeder, 1937)

приблизительно посредине длины черепа. Каналы боковой линии в виде цепочек из отдельных ямок. Слезная кость, по Паррингтону (Parrington, 1948), не достигает ноздри¹. Имеется septomaxillare. Предлобные кости сильно расширены. Надвисочная кость не достигает краев ушной вырезки. Заднеушная кость образует нижний край задневисочного отверстия. Foramen paraquadratum — между квадратной и квадратноскуловой костями. Основ-

¹ Данные более ранних авторов (Watson, 1919; Broili, Schröder, 1937) противоречат этому.

ная затылочная кость слабо окостеневает. Птеригопарасфеноидные швы доходят до заднебоковых выступов парасфеноида. Мечевидный отросток парасфеноида относительно широкий. Шагрень на теле парасфеноида и прилегающих частях крыловидных костей; края небных ветвей крыловидных костей скульптурированы. Передние небные отверстия

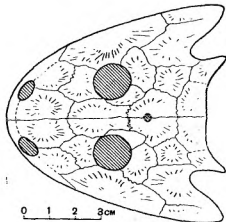


Рис. 45. *Broomulus dutoiti* (Broom)

Череп сверху. Н. триас Ю. Африки (Broom, 1930)

широко слиты. Слуховая косточка короткая, с сильно расширенной подошвой. Нижняя челюсть с длинным засочленовым отростком. Плевроцентры окостеневают; гипоцентры тонкостенные, иногда разделенные надвое. Межключица с широким передним отростком, разделяющим ключицы. Подвздошная кость с узким верхним отростком. Брюшная панцирь из

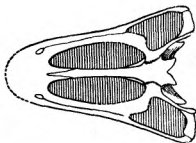


Рис. 46. *Laccocephalus insperatus* Watson.

Череп снизу (уменьшено). ? Н. триас Ю. Африки (Watson, 1919)

мелких пластинок (рис. 44). Два вида. Н. триас Ю. Африки (зона *Lystrosaurus*).

Broomulus Romer, 1947 (? = *Puterillia* Broom, 1930). Тип рода — *Lydekkerina dutoiti* Broom, 1930; н. триас (зона *Lystrosaurus*),

Ю. Африка. Длина черепа равна его ширине. Глазницы сближены. Предглазничный отдел черепа почти равен по длине заглазничному. Слезная кость достигает ноздри. Надвисочная кость не образует края ушной вырезки. Лобная кость почти касается края глазницы. Заднеглазничная кость, согласно изображению Брума (Broom, 1930), граничит с теменной (рис. 45). Один вид.

Laccocephalus Watson, 1919. Тип рода — *L. insperatus* Watson, 1919; ? н. триас (зона *Lystrosaurus*), Ю. Африка. Череп более вытянутый, чем у предыдущих родов, со слегка вогнутыми боковыми краями. Заднеушная кость, по-видимому, не выходит на затылочную поверхность черепа. Птеригопарасфеноидные швы доходят до заднебоковых выступов парасфеноида. Мечевидный отросток парасфеноида широкий, с продольным килем снизу. Базисфеноид, основная затылочная и переднеушная кости значительно окостеневают. Эпиптеригоид образует восходящий отросток и имеет выемку для ганглия V нерва на внутренней стороне (рис. 46). Один вид.

Rhinesuchoides Olson et Broom, 1937. Тип рода — *Rh. tenuiceps* Olson et Broom, 1937; в. пермь (зона *Tarinoscephalus*), Ю. Африка. Предглазничный отдел черепа сильно удлинённый: длина черепа вдвое больше его ширины. Нижняя челюсть с длинным меккелевым отверстием и, по-видимому, маленьким засоченовным отростком. По пропорциям черепа напоминает бентозухид и капитозавриды. Неясно, является ли это сходство следствием конвергенции, или же оно основано на близком родстве с указанными формами. Один вид. К этому же роду, вероятно, принадлежит форма из зоны *Cistecephalus*, описанная Брумом (Broom, 1948) как *Rhinesuchus rubidgei*.

Limnoiketes Parrington, 1948. Тип рода — *L. paludinatans* Parrington, 1948; н. триас (зона *Lystrosaurus*), Ю. Африка. Череп короткий, с большими глазницами. Заглазничный отдел черепа почти равен по длине предглазничному. Имеется *septomaxillare*. Слезная кость не достигает ноздри. Надвисочная кость не достигает края ушной вырезки. Заднеушная кость не выходит на затылочную поверхность черепа. *Foramen paraquadratum* в квадратноскуловой кости. Чешуйчатая кость отделена от квадратной ветви крыловидной кости широкой щелью. Птеригопарасфеноидные швы доходят до заднебоковых выступов парасфеноида. Мечевидный отросток парасфеноида сравнительно широкий. Передние небные отверстия широко слиты (рис. 47). Один вид.

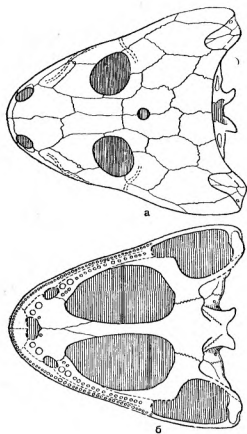


Рис. 47. *Limnoiketes paludinatans* Parrington

Череп: а — сверху, б — снизу (×1). Н. триас Ю. Африка (Parrington, 1948)

Единственный известный череп принадлежит, по-видимому, очень молодой особи.

Sclerothorax Huene, 1932. Тип рода — *S. hypselonotus* Huene, 1932; н. триас (ср. пестрый песчаник), Центр. Европа. Череп широкий и короткий. Глазницы, ноздри и хоаны очень малы. Предглазничный отдел немного короче заглазничного. Межптеригоидные ямы сравнительно невелики. Мечевидный отросток парасфеноида очень широкий и короткий. Задние отростки сошников длинные. Передние ветви крыловидных костей длинные, с сильно выраженными боковыми выступами. Плеврочентры окостеневают только в задней части позвоночника. Передние гипочентры могут образовывать полные кольца. Остистые отростки высокие. Мекключица сильно расширена. В тазовом поясе окостеневают все три элемента (рис. 48). Один вид.

Deltacephalus Swinton, 1956. Тип рода — *D. whitei* Swinton, 1956; н. триас, Мадагаскар.

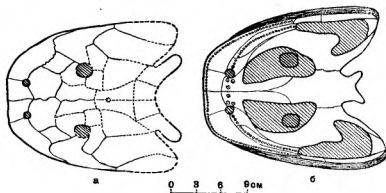


Рис. 48. *Sclerothorax hypselonotus* Huene.

Череп: а — сверху, б — снизу. Н. триас Германия (Huene, 1932)

Череп короткий, уплощенный, с широким передним краем. Глазницы большие. Теменное отверстие поперечно вытянуто. Слезная кость достигает ноздри. Задние выросты табличчатых костей короткие. Заднеушная кость не выходит на затылочную поверхность черепа. Тело парасфеноида с параллельными боковыми краями; мечевидный отросток широкий. Квадратные ветви крыловидных костей значительной длины; небные ветви не достигают небных костей (в отличие от всех остальных *Capitosauroides*). Один вид.

Muchocephalus Watson, 1962; *Rhiniceps* Watson, 1962; оба — в пермь (зона *Cistecephalus*), Ю. Африка. *Boreosaurus* Nilsson, 1943; н. триас (олонецкий ярус) Шницбергера.

К семейству Rhinesuchidae, по-видимому, принадлежит также лабиринтодонт из н. триаса Мадагаскара, описанный Леманом (Lehman, 1955, 1961) как *Wettugasaurus miltoti*. Предглазничная область черепа у этой формы незначительно вытянута, ноздри большие. Лобные кости образуют края глазниц на небольшом протяжении. Табличчатые кости с сильно развитыми задними отростками. Зубные ряды на сошниках образуют полого изогнутую дугу.

СЕМЕЙСТВО BENTHOSUCHIDAE EFREMOV, 1940

(= *Benthosauridae* Efremov, 1929; = *Wettugasauridae* Sève-Söderbergh, 1935)

По строению черепа близки к Rhinesuchidae, но предглазничный отдел черепа более удлиненный. Система каналов боковой линии хорошо развита. Ноздри обычно удлиненные. Лобная кость не достигает края глазницы. Надвисочная кость отделена узким промежутком от края ушной вырезки. Заглазничная кость образует выступ у внешнего края глазницы. Заднеушная кость не выходит на затылочную поверхность черепа и редко окостеневает. Квад-

ратная ветвь крыловидной кости не сростается с чешуйчатой костью. Foramen paraquadratum обычно в квадратноскуловой кости. Птериопарасфеноидные швы параллельны между собой и доходят до заднебоковых выступов парасфеноида. Recessus conoideus лежит у заднего края межптеригоидной ямы. Мечевидный отросток парасфеноида узкий. Задние отростки сошников обычно длинные, соединенные срединным швом. Скуловая кость выходит небольшим участком на небную поверхность черепа. Сфенэтмоид и эпиптеригоид обычно окостеневают, но предшнюю отросток последнего остается хрящевым. Позвоночник рахитомный, со слабо окостеневающими плевроцентрами, или неоракитомный. Остистые отростки низкие. Кости конечностей со слабо окостеневающими эпифизами. Н. триас.

Benthosuchus Efremov, 1937 (= *Benthosaurus* Efremov, 1929; = *Rasaurus* Kuzmin, 1938). Тип рода — *Benthosaurus sushkini* Efremov, 1929; н. триас (ветлужская серия), Север Европейской части СССР, Верхнее и Среднее Поволжье, Ю. Приуралье и бассейны р. Дон. Череп клиновидный с тупым передним концом. Между предчелюстными костями маленькое отверстие. Система каналов боковой линии с передней (предноздревой) комиссурой. Задние отростки табличчатых костей умеренно развиты. Передние небные отверстия разделены или слиты на небольшом протяжении. Поперечные гребни парасфеноида прямые или несколько отогнутые назад у срединной линии, широко разделенные. Тело парасфеноида и прилегающие части крыловидных костей покрыты шагренью; на внешних краях крыловидных костей — покровная скульптура. Внутренние ряды сошниковых костей образуют между собой острый угол. Основная заглазничная и ушные кости не окостеневают. Слуховая косточка удлиненная. Нижняя челюсть высокая в задней части. Меккелево отверстие маленькое. Предсочленовная кость высокая сзади. На заднечелюстной кости ряд зубов. Гипоцентры с большой хордальной выемкой, плевроцентры не окостеневают. Межключица с округлым задним краем и узким передним отростком. Ключицы соприкасаются на небольшом протяжении. Область сочленовной ямки скапулокораконда не окостеневает. Подвздошная кость с относительно широким верхним отростком. Плечевая кость уплощенная. Бедренная кость массивная (рис. 49, 50). Один вид.

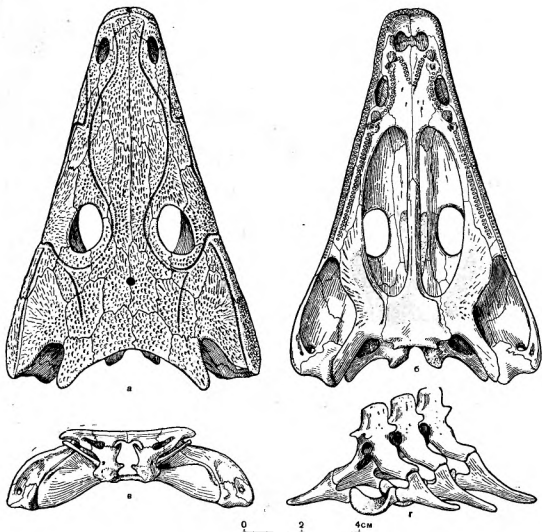


Рис. 49. *Parabenthosuchus sushkini* Efremov.

Череп: а — сверху, б — снизу, в — сзади; г — часть позвоночного столба. Н. триас Европейской части СССР (Быстров, Ефремов, 1940)

Parabenthosuchus Otchev, 1958. Тип рода — *P. uralensis* Otchev, 1958; н. триас (ветлужская серия), СССР (Ю. Приуралье). По форме и строению черепа почти тождествен *Benthosuchus*. Передние небные отверстия парные, разделенные. Основная затылочная, передне- и заднеушная кости значительно окостеневают. Ряды сошниковых зубов расположены вдоль срединного шва. Поперечные гребни парасфеноида соединены между собой и отогнуты назад у срединной линии (рис. 51). Один вид. Возможно, правильное рассматривать эту форму как вид рода *Benthosuchus*.

Thoosuchus Efremov, 1940. Тип рода — *Lagrocephalus acutirostris* Hartmann-Weinberg et Kuzmin, 1936; н. триас (ветлужская серия),

Европейская часть СССР (Верхнее Поволжье). Отличается от *Benthosuchus* несколько более удлиненным черепом, наличием клыков на наружных крыловидных костях, некоторой редукцией сошниковых зубных рядов, широкой перегородкой между передними небными отверстиями и, возможно, присутствием septomaxillare (рис. 52). Один вид. К этому же роду, вероятно, принадлежат формы, описанные как *Trematosuchus jakovlevi* (Рябинин, 1925) и *T. weidenbaumi* (Кузьмин, 1935).

Wetlugasaurus Riabinin, 1930 (= *Volgasaurus* Kuzmin, 1937; = *Volgosuchus* Efremov, 1940). Тип рода — *Wetlugasaurus angustifrons* Riabinin, 1930; н. триас (ветлужская серия), Южное Приуралье, Поволжье, а также Север

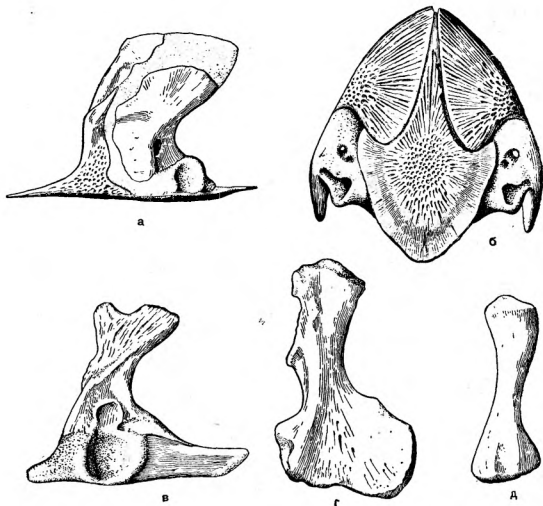


Рис. 50. *Benthosuchus sushkini* Efremov.

Плечевой пояс: а — сбоку, б — снизу; в — тазовый пояс сбоку ($\times 1/4$); г — плечевая кость снаружи ($\times 1$); д — бедренная кость снаружи ($\times 1/4$). Н. триас Европейской части СССР (Ефремов, Быстров, 1940)

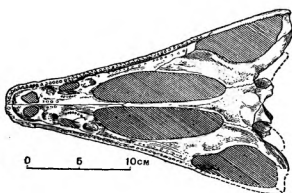


Рис. 51. *Parabenthosuchus uralensis* Otchev.

Череп снизу. Н. триас СССР (Ю. Приуралье) (Очев, 1958)

Европейской части СССР. Отличается от *Benthosuchus* параболическими очертаниями черепа, удлиненными и суженными выростами таб-

литчатых костей, отсутствием передней комиссуры в системе каналов боковой линии, широко слитыми передними небными отверстиями, поперечным расположением медиальных сошниковых зубов и слабым развитием шагреневых зубов на парасфеноиде и крыловидных костях. Покровная скульптура на крыловидных костях развита, по-видимому, сильнее, чем у *Benthosuchus*. Основная затылочная кость иногда слабо окостеневает. Скапулокораконд окостеневает сильнее, чем у *Benthosuchus* (рис. 53). Два вида. Н. триас Европейской части СССР, В. Гренландии и, возможно, Ю. Африки. К *Wellugasaurus* принадлежат формы, описанные как *Rhinesuchus wolgodvinensis* (Яковлев, 1916) и *Capitosaurus volgensis* (Hartmann-Weinberg, Kuzmin, 1936).

Sassenisaurus Nilsson, 1942. Тип рода — ? *Cyclotossaurus spitzbergensis* Wiman, 1915; н. триас (олонецкий ярус), Шпицберген.

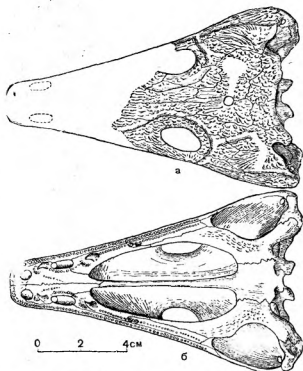


Рис. 52. *Thosuchus acutirostris* (Hartmann-Weinberg et Kuzmin).

Череп: а — сверху, б — снизу. Н. триас Верхнего Поволжья (Ефремов, 1940)

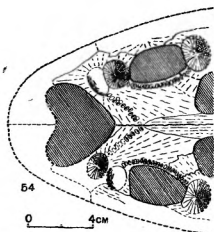


Рис. 54. *Sassenisaurus spitzbergensis* (Wiman).

Передняя часть черепа снизу. Н. триас Шпицбергена (Nilsson 1942).

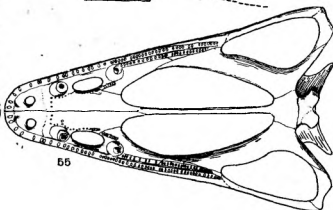


Рис. 55. *Kestrosaurus dreyeri* Houghton.

Череп снизу (уменьшено). Н. триас Ю. Африка (Houghton, 1925)

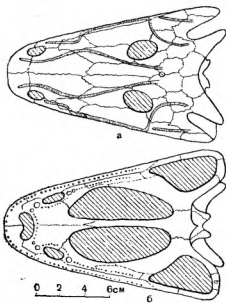


Рис. 53. *Wellgusaurus angustifrons* Riabinin.

Череп: а — сверху, б — снизу. Н. триас Европейской части СССР (Рябинин, 1930)

Сошники без задних отростков. Ряды сошниковых зубов соединяются под более тупым углом, чем у *Benthosuchus*. Хоаны относительно широкие. Переднее небное отверстие непарное, сердцевидное (рис. 54). Один вид.

Kestrosaurus Houghton, 1925. Тип рода — *K. dreyeri* Houghton, 1925; н. триас (зона Procolorophon), Ю. Африка. По ряду признаков является переходной формой от бентозухиного типа к капитозавридному. Череп тех же очертаний, что у *Benthosuchus*, но более удлиненный. Поздрии круглые. Имеется межлобная кость. Задние выросты таблитчатых костей длинные и узкие. Foramen paraquadratum между квадратной и квадратноскуловой костями. Передние небные отверстия круглые, широко разделенные. Поперечные гребни парасфеноида прямые. На передней ветви крыловидной

кости покровная скульптура. Основная затылочная и заднеушная кости слабо окостеневают. Эпиптериготид, возможно, с окостеневающим предушным отростком. Тело парасфеноида сужено спереди. Боковая затылочная кость соединяется коротким вертикальным швом с крыловидной костью (рис. 55). Один вид.

Gondwanosaurus Lydekker, 1885. Тип рода — *G. bijorensis* Lydekker, 1885; в. пермь или самые нижние горизонты триаса (свита дамуда гондванской серии), Центр. Индия. Череп по форме близок к таковому у *Wettlugasaurus*. Глазницы очень большие, сближенные. Задние выросты таблитчатых костей длинные и узкие. Нижняя челюсть с сильно удлиненным меккелевым отверстием. Гипоцентры с большой хордальной выемкой. Плевроцентры достоверно не известны¹. По строению покровного плечевого пояса сходен с *Benthosuchus*. Ребра расширены дистально. Один вид.

Pachygonia Huxley, 1865 (? = *Gonioglyptus* Huxley, 1865; part.); н. триас (свита панчет гондванской серии), Индия.

К семейству Benthosuchidae, возможно, принадлежит форма из н. триаса Мадагаскара, описанная как *Benthosuchus madagascarensis* (Lehman, 1961). Однако родовая принадлежность ее сомнительна.

СЕМЕЙСТВО CAPITOSAURIDAE WATSON, 1919

Форма черепа, расположение костей черепной крышки и степень вытянутости предглазничного отдела такие же, как у бентозухид. Лобные кости образуют внутренние края глазниц. Ноздри расположены несколько ближе к переднему краю черепа, чем у бентозухид. Глазницы относительно небольшие. Ушные вырезки сравнительно глубокие. По общему плану строения неба и степени удлинения птеригопарасфеноидных швов близки к бентозухидам. Тело парасфеноида сужено спереди; его поперечные гребни соединены между собой и отогнуты назад у срединной линии. Нижнеушной отросток боковой затылочной кости образует короткий вертикальный шов с крыловидной костью. Небные ветви крыловидных костей скульптурированы. Шагрень на небе отсутствует. Передние небные отверстия слиты. Задние отростки сошников разделены на большом протяжении передним концом мечевидного отростка парасфеноида. Медиальные сошниковые зубы образуют поперечный ряд. Основная за-

тылочная, передне- и заднеушная кости иногда окостеневают лишь в незначительной степени. Эпиптериготид иногда с окостеневшим предушным отростком. Нижняя челюсть довольно высокая в задней части, с коротким засочленовым отростком и небольшим меккелевым отверстием. Позвоночник стереоспондильный. Гипоцентры не образуют полных дисков и имеют сверху широкую вырезку для хорды. Триас.

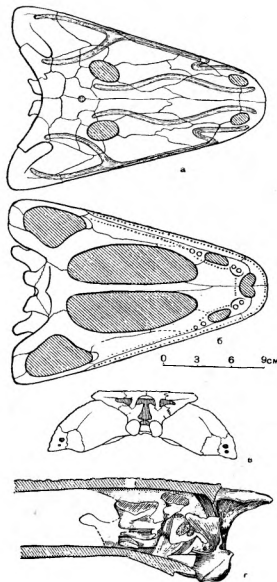


Рис. 56. *Parotosaurus* Jaekel:

а — череп *P. nasidus* (Meyer) сверху; б — череп *P. nasidus* (Meyer) снизу. Н. триас Германии; в — череп *Parotosaurus* sp. (Gastri); г — сагиттальный разрез мозговой коробки *Parotosaurus* sp. (Meyer). Н. триас Ю. Африки (а, б — по Romer 1947; в, г — Watson, 1919, 1961)

¹ Указание Лидеккера (Lydekker, 1885) на наличие у *Gondwanosaurus* костных плевроцентров малоубедительно.

Capitosaurus Münster, 1836. Тип рода — *C. arenaceus* Münster, 1836; в. триас (н. кейпер), Центр. Европа. По форме черепа близок к *Wellugasaurus*. Неясно, открыты ли сзади ушные вырезки. Один вид. Возможно, что эта форма принадлежит к циклотозавридам, что лучше согласуется с ее верхнетриасовым возрастом. Неясность типа исключает в дальнейшем возможность отнесения к этому роду каких-либо других форм.

Parotosaurus Jaekel, 1922 (? = *Odontosaurus* Meyer, 1838; ? = *Ptychosphenodon* Seeley, 1907; ? = *Syphonodon*, Seeley, 1908; ? = *Mentosaurus* Roepke, 1930). Тип рода — *Capitosaurus nasutus* Meyer, 1858; н. триас (ср. пестрый песчаник), Центр. Европа. По форме черепа варьирует, но в общем близок к *Wellugasaurus*. Предлобная и заглазничная кости сильно сближены. Ушные вырезки широко открыты сзади. Задние отростки сошников длинные. Основная затылочная, передние и заднеушные кости окостеневают у некоторых видов. Эпиптеригонд иногда с глубокой горизонтальной выемкой для ганглия V нерва на внутренней стороне, с предушным отростком или без него (рис. 56). Много видов, описанных в большинстве как *Capitosaurus*. Н. триас Нижнего По-

волжья и Ю. Приуралья СССР, Ю. Африки, США (Аризона) и, возможно, В. Австралии; н. и ср. триас З. Европы; ср. триас Шпицбергена и, возможно, триас С. Африки (Сахара).

Stanocephalosaurus Brown, 1933. Тип рода — *S. birdi* Brown, 1933; н. триас (свита вапэтки серии мэнкопи), США (Аризона). Череп сравнительно узкий в передней части; длина его, по мнению Брауна (Brown, 1933), вдвое больше ширины. Ушные вырезки открытые. Передняя часть неба обычного капитозаврового типа. Передний конец мечевидного отростка парасфеноида лежит на уровне передней трети хоан. Один вид.

Stenotosaurus Romer, 1947. Тип рода — *Capitosaurus semiclausus* Swinton, 1927; н. триас (в. пестрый песчаник), Центр. Европа. Череп удлинен в той же степени, что и у *Parotosaurus*, но более сужен спереди. Заглазничная кость достигает предлобной, отделяя скуловую кость от края глазницы. Ушные вырезки почти замкнутые. Задняя часть неба обычного капитозаврового типа. Мечевидный отросток парасфеноида относительно широкий. Переднеушная кость окостеневают (рис. 57). Один вид.

СЕМЕЙСТВО MASTODONSAURIDAE LYDEKKER.

1885

По пропорциям черепа близки к капитозавридам. Глазницы большие, межглазничный промежуток узкий. Лобная кость образует внутренний край глазницы. Заглазничная кость не имеет бокового выступа. Задние выросты таблитчатых костей направлены почти латерально. Ушные вырезки маленькие, открытые. По строению передней части неба и расположению зубов сходны с капитозавридами, но передние небные отверстия широко разделены и открываются на дорсальную поверхность черепа. Тело парасфеноида с выпуклыми боковыми краями; перигио-парасфеноидные швы простираются назад, по-видимому, не далее, чем у капитозаврида. Контакт между боковой затылочной и крыловидной костями, вероятно, имеется, но не виден на небной поверхности черепа. Эпиптеригонд и сфензтмонд окостеневают. Нижняя челюсть с большим засосочевидным отростком. Позвоночник стереоспондилийный. Передние туловищные гиопотендры дисковидные, с хордальным каналом в верхней части; остальные гиопотендры полулунные. Триас.

Mastodonsaurus Jaeger, 1828 (= *Labyrinthodon* Owen, 1941, part.; = *Xestorhynchus* Meyer, 1842, part.; ? = *Rhombopholis* Owen,

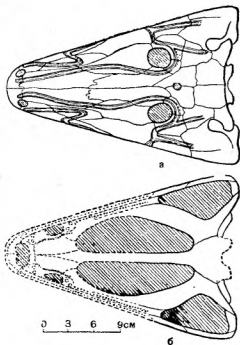


Рис. 57. *Stenotosaurus semiclausus* (Swinton). Череп: а — сверху, б — снизу. Н. триас Германия (Swinton, 1927, Romer, 1947)

1866, ? = *Diadetognathus* Miall, 1874). Тип рода — *Salamandroides giganteus* Jaeger, 1828; ср. — в. триас, Центр. Европа. Череп достигает гигантских размеров — 125 см. Глазницы очень большие. Межглазничный промежуток меньше

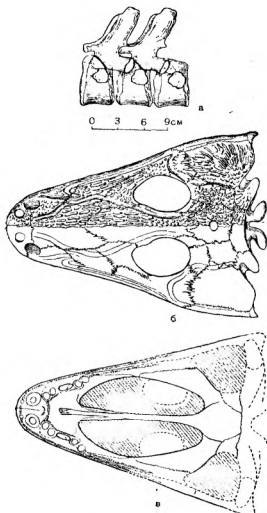


Рис. 58. *Mastodonsaurus* Jaeger:

а — туловищные позвонки; б — череп *M. giganteus* Jaeger сверху; в — череп *M. acuminatus* Fraas снизу (уменьшено). В. триас Германии (а — Panchen, 1959; б — Romer, 1947; в — Huene, 1956)

ширины глазницы. Квадратные ветви крыловидных костей направлены латерально. Основная затылочная кость окостеневает. Засочленовный отросток нижней челюсти с углублением на верхней стороне. Канал хорды в передних позвонках замкнут сверху. Межключица заостренная спереди и сзади (рис. 58). Несколько видов. Ср. — в. триас Центр. Европы и Ю. Приуралья (юшатырская свита).

Heptasaurus Sæve-Söderbergh, 1935. Тип рода — *Mastodonsaurus cappelenensis* Wepfer, 1922; н. триас (в. шестрый песчаник), Центр. Европа. Череп меньших размеров и с относительно меньшими глазницами, чем у *Mastodonsaurus*. Межглазничный промежуток равен ширине глазницы или несколько шире.

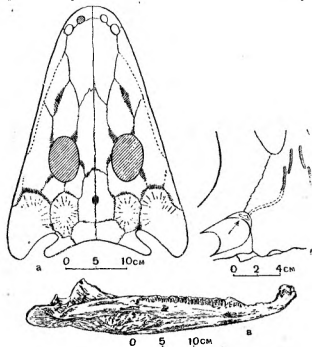


Рис. 59. *Heptasaurus cappelenensis* (Wepfer).

Череп: а — сверху, б — основание, с каналами внутренних сонных артерий (вид снизу, схематизировано); в — нижняя челюсть снаружи. Н. триас Германии (а, в — Wepfer, 1923; б — Pannenstiel, 1932)

Квадратные ветви крыловидных костей направлены несколько более каудально, чем у *Mastodonsaurus*. Recessus conoideus значительно позади заднего края межптеригонидной ямы. Основная затылочная кость не окостеневает. Слуховая косточка узкая, уплощенная. Нижняя челюсть с значительно удлиненным меккелевым отверстием. Гипоцентры всех позвонков с незамкнутым хордальным каналом. Передний отросток межключицы длинный и узкий; задний отросток широкий и короткий (рис. 59). Один вид. Н. триас. Центр. Европы.

Promastodonsaurus Bonaparte, 1963; ср. триас (слои ишигуаласто), Аргентина.

СЕМЕЙСТВО CYCLOTOSAURIDAE SHISHKIN, FAM. NOV.

По форме черепа и расположению черепных костей близки к каинтозавридам. Боковой выступ заглазничной кости выражен слабо. Уш-

ные вырезки замкнутые или почти замкнутые, округлые или треугольные. Тело парасфеноида удлиненно-овальное. Швы между птеригондами и боковыми затылочными костями видны на небной стороне черепа. Квадратные ветви крыловидных костей направлены более латерально, чем у капитозаврида. По строению передней

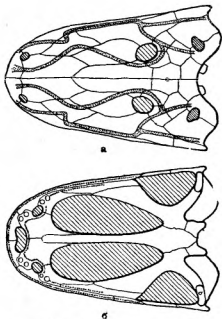


Рис. 60. *Cyclostosaurus robustus* (Meyer).

Череп: а — сверху, б — снизу (уменьшено). В. триас Германнии (Romer, 1947)

части неба и расположению зубов сходны с капитозавридами. Позвоночник стереосpondильный. Ср. — в. триас.

Наличие контакта боковой затылочной и крыловидной костей на небной поверхности черепа, характерное для этого семейства, достоверно установлено только для типа рода *Cyclostosaurus* и для рода *Procyclotosaurus*.

Cyclotosaurus Fraas, 1889 (? = *Hercynosaurus* Jaekel, 1914; ? = *Hemprichisaurus* Kuhn, 1939). Тип рода — *Capitosaurus robustus* Meyer, 1844; в. триас, Центр. Европа. Череп сравнительно широкий спереди, параболических очертаний. Задний костный край ушной вырезки широкий. Затылок низкий. Контакт боковой затылочной и крыловидной костей на небной поверхности черепа относительно длинный. Мечевидный отросток парасфеноида расширен в основании. Межптеригондные ямы сужены сзади. *Recessus conoideus* лежит значительно позади заднего края межптеригондной ямы. Нижняя челюсть с сильно удлиненным меккелевым отверстием. Туловищные гипocen-

тры образуют полные диски с хордальным каналом в верхней части. Межключица с округлым задним краем и сравнительно широким передним отростком (рис. 60). Несколько видов. Часть их, по-видимому, относится к родам сем. *Yarengiidae*. В. триас Центр. Европы.

Procyclotosaurus Watson, 1958 (= *Labyrinthodon* Owen, 1841; part.). Тип рода — *Capitosaurus stantonensis* Woodward, 1904; в. триас (н. кейпер), Англия. Череп значительно сужен спереди, с прямыми боковыми краями. Задний костный край ушной вырезки узкий. Затылок сравнительно высокий. Контакт боковой затылочной кости и крыловидной кости на небной стороне черепа короткий. Один вид.

Paracyclotosaurus Watson, 1958 (? = *Austropelor* Longman, 1941). Тип рода — *Paracyclotosaurus davidi* Watson, 1958; в. триас (песчанники хоуксбери), В. Австралия. Череп значительно удлиненный, суженный, с прямыми боковыми краями. Задний костный край ушной вырезки широкий. Затылок относительно высокий. Пространство для верхнезатылочного хряща не отделено отчетливо от затылочного отверстия. Мечевидный отросток парасфеноида широкий. В основании неба — поперечные гребни с отогнутыми постеролатеральной внешними концами. Крыловидная и боковая затылочная кости соединяются на большом протяжении, образуя дно передней части полости среднего уха. Неизвестно, виден ли шов между этими костями на небной стороне. *Recessus conoideus* несколько позади заднего края межптеригондной ямы. Переднеушная кость, эпиптеригонд (включая восходящий и предушной отростки) и сфенотмонд окостеневают. Нижняя челюсть высокая в задней части, с выпуклым нижним краем и коротким зачленованным отростком. На венечных костях нет зубов. Гипоцентры не образуют полных дисков. Межключица, как у *Cyclotosaurus*. Ключицы с короткими кляйтральными отростками и не соприкасаются между собой. Скапулокораконд слабо окостеневают. Плечевая кость широкая, уплощенная; бедренная кость узкая. Наружный костный панцирь из мелких овальных чешуек (рис. 61). Один вид.

Cyclotosaurus hemprichi Kuhn, характеризующийся высоким затылком, рассматривается Уотсоном (Watson, 1958) как второй вид рода *Paracyclotosaurus*.

Subeyclotosaurus Watson, 1958. Тип рода — *S. brookvalensis* Watson, 1958; в. триас (песчанник хоуксбери), В. Австралия. Череп удлиненный, с прямыми боковыми краями, несколько более широкий спереди, чем у

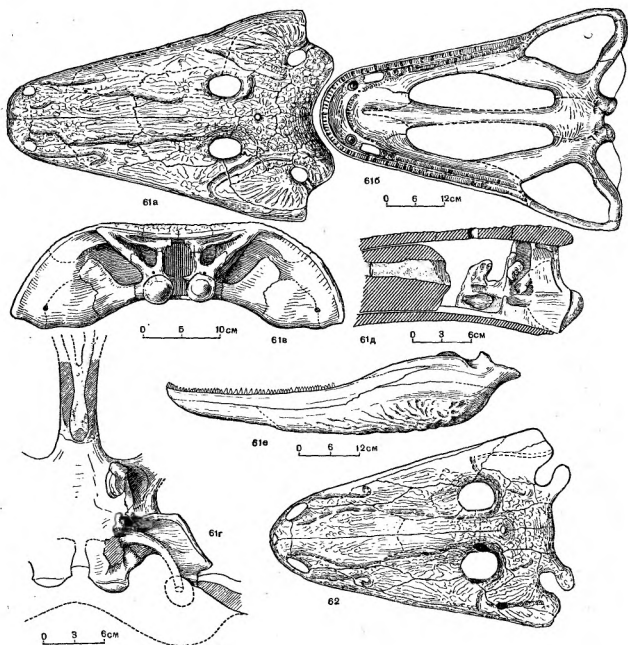


Рис. 61. *Paracyclotosaurus davidi* Watson.

Череп: а — сверху, б — снизу, в — сзади; г — мозговая коробка сверху; д — мозговая коробка в сагитальном разрезе; е — нижняя челюсть снаружи. В. тринас Австралии (Watson, 1958)

Рис. 62. *Subcyclotosaurus brookholensis* Watson.

Череп сверху ($\times 1/2$). В. тринас Австралии (Watson 1958)

Paracyclotosaurus. Задние отростки таблитчатых костей расширены и направлены латерально, но не замыкают ушных вырезок сзади. Межглазничный промежуток относительно узкий. Между предчелюстными костями — небольшое дорсальное отверстие (рис. 62). Один вид. При отсутствии данных о строении неба остается неясным, принадлежит ли эта форма к циклотозавридам или же к капитозавридам.

СЕМЕЙСТВО YARENGIIDAE SHISHKIN, 1960

Тело парасфеноида удлиненное, с вогнутым задним и боковыми краями. Поперечные гребни парасфеноида изогнуты параллельно его заднему краю. Крыловидные кости соприкасаются с парасфеноидом на большом протяжении, образуя дно узкой полости среднего уха. Нижнеушной отросток боковой затылочной кости сильно расширен; он отделяется от крыловидной кости длинной узкой щелью или со-

единен с нею длинным горизонтальным швом, не видимым на небной поверхности черепа. *Recessus conoideus* лежит вблизи заднего края межптеригойдной ямы. Н. — ср. триас.

Yarengia Shishkin, 1960. Тип рода — *Y. perplexa* Shishkin, 1960; н. триас (баскунчакская серия), Север Европейской части СССР. Тело парасфеноида значительно сужено в средней части. На парасфеноиде и крыловидных костях покровная скульптура; небные ветви крыловидных костей с медиальными полями шагреневых зубиков. Узкая щель между крыловидной и боковой затылочной костями направлена почти каудально. Входное отверстие внутренней сонной артерии лежит значительно позади переднего конца нижнеушного отростка боковой затылочной кости (рис. 63). Один вид.

Moenkopsaurus Shishkin, 1960. Тип рода — ? *Cyclotosaurus randalli* Welles, 1947; ср. триас (свита холбрук серии мэнкопи),



Рис. 63. *Yarengia perplexa* Shishkin.

Основание черепа: а — сверху, б — снизу. Н. триас СССР (Архангельская обл.) (Шихкин 1960)

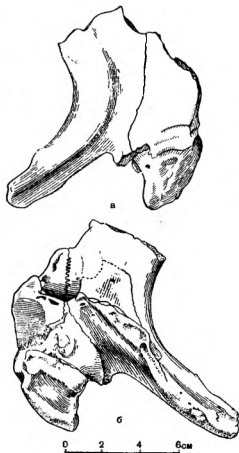


Рис. 64. *Moenkopsaurus randalli* (Welles).

Основание черепа: а — сверху, б — снизу. Ср. триас С. Америки (Welles, 1947)

США (Аризона). Череп с замкнутыми ушными вырезками. Тело парасфеноида с полого вогнутыми боковыми краями. Шов между крыловидной и боковой затылочной костями направлен более латерально, чем соответствующая ему щель у *Yarengia*. Нижняя челюсть с коротким засочленовым отростком. Позвоночник стереоспондильный; гипоцентры не образуют полных дисков. Межкляшца с округлым задним краем и суженным передним отростком. Верхний отросток подвздошной кости расширен дорсально (рис. 64). Один вид.

Rhadalognathus Welles, 1947. Тип рода — *Rh. boweni* Welles, 1947; ср. триас (свита холбрук серии мэнкопи), США (Аризона). Череп, согласно реконструкции Уэллса (Welles, 1947),

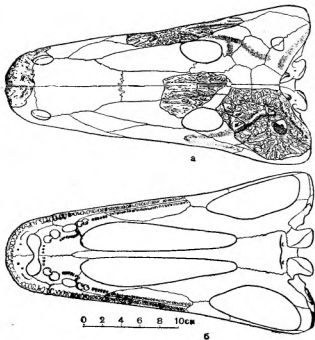


Рис. 65. *Rhadalognathus boweni* Welles.

Череп: а — сверху, б — снизу. Ср. триас С. Америки (Welles, 1947)

сильно удлиненный, узкий. Лобная кость не достигает края глазницы. Ушные вырезки окруженно-треугольные; их задние костные края широкие. Скуловая кость выходит на небную поверхность черепа. Форма тела парасфеноида приблизительно такая же, как у *Moenkopisaurus*. Сфенотмод окостеневает. Нижняя челюсть низкая, со слабовыпуклым нижним краем. Позвоночник стереоспондильный; гипоцентры не образуют полных дисков (рис. 65). Один вид.

НАДСЕМЕЙСТВО TREMATOSAUROIDEA

Активные хищники, обитавшие преимущественно в прибрежной зоне морей. Череп клиновидный, от короткого до сильно удлиненного, с латерально расположенными глазницами. Система каналов боковой линии хорошо развита. Подглазничный канал в области слезной кости образует плавный изгиб. Лобная кость не достигает края глазницы. Слезная кость обычно не достигает краев глазницы и ноздри. Ушные вырезки маленькие, широкие. Задние выросты таблитчатых костей короткие. Высота затылка варьирует; верхний край затылка обычно впереди нижнего. Затылочный мыщелок парный и образован только боковыми затылочными костями¹. Задневисочные отверстия, как правило, большие, удлиненные. Сошники обычно без задних отростков. Передние небные отверстия, как правило, разделенные. Сочленение парасфеноида с крыловидными костями неподвижное. На теле парасфеноида нет ясно выраженных гребней. Клыки на сошнике и небной кости. Зубы на наружной крыловидной кости обычно крупнее в передней части ряда. Шагреня на небных ветвях крыловидных костей. Позвоночник часто рахитомный, в отдельных случаях стереоспондильный. II триас. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО TREMATOSAURIDAE WATSON, 1919

Череп от 15—20 до 70 см длины, с одинаково развитыми предглазничной и заглазничной зонами интенсивного роста и обычно слабо выраженной предноздревой зоной. Ноздри несколько позади переднего конца черепа. Скуловой канал боковой линии не образует изгиба в месте соединения с подглазничным каналом. Затылок средней высоты или высокий. Тело парасфеноида удлиненное, с вогнутым задним краем, закрывающее вентрально основания боковых затылочных костей. Крыловидная кость широко соединяется с парасфеноидом, закрывая снизу полость среднего уха и латеральный край боковой затылочной кости на всем его протяжении. Боковая затылочная кость обычно отделена от крыловидной узким и длинным промежутком. Канал внутренней сонной артерии проникает в тело парасфеноида в середине этого промежутка, ниже и несколько позади околотеригоидного гребня. Внешний край околотеригоидного гребня нависает над внутренним краем крыловидной кости; задний край околотеригоидному гребню примыкает удлиненный нижнеушной отросток боковой заты-

¹ По-видимому, исключение составляет *Stoschiosaurus*.

лочной кости, заходящий вперед далеко за уровень отверстия внутренней сонной артерии. Квадратная ветвь крыловидной кости с высокой восходящей пластиной, не срастающейся с затылочным флангом чешуйчатой кости. Восходящая пластина образует слабо выраженный преддущий изгиб и разрастается вперед, полностью отделяя эпиптеригонид от recessus spoideus; последний расположен у заднего края межптеригонидной ямы. Мечевидный отросток парасфеноида узкий, лезвиевидный. Небные ветви крыловидных костей покрыты шаренью и изредка скульптурированы на небольших участках; впереди они расширены и не достигают небных костей. Наружная крыловидная кость длиннее небной. Передние небные отверстия разделенные. На щошнике, помимо клыков, два ряда мелких зубов (вдоль внутреннего края хоаны и вдоль межщошникового шва); на небной кости два — три крупных постеклекловых зуба, на наружной крыловидной кости два-три крупных зуба и ряд мелких зубов позади них. Слуховая косточка короткая, массивная. Нижняя челюсть с тонким симфизом, сильно удлинненным меккелевым отверстием и большим засочленовым отростком; ее нижний край прямой в передней части челюсти и слабывыпуклый — в задней. Предсочленовная кость не достигает передней вечной. Задняя вечная кость обычно несет ряд зубов. Н. триас. 10 родов.

Роды *Aphaneramma*, *Wantzosaurus*, *Gonioglyptus* и *Stoschiosaurus*, отличающиеся от типичных трематозавридов сильно вытянутым и суженным спереди черепом, удлинненным в значительной степени за счет предноздрового отдела, и высоким затылком, отнесены к этому семейству условно.

Trematosaurus Вгаип, 1842. Тип рода — *T. brauni* Burmeister, 1849; н. триас (ср. пестрый песчаник), Центр. Европа. Череп значительно вытянутый, с прямыми боковыми краями. Глазницы относительно большие, направленные дорсолатерально. Челюстные суставы на уровне затылочных или немного позади них. Ниже затылочных мыщелков — щелевидные углубления. Степень окостенения основной затылочной кости варьирует. Затылок средней высоты у взрослых особей и высокий — у молодых. Foramen paraquadratum в квадратно-скуловой кости (Jaekel, 1922)¹. Тело парасфеноида незначительно сужено в средней части. Передняя часть небной ветви крыловидной кости, по-видимому, скульптурирована (Drever-

maun, 1920); иногда на ней развит ряд из нескольких мелких зубов (Huene, 1920). Верхнечелюстные кости расширены на уровне хоан. Передне- и заднеушная кости окостеневают. Эпиптеригонид с узким, расширенным сверху, восходящим отростком и иногда с преддущим

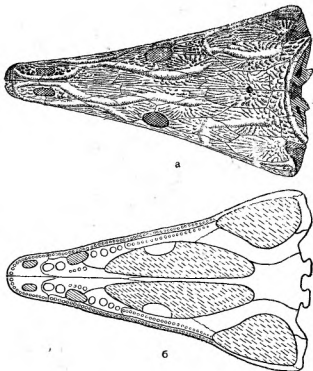


Рис. 66. *Trematosaurus brauni* Burmeister. ?
Череп: а — сверху, б — слева, уменьшено. Н. триас¹ — Германия (а — Seve-Söderbergh, 1937; б — Huene, 1920)

отростком. Засочленовый отросток нижней челюсти с углублением на верхней стороне. Межжюшница в виде креста с широкими закругленными краями и длинным передним отростком (рис. 66). Один — два вида. Н. триас Европы. *Trematosaurus* из н. триаса (баскунчакская серия) Нижнего Поволжья, по-видимому, принадлежит иному виду, чем тип рода.

Inflectosaurus Shishkin, 1960. Тип рода — *I. amplus* Shishkin, 1960; н. триас (баскунчакская серия), СССР (Нижнее Поволжье). Череп значительно вытянутый; боковые края его несколько выпуклы впереди глазниц и вогнуты на уровне хоан. Глазницы очень маленькие, круглые, направленные почти дорсально. Челюстные суставы расположены значительно позади затылочных. Ниже затылочных мыщелков — щелевидные углубления. Основная затылочная кость значительно окостеневают.

¹ По Уотсону (Watson, 1919), *I. paraquadratum* у *Trematosaurus* лежит между чешуйчатой, квадратноскуловой и квадратной костями.

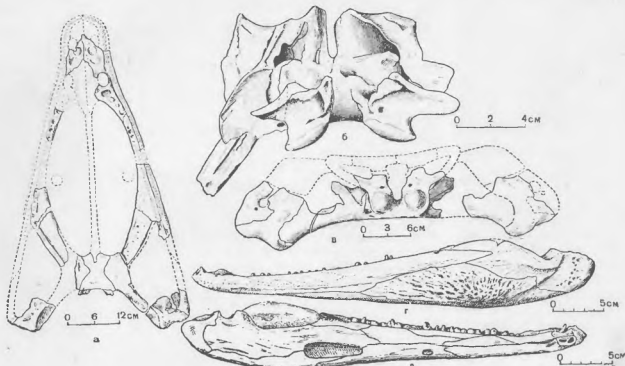


Рис. 67. *Inflectosaurus amplius* Shishkin.

Череп: а — сверху, б — основанье, сверху, в — сзади; г — нижняя челюсть снаружи; д — нижняя челюсть изнутри. Н. триас СССР (Архангельская обл.) (Шихин, 1960)

Foramen paraquadratum лежит в квадратно-скуловой кости, близ границы с квадратной. Тело парасфеноида сильно сужено в средней части. Передняя часть восходящей пластины квадратной ветви крыловидной кости с вертикальным гребнем снаружи; на ее внутренней поверхности развита горизонтальная пластинка, прикрывающая сверху recessus conoideus. На внешнем крае небной ветви крыловидной кости — покровная скульптура. Верхнечелюстные кости не расширены на уровне хоан. Переднеушная кость окостеневает. По строению нижней челюсти сходен с *Trematosaurus* (рис. 67). Один вид.

Trematosuchus Watson, 1919. Тип рода — *Trematosaurus sobeyi* Haughton, 1915; н. триас (зона *Cynognathus*), Ю. Африка. Форма черепа, как у *Trematosaurus*. Глазницы очень маленькие. Между предчелюстными костями маленькое отверстие. Имеются septomaxillaria и межлобная кость. Слезая кость образует часть края глазницы. Челюстные суставы несколько позади затылочных. Foramen paraquadratum — между квадратноскуловой и квадратной костями. Тело парасфеноида сужено спереди (рис. 68). Один вид.

Tertrema Wiman, 1915. Тип рода — *T. acuta* Wiman, 1915; н. триас (оленикский ярус),

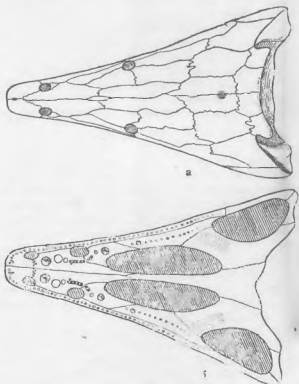


Рис. 68. *Trematosuchus sobeyi* (Haughton).

Череп: а — сверху, б — снизу (x1.5). Н. триас Ю. Африки (а — Haughton, 1915; б — Haughton, 1925)

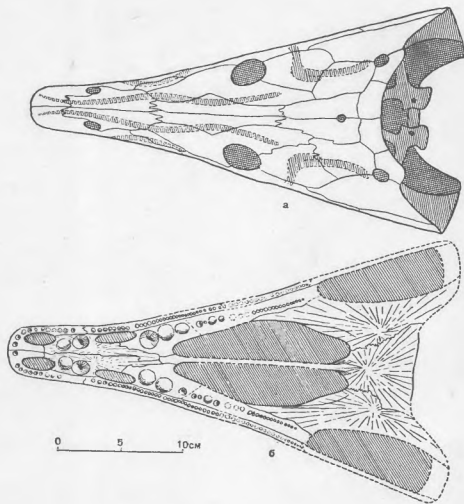


Рис. 69. *Tertrema acuta* Wiman.

Череп: а — сверху, б — снизу. Н. триас Шницбергера (а — Wiman, 1917; б — Sæve-Søderbergh, 1936)

Шницберген. Череп более удлиненный, чем у предыдущих родов, с несколько вытянутым предносовым отделом. Ушные вырезки замкнутые. Челюстные суставы несколько позади затылочных. Тело парасфеноида сужено спереди. Мелкие зубы на сошниках неизвестны (рис. 69). Один вид.

Lyrocephalus Wiman, 1914. Тип рода — *L. euri* Wiman, 1914; н. триас (олонецкий ярус), Шницберген. Череп очень короткий. Носовые отверстия близ переднего конца черепа. Есть septomaxillaria. Желобки каналов боковой линии очень широкие. Затылок низкий; челюстные суставы на одном уровне с затылочными. Основная затылочная кость не окостеневает. Тело парасфеноида короче, чем у предыдущих родов, суженное спереди. Восходящая пластинка квадратной ветви крыловидной кости

с внутренней горизонтальной пластинкой впереди, как у *Inflectosaurus*. Сфенэтмоид, передне- и заднеушная кости окостеневают. Восходящий отросток эпиптергоида тонкий в средней части и расширенный дорсально; у отдельных особей окостеневают также предушной и базальный отростки. Позвоночник, условно относимый к *Lyrocephalus* (Nilsson, 1943), рахитомный, с окостеневающими плевроцентрами и невысокими невральными дугами (рис. 70). Один вид¹.

Platystega Wiman, 1915. Тип рода — *P. depressa* Wiman, 1915; н. триас (олонецкий ярус), Шницберген. Череп короче, чем у *Trematosaurus*, но длиннее, чем у *Lyrocephalus*. Есть septomaxillaria. Челюстные и затылочные

¹ О гренландских видах «*Lyrocephalus*» см. стр. 109.

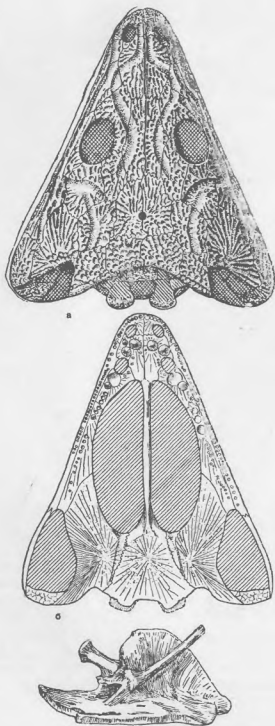


Рис. 70. *Lyrocephalus eurt* Wiman.

Череп а — сверху, б — снизу ($\times \frac{1}{2}$), в — основание черепа в сагиттальном плане, вид изнутри, уменьшено. Н. триас Шпицбергена (а, б — Säve-Söderbergh, 1936, 1937; в — Wiman, 1915)

суставы на одном уровне. Тело парасфеноида сужено в средней части. Восходящая пластинка квадратной ветви крылозидной кости с внутренней горизонтальной пластинкой в передней части. Передние- и заднеушная кости окостеневают. Предушной отросток эпиптеригоида не окостеневают (рис. 71). Один вид.

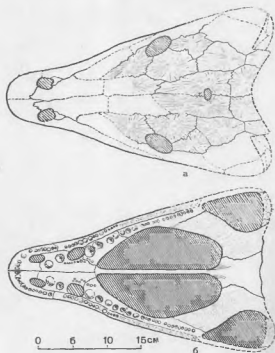


Рис. 71. *Platystega depressa* Wiman.

Череп: а — сверху, б — снизу. Н. триас Шпицбергена (Säve-Söderbergh, 1936)

Aphaneramma Woodward, 1904 (= *Lonchorhynchus* Wiman, 1910). Тип рода — *Aphaneramma rostratum* Woodward, 1904; н. триас (олонецкий ярус), Шпицберген. Череп относительно узкий сзади, с большими задними выростами таблитчатых костей. У отдельных особей имеется межтеменная кость. Скуловой канал боковой линии образует изгиб в месте соединения с подглазничным каналом. Затылочные мышечки далеко позади челюстных суставов. Основная затылочная кость окостеневают. Foramen paraquadratum в квадратно-скуловой кости. Тело парасфеноида сильно удлинено и сужено спереди. Небные ветви птеригондов достигают небных костей. *Resaculus conoideus* далеко позади заднего края межптеригондной ямы. Восходящая пластинка квадратной ветви крылозидной кости не разделяет частично окостеневающие эптеригонд и базисфеноид. Зубы на небе, как у типичных

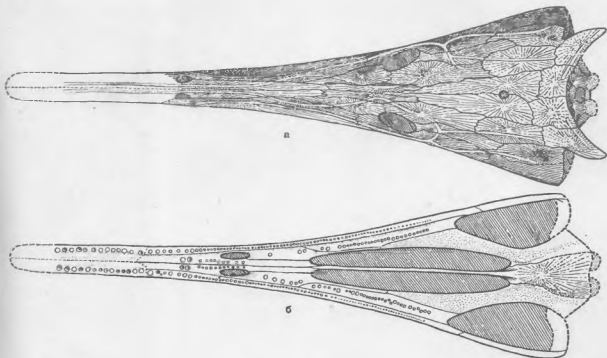


Рис. 72. *Aphaneramma rostratum* Woodward.

Череп: а — сверху, б — снизу ($\times 1/2$). Н. триас Шпицбергена (Säve-Söderbergh, 1936)

трематозаврид. Шагрень на многих костях неба. Слуховая косточка с дополнительным отростком близ основания. Нижняя челюсть с очень сильно вытянутым межчелюстным отверстием и длинным симфизом. Позвоночник неоракитомный. Межключица вытянутая, ромбoidalная, с длинными передними и задним отростками. Скапулокораконд и плечевая кость окостеневают очень слабо. Основные отличия от типичных трематозаврид заключаются в строении восходящей пластины квадратной ветви крыловидной кости, в наличии контакта небной и крыловидной костей, а также в форме скулового канала боковой линии (рис. 72). Один-два вида. Н. триас Шпицбергена и США (Аризона).

К этому роду, возможно, принадлежит «*Trematosaurus*» *kannemeyeri* Broom, 1909, из н. триаса Ю. Африки.

Wantzosaurus Lehman, 1955. Тип рода — *W. elongatus* Lehman, 1961¹ н. триас (индский ярус), Мадагаскар. Пропорции черепа и наличие изгиба скулового канала боковой линии сближают эту форму с *Aphaneramma*, но задняя часть черепа у *Wantzosaurus* несколько шире, и выросты таблитчатых костей корот-

кие (рис. 73). Один вид. Возможно, эта форма является видом рода *Aphaneramma*.

Gonioglyptus Huxley, 1865 (? = *Glyptognathus* Lydekker, 1882). Тип рода — *Gonioglyptus longirostris* Huxley, 1865; н. триас (свита панчет гондванской серии), Индия. Кости глазничного отдела сильно удлинены. Имеется маленькая межтеменная кость. Передняя ветвь крыловидной кости, по-видимому, достигает небной кости² и несет спереди ряд мелких зубов. Внешний край задней части небной ветви крыловидной кости скульптурирован. Сошники с длинными задними отростками. Зубной ряд на наружной крыловидной кости состоит целиком из мелких зубов. На небных костях не менее шести последклыковых зубов, окруженных венчиками из мелких зубиков. Отличается от типичных трематозаврид типом озубления неба и строением сошников (рис. 74). Два вида. Н. триас Индии (свита панчет), Пакистана (слои с *Prionolobus* Соляного кража), а также, возможно, Уссурийского края СССР (слои с *Ussuria* побережья Уссурийского залива и о-ва Русский).

² Хюне (Huene, 1920) указывает на наличие контакта между указанными костями в описании *G. hokeni*, но его рисунок (рис. 74) противоречит этому утверждению.

¹ Род первоначально установлен без видового наименования (Lehman, 1955).

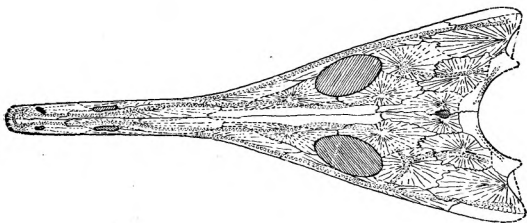
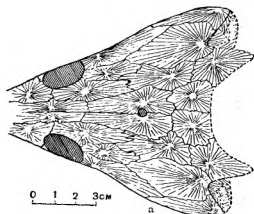


Рис. 73. *Wantzosaurus elongatus* Lehman.

Череп сверху, уменьшено. Н. триас Малагаскара (Lehman, 1955)

Stoschiosaurus Säve-Söderbergh, 1935.
Тип рода — *S. nielseni* Säve-Söderbergh, 1935; н. триас (индский ярус), В. Гренландия. Череп широкий сзади и сильно суженный в предглазничном отделе. Челюстные суставы на одном уровне с затылочными. Основная затылочная кость сильно окостеневает и, по-видимому, образует нижнюю часть затылочного мышелка. Птеригопарасфеноидный шов относительно короткий; полость среднего уха открыта снизу. Тело парасфеноида с неровным задним краем и не закрывает полностью оснований затылочных костей. Небные ветви крыловидных костей, по-видимому, не достигают небных костей. Строение затылочного сустава и базиптеригонидного сочленения отличает

Stoschiosaurus от типичных трематозаврид и характеризует этот род как относительно примитивный (рис. 75). Один вид.



0 1 2 3 см

а

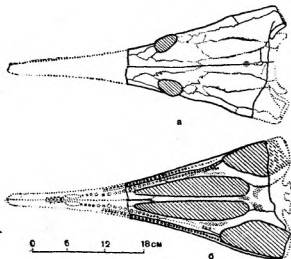
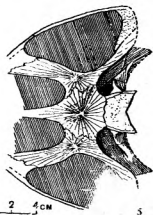


Рис. 74. *Gonioglyptus kokeni* Huene.

Череп, а — сверху, б — снизу. Н. триас Пакистана (Huene, 1920)



0 2 4 см

б

Рис. 75. *Stoschiosaurus nielseni* Säve-Söderbergh.

Череп а — сверху, б — задняя часть, снизу. Н. триас Гренландии (Säve-Söderbergh, 1935)

СЕМЕЙСТВО RHYTIDOSTEIDAE HUENE, 1920

Череп без предглазничной зоны интенсивного роста и с хорошо развитой заглазничной зоной. Глазницы расположены в передней половине черепа. Форма тела парасфеноида и протяженность птериго-парасфеноидного шва такие же, как у представителей сем. Trematosauridae. Н. триас.

Rhytidosteus Owen, 1884 (= *Microposaurus* Haughton, 1925). Тип рода — *Rh. capensis* Owen, 1884; н. триас (зона Cynognathus),

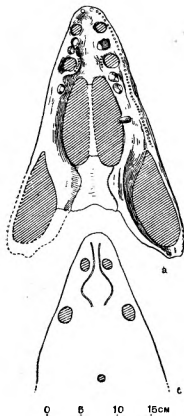


Рис. 76. *Rhytidosteus casei* (Haughton).

Череп: а — сверху, б — очертания его передней части, сверху. Н. триас Ю. Африки (Haughton, 1925)

Ю. Африка. Череп около 45 см длины. Носовые отверстия сближенные. Предноздревой отдел несколько удлиннен. Глазницы маленькие. Челюстные суставы далеко позади затылочных. Тело парасфеноида удлиненное, суженное посредине; мечевидный отросток узкий. Квадратные ветви крыловидных костей очень длинные; небные ветви не расширены спереди и покрыты шажерной. Передние небные отверстия широко расставленные. Хоаны округлые (Haughton, 1925) или вытянутые (Owen, 1884). Ряд

мелких зубов на сошнике у внутреннего края хоаны. На наружной крыловидной кости, по видимому, ряд зубов, уменьшающихся спереди назад. Эпиптериготид окостеневаает. Очевидно, имеется шов между крыловидной и боковой затылочной костями¹ (рис. 76). Два вида. Н. триас (зона Cynognathus) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО PELTOSTEGIDAE SÄVE-SÖDERBERGH, 1935

Череп короткий. Заглазничная зона интенсивного роста отсутствует, предглазничная зона обычно выражена слабо. Глазницы немного сдвинуты назад от середины длины черепа. Мечевидный отросток парасфеноида широкий, тело короткое, не закрывающее сзади основания боковых затылочных костей. Птериго-парасфеноидные швы короткие; внешний край боковой затылочной кости и полость среднего уха не закрыты крыловидной костью снизу. Передние ветви крыловидных костей обычно не достигают небных костей. Н. триас. Два рода.

Peltostega Wiman, 1916. Тип рода — *P. erici* Wiman, 1916; н. триас (оленицкий ярус), Шницберген. Череп длиной до 35 см. Глазницы широко расставлены. Теменное отверстие в поперечно-овальном углублении. Скуловой канал боковой линии образует изгиб в месте соединения с подглазничным каналом. Затылок средней высоты; его верхний край немного позади нижнего. Челюстные суставы немного позади затылочных. Основная затылочная кость не окостеневаает. Foramen paraquadratum в квадратноскуловой кости. Боковая затылочная кость с короткими верхнебоковым и нижнеушным отростками. Восходящая пластина квадратной ветви крыловидной кости без косого гребня на затылочной поверхности, но с соответствующим ему утолщением и со слабо развитым передним гребнем; спереди она достигает заднего края межптеригоидной ямы, сзади отделена широким промежуточком от затылочного фланга чешуйчатой кости. Крыловидная кость очень широка в месте шва с парасфеноидом и отаает вперед выступ. Небная ветвь крыловидной кости не расширена впереди. Тело парасфеноида сужено позади шва с крыловидными костями; длина его меньше ширины. Мечевидный отросток парасфеноида слабывыпуклый. Наружная крыловидная кость и небная ветвь крыловидной кости покрыты мелкими зубами. Сфенотмид широкий

¹ Уотсон (Watson, 1919) изображает указанный шов видимым с небной стороны черепа, но это не согласуется с данными Хоутона (Haughton, 1925).

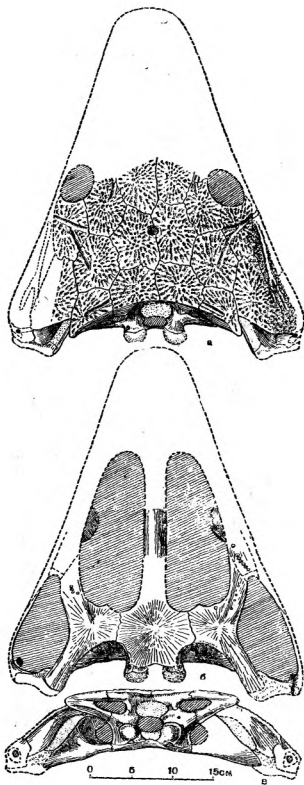


Рис. 77. *Pettostegia erici* Wiman.
Череп: а — сверху, б — снизу, в — сбоку.
Н. триас Шницбергена (Nilsson, 1946)

и окостеневает по крайней мере у одного вида. Плечевая кость слабо окостеневает (рис. 77 Два вида. Н. триас (оленикский ярус) Шпицбергена.

Laidleria Kitching, 1958. Тип рода — *L. gracilis* Kitching, 1958; н. триас (зона *Synognathus*), Ю. Африка. Маленький лабиринт тождествен с черепом около 9 см длины. Предлобная часть черепа несколько удлинненная

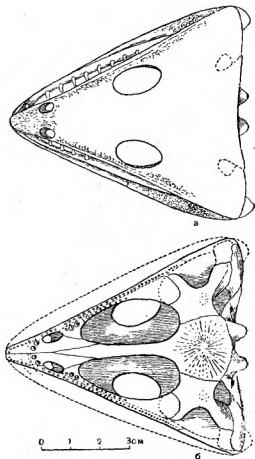


Рис. 78. *Laidleria gracilis* Kitching.
Череп: а — сверху, б — снизу. Н. триас
Ю. Африка (Kitching, 1958)

Ушные вырезки замкнутые. Глазницы большие. Затылок очень низкий. Челюстные суставы несколько впереди затылочных. Имеется короткий шов между крыловидной костью и боковой затылочной. Основная затылочная кость не окостеневает. Тело парасфеноида суженное спереди, с выпуклым задним краем; мечевидный отросток плоский. На небной кости и сошнике нет мелких зубов. Наружная крыловидная кость намного длиннее небной и несет ряд зубов, убывающих по ве-

длине спереди назад. Крыловидная кость широкая и короткая; ее небная ветвь сильно укорочена и не достигает небной кости. Нижняя челюсть с очень крупными, редко расставленными зубами на зубной кости. Позвоночник стереоспондильный; тела позвонков цилиндрические, полностью охватывающие хорду; диафизы слабо развиты. Ребра расширены на обоих концах. Ключицы широкие вентрально. Подвздошная кость узкая; седалищная кость слабо окостеневает. Конечности маленькие. Плечевая кость хорошо окостеневает. Наружный костный панцирь из вытянутых поперечно пластинок (рис. 78). Один вид.

PELTOSTEGIDAE INCERTAE SEDIS

К семейству *Pelostegidae*, вероятно, принадлежат также четыре формы из н. триаса В. Гренландии, описанные Сёве-Сёдербергом (Söve-Söderbergh, 1935) в качестве видов *Lyrocephalus*. У этих лабиринтодонтов скуловой канал образует спереди изгиб; небные ветви крыловидных костей не расширены спереди. Череп более узкий по сравнению с *Pelostega*, тапнины относительно сближенные. Имеются *septomaxillaria*. Передние небные отверстия широко слиты. *Foramen paracaudratum* расположено между квадратноскуловой и квадратной костями. Возможно, все эти формы следует выделить в новый род.

TREMATOSAUROIDEA INCERTAE SEDIS

«*Labyrinthodon*» *ocella* Meyer, 1855; н. триас (ср. пестрый песчаник) Германии.

Фрагмент из н. триаса Мадагаскара, описанный Леманом (Lehman, 1961) как *Brachyopoides* g. ind., принадлежит трематозавронду (*Pelostega* или *Lyrocephalus*).

НАДСЕМЕЙСТВО BRACHYOROIDEA

Преимущественно водные лабиринтодонты с ямчато-бороздчатой или радиальной скульптурой на покровных костях. Череп часто с глазничной зоной интенсивного роста; предглазничная зона роста не выражена. Глазницы, как правило, широко расставлены и лежат в передней половине черепа. Система каналов боковой линии обычно хорошо развита. Лобные кости не достигают краев глазниц. Ушные вырезки неглубокие или отсутствуют. Верхний край затылка впереди нижнего. Челюстные мыщелки впереди или на уровне затылочных. Верхнебоковые отростки боковых затылочных костей обычно слабо выражены. Заднеушная кость, как правило, не участвует в образовании

краев задневисочного отверстия. Мечевидный отросток парасфеноида широкий. Позвоночник рахитомный или стереоспондильный, иногда эмбломный. Пермь — триас. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО BRACHYORPIDEA LYDEKKER, 1885

Череп до 25 см длины, короткий и широкий, сильно уплощенный спереди. Щечная область высокая. Заглазничная зона интенсивного роста слабо выражена или отсутствует. Ушные вырезки неясно выражены или отсутствуют. Таблитчатые кости маленькие. Скуловой канал боковой линии лежит на чешуйчатой кости. Затылочный мыщелок находится значительно выше челюстных суставов. *Foramen paracaudratum* — на затылочном фланге квадратноскуловой кости. Крыловидные кости с неясно выраженными квадратными ветвями и сильно отогнутыми вниз боковыми краями. Затылочный фланг чешуйчатой кости и квадратная ветвь крыловидной кости разделены длинной щелью. Контакт между основной затылочной и крыловидной костями отсутствует. Передние небные отверстия у большинства родов не известны. На наружных крыловидных и небных костях и на сошниках — клыки и ряды мелких зубов. Нижняя челюсть с прямым или слегка вогнутым нижним краем. Засошловый отросток длинный. Меккелево отверстие небольшое. Пермь — н. (ср. ?) триас. Два подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО EOBACHYORPINE SHISHKIN, SUBFAM. NOV.

В крыше черепа обычно имеется межвисочная кость. Слезная кость образует передний край глазницы и часто — задний край ноздри. Затылочный мыщелок одиночный или двойной. Базиптеригонное сочленение подвижное. Небные ветви крыловидных костей достигают небных костей. Заднеушная кость нижней челюсти с дорсальным отростком в задней части. Позвоночник рахитомный. Пермь.

Eobranchyops Watson, 1956 (= *Acheloma* Cope, 1882, partium). Тип рода — *Eobranchyops townsendae* Watson, 1956; н. пермь, США (Техас). Череп с прямыми боковыми краями. Глазницы вынесены далеко вперед. Ноздри широко расставлены. Теменище отверстие поперечно вытянутое. Имеется *septomaxillare*. Слезная кость не достигает ноздри. Затылочный мыщелок образован основной затылочной костью и лежит позади челюстных суставов. По-видимому, имеется верхнезатылочная кость. Боковые затылочные кости с выходными отверстиями XII пары нервов. Задняя часть тела

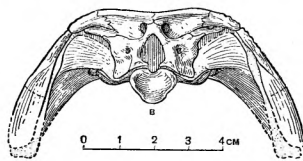
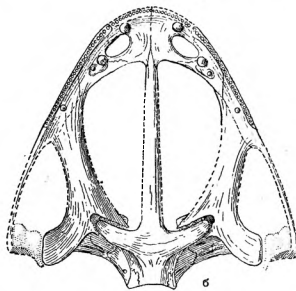
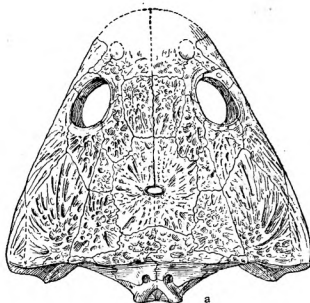


Рис. 79. *Eobrachyops townsendae* Watson.
Череп: а — сверху, б — снизу, в — сбоку.
Н. пермь С. Америки (Watson, 1956)

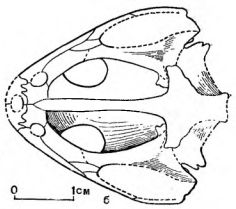
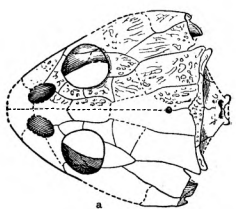


Рис. 80. *Acroploous vorax* Hutton.

Череп: а — сверху, б — снизу. Н. пермь С. Америки
Hutton, 1959)

парасфеноида узкая; базинтеригондные отростки очень длинные. Квадратная ветвь крыловидной кости с восходящей пластиной. Челюстная кость не достигает края хоаны. На наружной крыловидной кости и сошнике по одному клыку; два клыка на небной кости. Задненижечная кость нижней челюсти с шагреневыми зубчиками. Гипоцентры с большой хордальной полостью. Межклюища с заостренным задним отростком; ключицы соприкасаются на большом протяжении. В коже — мелкие костные чешуйки с концентрическим орнаментом (рис. 79). Н. пермь США (Техас). Два вида.

Acroploous Hutton, 1959. Тип рода — *A. vorax* Hutton, 1959; н. пермь (свита волфкэмп), США (Канзас). Череп с более заостренным

передним концом, чем у *Eobrachyops*. Глазницы и наружные носовые отверстия большие, сближенные. Кости заглазничного отдела более удлиненные, чем у *Eobrachyops*. Имеются маленькие ушные вырезки, в края которых широко входят надвисочные кости. Слезная

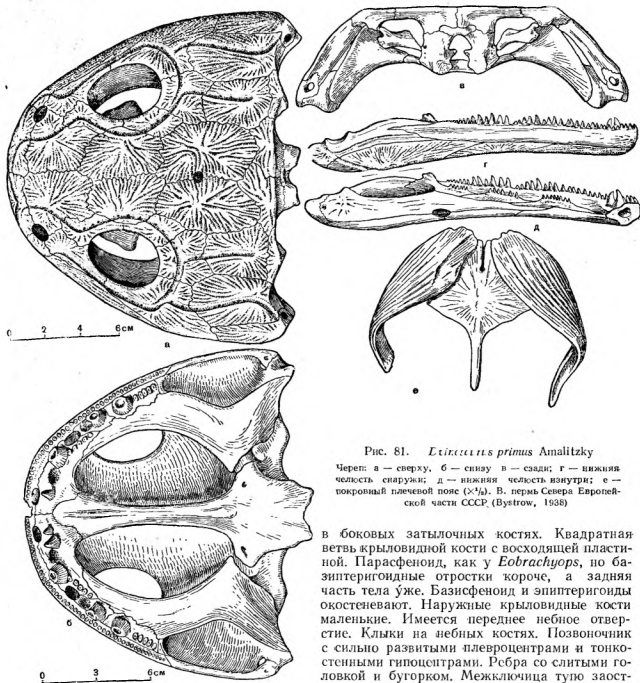


Рис. 81. *Eotrachys primus* Amalitzky

Череп: а — сверху, б — снизу в — сбоку; г — нижняя челюсть снаружи; д — нижняя челюсть изнутри; е — покровный плечевой пояс ($\times 1/2$). В. пермь Севера Европейской части СССР (Bystrow, 1938)

кость достигает ноздри. Septomaxillare отсутствует. Челюстные суставы впереди затылочного мыщелка. Основная затылочная кость слабо окостеневает, но, по-видимому, образовывала большую часть затылочного мыщелка. Имеется верхнезатылочная кость. Квадратные кости не окостеневают. Foramen paraquadrate — между квадратной и квадратноскуловой костями. Отверстия XII пары нервов —

в боковых затылочных костях. Квадратная ветвь крыловидной кости с восходящей пластиной. Парасфеноид, как у *Eobrachyops*, но базиптеригиодные отростки короче, а задняя часть тела уже. Базисфеноид и эниптеригиоды окостеневают. Наружные крыловидные кости маленькие. Имеется переднее небное отверстие. Клыки на небных костях. Позвоночник с сильно развитыми плевроцентрами и тонкостенными гипоцентрами. Ребра со слитыми головкой и бугорком. Межклячица тупо заостренная сзади, с вытянутым, гребенчатым передним концом. Ключицы полностью разделены. Конечности относительно большие. Задние конечности длиннее передних. Мелкие чешуйки наружного костного покрова в виде треугольников, многоугольников или неопределенной формы (рис. 80). Один вид.

Dvinosaurus Amalitzky, 1921. Тип рода — *D. primus* Amalitzky, 1921; в. пермь (татарский ярус, IV зона), СССР (Архангельская обл.).

Череп короткий, параболических очертаний. Скульптура покровных костей радиального типа. Глазницы большие и лежат дальше от переднего конца черепа, чем у других представителей подсемейства. Ноздри широко расставлены. Слезная кость достигает ноздри.

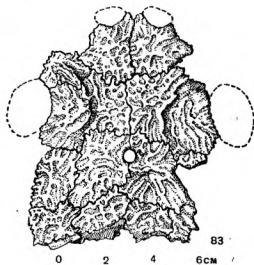
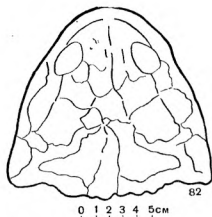


Рис. 82. *Chalcosaurus rossicus* Meyer.
Череп сверху. В. пермь СССР (Ю. Приуралье)
(Конжукова, 1955)

Рис. 83. *Enosuchus breviceps* Konzhukova.
Череп сверху. В. пермь СССР (Завольжье)
(Конжукова, 1955)

Межвисочная кость отсутствует. Заглазничная кость типового вида достигает теменной. Затылочный мыщелок двойной, образованный боковыми затылочными костями, и лежит на одном уровне с челюстными суставами. Основная затылочная кость окостеневает слабо или остается хрящевой. Нижний край задневисочного отверстия образован задне-

ушным хрящом. Foramen paraquadratum — в квадратноскуловой кости. Тело парасфеноида широкое, с небольшими базиптеригонидными отростками. Квадратная ветвь крыловидной кости с восходящей пластиной; передняя ветвь достигает сошника. Имеются передние небные отверстия. Слуховая косточка широкая и короткая. На наружной крыловидной и небной костях клыки и ряд мелких зубов; на сошнике клыки, поперечный и парахоанальный ряды мелких зубов. Симфиз нижней челюсти высокий. Все три венечные кости с мелкими зубами или шагренью. Предсочленовная кость достигает передневенечной. Жаберный скелет хорошо окостеневает. Не менее 36 предкрестцовых позвонков. Ребра слабо уплощенные, суженные дистально. Межклюица с узким задним отростком и щелевидной вырезкой спереди. Ключицы сравнительно узкие, не соприкасающиеся. Скапулокораконд окостеневает не полностью. Подвздошная кость с узким верхним отростком. Плечевая и бедренная кости со слабо окостеневающими эпифизами (рис. 81). В. пермь Европейской части СССР. Два вида.

Chalcosaurus Meyer, 1866. Тип рода — *Ch. rossicus* Meyer, 1866; в. пермь (II зона), СССР (Ю. Приуралье). Известен по черепу плохой сохранности. Оригинал утерян (рис. 82). Один вид.

Enosuchus Konzhukova, 1955. Тип рода — *E. breviceps*¹ Konzhukova, 1955; в. пермь (II зона), СССР (Среднее Поволжье) (рис. 83). Один вид. Род отнесен к брахиопидам условно; судя по наличию контакта теменной и таблитчатой костей, он может принадлежать батрахозаврам.

ПОДСЕМЕЙСТВО BRACHYOPINAE LYDEKKER, 1885

(nom. transl. Huene, 1948, ex Brachyopidae Lydekker)

В крыше черепа отсутствует межвисочная кость. Слезная кость обычно не достигает краев глазницы и ноздри. Затылочный мыщелок двойной, образованный боковыми затылочными костями. Тело парасфеноида овальное, соединенное длинными швами с крыловидными костями. Имеются швы между крыловидными и боковыми затылочными костями, видимые на небной стороне черепа. Небные ветви крыловидных костей обычно не достигают небных костей. Позвоночник в большинстве случаев неизвестен, иногда — стереоспондилный. В. пермь — ср. триас.

¹ Название *Enosuchus breviceps* было опубликовано И. А. Ефремовым в 1940 г. без описания. Диагноз рода и вида принадлежит Е. Д. Конжуковой (1955).

Bothriceps Huxley, 1859. Тип рода — *B. australis* Huxley, 1859; пермь или триас, Австралия. Череп несколько заостренный спереди. Глазницы небольшие. Носовые отверстия

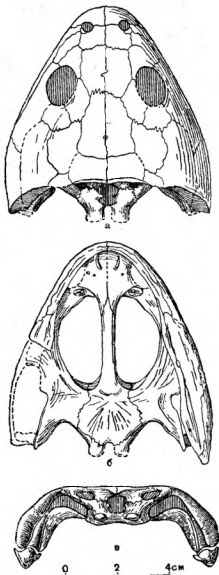


Рис. 84. *Bothriceps australis* Huxley.
Череп: а — сверху, б — снизу, в — сбоку.
Пермь или триас Австралия (Watson, 1956)

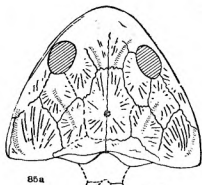
сближены. Слезная кость, возможно, касается края глазницы (Watson, 1956). Имеется septomaxillare. Затылочные мыщелки на одном уровне с челюстными суставами. Швы между крыловидными и боковыми затылочными костями короткие. Пара клыков на небной кости; один клык на сошнике (рис. 84). Один вид.

Brachyops Owen, 1854. Тип рода — *B. laticeps* Owen, 1854; н. триас (свита мангали гондванской серии), Центр. Индия. Череп шире, чем у *Bothriceps*, но сходный по форме. Покровная скульптура радиального типа. Затылочные мыщелки позади челюстных суставов (рис. 85). Один вид.

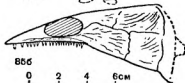
Batrachosuchus Broom, 1903. Тип рода — *B. browni* Broom, 1903; н. триас (зона Synognathus), Ю. Африка. Череп значительно расширенный; с коротким и закругленным предглазничным отделом. Ноздри сильно сближены. Имеется septomaxillare, иногда — межлобная кость. Слезная кость неизвестна. Между предчелюстными костями маленькое отверстие. Затылочные мыщелки далеко позади челюстных суставов. Швы между боковыми затылочными и крыловидными костями относительно длинные. На вентральной поверхности парасфеноида — желобки и входные отверстия внутренних сонных артерий. Межптеригойдные ямы расширены спереди. Квадратная ветвь крыловидной кости с восходящей стенкой. На небных костях по одному клыку; на сошниках — клыки и поперечный ряд мелких зубов между ними. Челюстная кость не достигает внешнего края хоаны. Слуховая косточка широкая и короткая (рис. 86). Два вида. Н. триас (зона Synognathus) Ю. Африки.

Pelorocephalus Cabrera, 1944. Тип рода — *P. mendozensis* Cabrera, 1944; н. или ср. триас (свита качеута), Ю. Америка (провинция Мендоса, Аргентина). Передний конец черепа несколько заострен по сравнению с черепом *Batrachosuchus*. Затылочные мыщелки далеко позади челюстных суставов. Межптеригойдные ямы расширены спереди. Шов между крыловидной и боковой затылочной костями, по видимому, короткий. Имеется пара соединенных между собой передних небных отверстий (рис. 87). Один вид.

Chigutisaurus Rusconi, 1948 (? = *Otuminisaurus* Rusconi, 1948; ? = *Icanosaurus* Rusconi, 1950, part.). Тип рода — *Chigutisaurus lanuyanensis* Rusconi, 1948; н. или ср. триас, Ю. Америка (провинция Мендоса, Аргентина). Череп широкий, с небольшими глазницами. Квадратноскуловые и таблитчатые кости с выступающими назад выростами. Затылочные мыщелки позади челюстных суставов. Тело парасфеноида сильно расширено. На крыловидной и небной костях — клыки и ряды мелких зубов; на сошнике — клыки, поперечный ряд мелких зубов и парахоанальные зубы. Нижняя челюсть без венечного отростка (рис. 88). Четыре вида. Н. или ср. триас Ю. Америки (провинция Мендоса Аргентины).

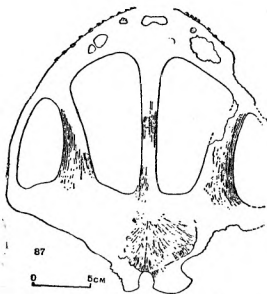


85a



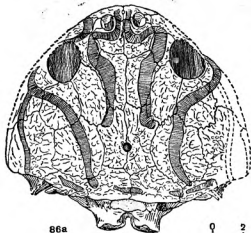
85б

0 2 4 6 cm



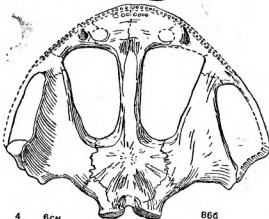
87

0 5 cm

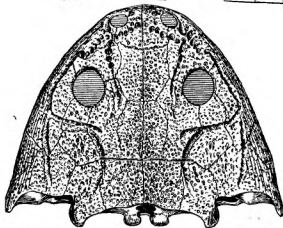


86a

0 2 4 6 cm

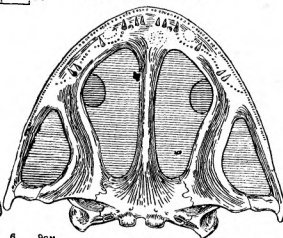


86б



88a

0 3 6 9 cm



88б

Рис. 85. *Brachyops laticeps* Owen.

Череп: а — сверху, б — сбоку. Н. триас Индия (Watson, 1956)

Рис. 86. *Batrachosuchus watsoni* Haughton

Череп: а — сверху, б — снизу. Н. триас Ю. Африки (Watson, 1956)

Рис. 87. *Pelorocephalus mendozensis* Cabrera.

Череп снизу. Ср. триас Ю. Америки (Cabrera, 1944)

Рис. 88. *Chigutisaurus lenax* Rusconi.

Череп: а — сверху, б — снизу. Н. триас Ю. Америки (Rusconi, 1951)

Trucheosaurus Watson, 1956. Тип рода — *Bolhriceps major* Woodward, 1909; в. пермь, Австралия. Череп той же формы, что у *Brachyops*, но несколько более заостренный. Более 33 предкрестцовых позвонков. Ребра короткие, слабо изогнутые. Один вид.

Tungussogyrinus Efremov, 1939. Тип рода — *T. bergi* Efremov, 1939; н. триас (корвунчанская свита), Сибирь (бассейн р. Н. Тунгуски). Очень маленькое животное, длиной 37 мм. Череп широкий. Затылочные мыщелки далеко позади челюстных суставов. Глазницы с окостеневшими склеротическими кольцами. Тело парасфеноида широкое. Имелись наружные жаберы. Позвоночник, вероятно, стереоспондильный: тела позвонков в виде сплошных

вестный скелет принадлежит, по-видимому, личиночной особи.

Plagiorophus Konzhukova, 1955. Тип рода — *P. paraboliceps* Konzhukova, 1955; н. триас (ветлужская серия), СССР (Ю. Приуралье). Известен по комплексу квадратной и квадратноскуловой костей (рис. 90). Один вид.

Indobrachyops Huene et Sahni, 1958; н. триас (свита панчет) Индии.

К подсем. *Brachyopinae* принадлежит также форма, описанная Стефенсом (Stephens, 1887) как *Platyceps wilkinsoni*; н. триас Австралии (Госфорд). Маленькое животное с черепом длиной около 3 см. Форма черепа, как у *Batrachosuchus*, но глазницы значительно



Рис. 89. *Tungussogyrinus bergi* Efremov.
Скелет снизу. Н. триас СССР (Сибирь)
(Ефремов, 1939)

вытянутых цилиндров, скрепленных с соответствующими невральными дугами. Подзатылочная кость с длинным и тонким верхним отростком. Наружный панцирь из круглых чешуек (рис. 89). Один вид. Единственный из-

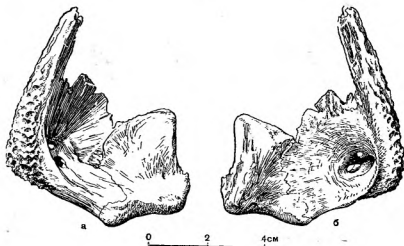


Рис. 90. *Plagiorophus paraboliceps* Konzhukova.

Квадратная и квадратноскуловая кости: а — изнутри, б — снаружи. Н. триас СССР (Ю. Приуралье) (Конжукова, 1955)

продвинуты вперед. Жаберный скелет окостеневает. Ребра почти прямые, короткие. Межключица с тупым и коротким задним отростком. Родовое наименование *Platyceps* Stephens, 1887 преокупировано.

СЕМЕЙСТВО TUPILAKOSAURIDAE KUHN, 1960

Небольшие лабиринтодонты со слабо выраженной заглазничной зоной интенсивного роста. По строению черепа сходны с брахиопидами, но foramen paraquadratum лежит на дорсальной части квадратноскуловой кости, и имеются швы между основной затылочной и крыловидными костями. Затылочный мыщелок непарный, образованный основной затылочной и в меньшей степени боковыми затылочными костями. Имеются передние небные отверстия. Позвоночник эмболомерный. Н. триас (индский ярус).

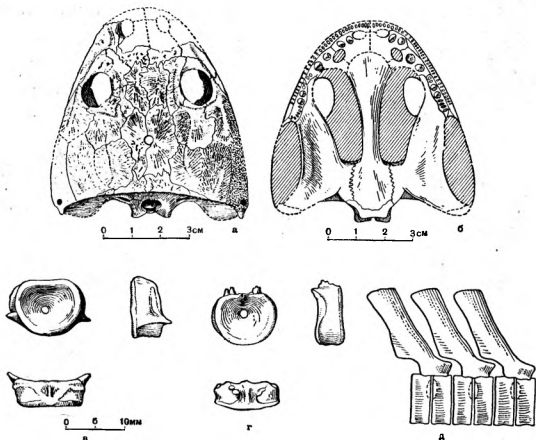


Рис. 91. *Tapilakosaurus* Nielsen:

а — череп *T. wetlugensis* Shishkin сверху, б — сбоку; в — гипоцентр; г — плевроцентр. Н. триас Европейской части СССР; д — часть позвоночного столба *T. heilmanni* Nielsen. (схематизировано). Н. триас Гренландии (а, б, в, г — Шishкин. 1961; д — Nielsen. 1954)

Tapilakosaurus Nielsen, 1954. Тип рода — *T. heilmanni* Nielsen, 1954; н. триас (индский ярус), В. Гренландия. Череп длиной около 7 см. Теменная кость по крайней мере у одного вида граничит с заглазничной. Слезная кость не достигает ноздри, но образует часть края глазницы. В боковых затылочных костях выходные отверстия XII пары нервов. Межптеригонидные ямы бобовидных очертаний. Квадратная ветвь крыловидной кости с восходящей стенкой; небная ветвь достигает небной кости. Клыки на сошниках и небных костях; на наружных крыловидных костях — клыки и ряды мелких зубов. Челюстная кость не достигает наружного края хоаны. Плевроцентры и типоцентры амфицельные, прободенные каналом хорды, несут на каждой стороне по половине реберной фasetки. Гипоцентры с гематофизами. Невральные дуги с редуцированными поперечными отростками. Ребра одноголовчатые

(рис. 91). Два вида. Н. триас (индский ярус) В. Гренландии и Европейской части СССР.

По-видимому, к этому роду относятся позвонки и ключица из н. триаса (овита панчет) Индии, изображенные Гексли (Huxley, 1865).

СЕМЕЙСТВО МЕТОПОСАУРИДАЕ WATSON, 1919

Череп до 50 см длины или несколько более, с хорошо выраженной заглазничной зоной интенсивного роста, сильно уплощенный. Ноздри большие, сближенные. Ушные вырезки маленькие, скуловой канал боковой линии лежит на квадратноскуловой кости. Слезная кость не достигает ноздри. Затылочный мышелек двойной, лежит приблизительно на одном горизонтальном уровне с челюстными суставами, но значительно позади них. Основная затылочная кость не окостеневает. Квадратная ветвь крыловидной кости направлена ла-

герально и имеет высокую восходящую пластину, соединяющуюся с затылочным флангом чешуйчатой кости. На затылочной поверхности восходящей пластины — косой гребень. Foramen paraquadratum необыкновенно большое, удлиненное, лежит между затылочными флангами чешуйчатой и квадратноскуловой костей. Задневисочные отверстия очень маленькие, круглые. Нижнеушной отросток боковой затылочной кости сильно удлинен и образует широкий, почти поперечный контакт с крыловидной костью, видимый на небной стороне черепа. Нет отверстий XII пары нервов в боковых затылочных костях. Небные ветви крыловидных костей скульптурированы и не достигают небных костей. Тело парасфеноида удлиненно-овальное, соединенное швами с крыловидными костями, иногда скульптурированное. Канал внутренней сонной артерии входит в тело парасфеноида в его заднебоковой части, ниже окологертигоидного валика, у переднего конца нижнеушного отростка боковой затылочной кости. Recessus conoideus лежит между крыловидной костью и эпиптеригидом, значительно позади заднего края межптеригидной ямы. Передние небные отверстия разделены. Расположение зубов, как у представителей надсем. *Capitosauroides*. Медиальные сошниковые зубы образуют поперечный ряд. Позвоночник стереоспондильный. Межключица с округлым задним краем и вытянутым передним отростком. В. триас.

Metoposaurus Lydekker, 1890 (? = *Hyperkynodon* Plieninger, 1852; = *Trigonosternum* Schmidt, 1931). Тип рода — *Metoposaurus diagnosticus* Meyer, 1842; в. триас (н. — ср. кейпер), Центр. Европа и, возможно, Центр. Индия (свита маэри гондванской серии). Череп сравнительно узкий. Слезная кость не достигает края глазницы. Ключицы соприкасаются на большом протяжении. Передние туловищные гипоцентры полулунные, слабо окостеневшие (рис. 92). Пять видов; все они, по Колберту и Аймбри (Colbert, Imbrie, 1956), синонимичны типу рода. В. триас Центр. Европы и Индии (?).

Eupelos Cope, 1868 (= *Anaschisma* Branson, 1905; ? = *Calamops* Sinclair, 1917; = *Buettneria* Case, 1922; = *Borborophagus* Branson et Mehl, 1929; = *Kalamoiketor* Branson et Mehl, 1929; = *Koskinonodon* Branson et Mehl, 1929). Тип рода — *Mastodonsaurus durus* Cope, 1866; в. триас (серия ньюарк), США (Пенсильвания). Череп более широкий, чем у *Metoposaurus*. Между предчелюстными костями маленькое отверстие, сообщающееся с небной поверхностью. Слезная кость образует

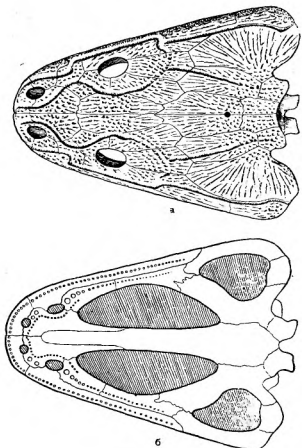


Рис. 92. *Metoposaurus diagnosticus* (Meyer).

Череп: а — сверху, б — снизу, уменьшено. В. триас Германия (а — Bystrow, 1938; б — Colbert Imbrie, 1956)

часть края глазницы. Скуловые кости выходят небольшими участками на небную поверхность черепа. В задней части тела парасфеноида два поперечных гребня, переходящих на крыловидные кости. Эпиптеригид с узким восходящим отростком и коротким передним отростком. Переднеушная кость окостеневает. Слуховая косточка уплощенная, с раздвоенным нижним концом. Нижняя челюсть высокая. Меккелево отверстие значительно удлиненно. Засочленовный отросток умеренно развитый, со скошенной назад верхней поверхностью. Предсочленовная кость не достигает межвенечной кости. Задневенечная кость озублена. Передние туловищные гипоцентры дисковидные, с заросшим отверстием хорды. Ребра иногда прикрепляются интервертебрально. Ключицы едва соприкасаются. Подвздошная кость с узким отростком. Скелет конечностей слабо окостеневает (рис. 93). По Колберту и Аймбри (Colbert, Imbrie, 1956),

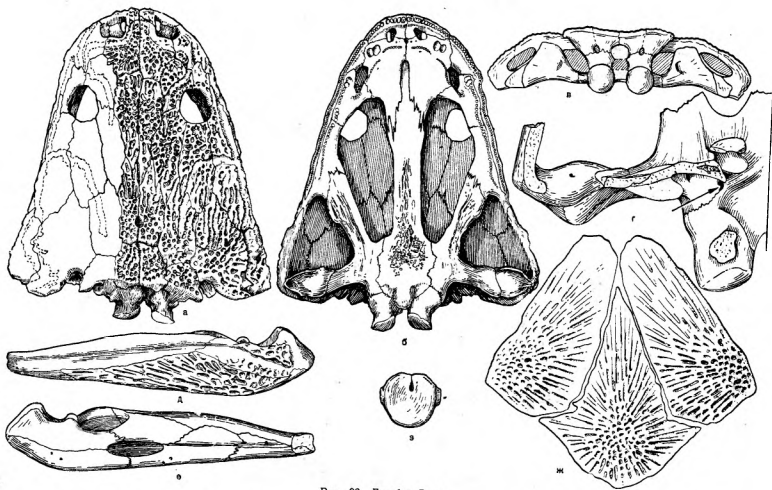


Рис. 93. *Eupelor* Cope.

Череп: а — сверху, б — снизу, в — сбоку; г — часть основания черепа сверху; д — нижняя челюсть снаружи; е — нижняя челюсть изнутри; ж — покровный плечевой пояс снизу; з — тело туловищного позвонка, уменьшено. В. триас С. Америки (а, б, ж — Sawin, 1945; б — Nilsson, 1946; Г. д. е — Branson, Mehl, 1929; з — Case, 1932)

три вида. В. триас С. Америки (серия Ньюарк Пенсильвании; серия чайл Аризона, Нью-Мехико и Юты; серия докум Техаса; серия чаготеер Вайоминга).

Dictyocephalus Leidy, 1856; в. триас (серия Ньюарк) США (С. Каролина).

НАДСЕМЕЙСТВО PLAGIOSAUROIDEA

Лабиринтодонты с бугорчатой скульптурой на покровных костях. Череп параболических очертаний, без зон интенсивного роста. Верхний край затылка впереди нижнего. Квадратные кости — впереди заднебоковых углов черепа, образованных квадратноскуловыми костями. Тело парасфеноида соединено швами с крыловидными костями. Квадратная ветвь крыловидной кости ясно обособлена от небной ветви и соединена швом с затылочным флангом чешуйчатой кости. Передние небные отверстия отсутствуют. Основная и верхнезатылочные кости обычно окостеневают. Верхнебоковые отростки боковых затылочных костей слабо выражены. Заднеушная кость, как правило, ограничивает нижний край задневисочного отверстия. Нижняя челюсть с длинным засочленовым отростком. Позвоночник стереоспондильный. Туловищные позвонки цилиндрические, обычно удлиненные, пластичные или слегка амфицельные. Невральные дуги располагаются интервертебрально. Наружный панцирь из скульптурированных пластин и чешуек. В. пермь — триас. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО PELTOBATRACHIDAE PANCHEN, 1959

(nom. transl. Shishkin nov., ex *Peltobatrachi* Panchen)

Сухопутные животные. Череп умеренно уплощен и расширен. Глазницы небольшие, с приподнятыми краями. Имеются ушные вырезки. Затылочный мыщелок непарный, образованный хорошо развитой основной и боковыми затылочными костями. Наклон затылка незначительный. Задневисочные отверстия средней величины. Челюстные суставы позади затылочного мыщелка. Боковые затылочные кости с выходными отверстиями XII пары нервов. Небные ветви крыловидных костей с боковыми выступами. Нет швов между боковыми затылочными и крыловидными костями. Птеригопарасфеноидные швы короткие. Мечевидный отросток парасфеноида узкий. Тела туловищных позвонков прободены хордой. Фасетка для невральной дуги на переднем конце позвонка развита слабее, чем на заднем. Остистые отростки высокие. Ребра прикрепляются к задней части тел позвонков. Парапо-

физы и диапофизы сильно выступают наружу и образуют единую сочленовую поверхность для ребра. Ребра изогнутые, расширенные дистально и сзади. Головка и бугорок почти не обособлены. Клейтрум узкий и покрывает узкий клейтральный отросток ключицы изнутри и спереди. В. пермь.

Peltobatrachus Panchen, 1959. Тип рода — *P. pustulatus* Panchen, 1959; в. пермь, В. Африка (Танганьика). Череп 15 см длины. Глазницы посредине длины черепа. Слезая кость не достигает краев глазницы и поздрий. Имеется septomaxillare. Надвисочная кость образует часть края ушной вырезки. Таблитчатые кости образуют шаровидные выступы. Крыловидные кости и парасфеноид покрыты шпигреном. Эпиптеригониды и сфензтмоид окостеневают. Тела позвонков в хвостовом отделе состоят из больших плевроцентров и маленьких гипоцентров. Дистальные концы ребер в туловищном отделе расширенные, в хвостовом — вильчатые. Скапулокораконд хорошо окостеневают. В тазовом поясе окостеневают все три элемента. Имеются гибкий брюшной панцирь и массивная спинальная броня, состоящая из пластинок, объединенных в туловищный и тазовый пояса; между ними несколько поперечных рядов таких же пластинок (рис. 94). Один вид.

СЕМЕЙСТВО PLAGIOSAURIDAE JAEKEL, 1913

(nom transl. Abel, 1919, ex *Plagiosauri* Jaekel)

Обитатели прибрежной зоны морей. Череп шириной 25—30 см, иногда до 70 см, сильно уплощенный и расширенный. Глазницы очень большие; края их не приподняты. Скуловой канал боковой линии лежит на квадратно-скуловой кости. Затылочный мыщелок парный, образованный боковыми затылочными костями. Основная затылочная кость слабо окостеневают. Затылок сильно наклонен вперед. Ушные вырезки отсутствуют. Задневисочные отверстия маленькие. Челюстные суставы впереди или на уровне затылочных мыщелков. В боковых затылочных костях нет выходных отверстий XII нервов. Птеригопарасфеноидные швы длинные; имеются швы между крыловидными и боковыми затылочными костями, видимые на небной поверхности черепа. Передние ветви крыловидных костей не достигают небных костей и не имеют боковых выступов. Мечевидный отросток парасфеноида относительно широкий. Засочленовый отросток и аддукторная яма нижней челюсти сильно удлинены. Тела позвонков непроводенные; фасетки для невральных дуг развиты обычно в одинаковой степени как на переднем, так и

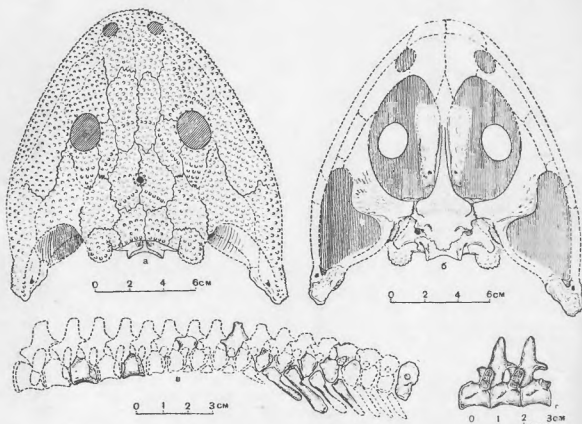


Рис. 94. *Peltobatrachus pustulatus* Panchen.

Череп: а — сверху, б — снизу; в — крестцовый и хвостовой отделы позвоночного столба; г — часть туловищного отдела позвоночного столба. В. пермь В. Африки (Panchen, 1959)

на заднем краях позвонков. Ребра двухголовчатые, прикрепляющиеся интервертебрально; в туловищном отделе они прямые, в хвостовом — изогнутые. Невральные дуги низкие, со слабо развитыми диапофизами. Фасетки диапофизов и парапофизов разделены. Межключица очень широкая, с коротким и тупым передним отростком или без него. Ключицы могут соприкасаться между собой. Клейтрум массивный, скульптурированный, покрывает снаружи широкий клейтральный отросток ключицы. Ср. — в. триас. Пять родов.

Gerrothorax Nilsson, 1934 (? = *Xestorhytias* Meyer, 1842, partium; = *Plagiosternum* Fraas, 1896, partium). Тип рода — *Gerrothorax rhaeticus* Nilsson, 1934; в. триас (рэт), С. Европа. Череп широкий и очень короткий. Задний край крыши черепа выпуклый в средней части. Теменные кости сзади широкие. Основная затылочная кость иногда не окостеневает. Тело парасфеноида очень широкое спереди. На небной и наружной крыловидной костях

несколько неправильный ряд из крупных зубов. На сошниках — поперечный ряд мелких зубов и впереди них скопление крупных зубов. Имеются окостеневшие жаберные дуги. Межключица с умеренно широким передним отростком. Задние конечности ластовидные. Спинной панцирь из пластинок, образующих не вполне правильные поперечные ряды. Чешуйки на брюхе образуют шевроны. Между ними — стволородные брюшные ребра (рис. 95). Три — четыре вида. В. триас (рэт) С. и Центр. Европы.

Plagiosaurus Jaekel, 1913. Тип рода — *P. depressus* Jaekel, 1913; в. триас (кейпер и рэт) Центр. Европа. Череп несколько менее расширен, чем у *Gerrothorax*. Задний край крыши черепа прямой. Теменные кости узкие и не достигают надвисочных. Нижняя челюсть с крупными зубами в основном ряду и небольшими симфизными клыками. Имеются зубы на межвенецной и предвенецной костях. Передний отросток межключицы

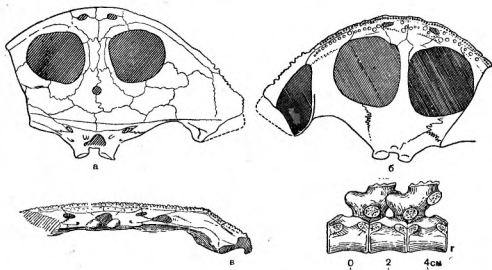


Рис. 95. *Gerrothorax pulcherrimus* (Fraas).

Череп: а — сверху, б — снизу, в — сбоку (х/а); г — туловищные позвонки. В. триас Германии (а, б, в — Нюппе, 1922; г — Ранс'ен, 1959)

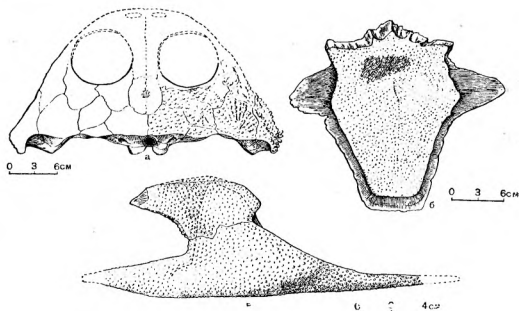


Рис. 96. *Plagiosaurus depressus* Jaekel.

а — череп сверху; б — межключица снизу; в — покровный плечевой пояс сбоку. В. триас Германии (а, б — Jaekel, 1918; в — Nilsson, 1939)

широкий. Плечевая кость со слабо окостеневшими эпифизами; дельтопекторальный гребень отсутствует (рис. 96). Один — два вида. В. триас Центр. Европы.

Plagiosternum Fraas, 1896. Тип рода — *Mastodonsaurus granulosus* Fraas, 1889; ср.

триас (в. раковинный известняк), Центр. Европа. Скульптура покровных костей ямчатая, в отличие от других плагиозавридов. Череп, возможно, укорочен сильнее, чем у *Gerrothorax*. Глазницы очень большие. Задний край крыши черепа выпуклый посредине. Теменная

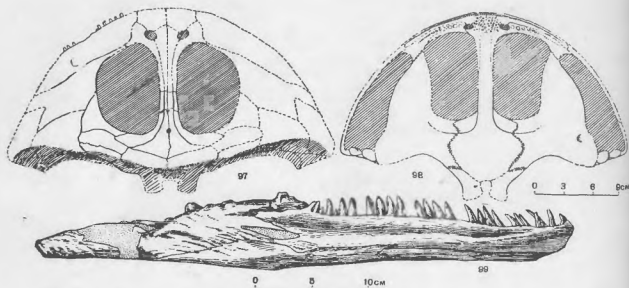


Рис. 97. *Plagiosternum granulosum* Fraas.
Череп сверху ($\times 1/2$). Ср. триас Германии (Hueene, 1922)

Рис. 98. *Plagiosuchus pustuliferus* (Fraas).
Череп снизу. В. триас Германии (Hueene, 1922)

Рис. 99. *Hadrokkasaurus bradyi* Welles.
Нижняя челюсть снаружи. Ср. триас С. Америки (Welles, 1947)

кость едва достигает надвисочной. Тела позвонков, в отличие от других плагиозавридов, короткие и не окостеневающие дорсально. Межключица очень широкая, без переднего отростка. По строению нижней челюсти близок к *Plagiosaurus* (рис. 97). Один—два вида. Панчен (Panchen, 1959) предположительно относит к этому роду череп крупного плагиозаврида из ср. триаса Шпицбергена.

Plagiosuchus Hueene, 1922. Тип рода — *Plagiosternum pustuliferum* Fraas, 1896; в. триас (н. кейпер), Центр. Европа. Тело парасфеноида умеренно широкое. На сошниках — скопление мелких зубов, на небной кости не менее трех крупных зубов (рис. 98). Два вида. Ср.—в. триас Центр. Европы.

Hadrokkasaurus Welles, 1957 (= *Taphrog-nathus* Welles, 1947). Тип рода — *Taphrog-nathus bradyi* Welles, 1947; ср. триас (свита

холбрук серии мэнокпи), США (Аризона). Нижняя челюсть с очень длинной постдентальной частью. Зубы в основном ряду очень крупные; небольшие зубы на венечной кости. Меккелево отверстие очень мало. Имеется отверстие между надугловой и зубной костями (рис. 99). Один вид.

STEREOSPONDYLI INCERTAE SEDIS

Laticopus Wilson, 1948. Тип рода — *L. disjunctus* Wilson, 1948; в. триас (серия до-кум), США (Канзас). Череп маленький (34 мм длины), удлинненно-треугольный, весьма высокий. Ушные вырезки маленькие. Нет покровной скульптуры. Глазницы расположены по краям черепа и обращены наружу. Затылочный мыщелок, вероятно, двойной. Верхний край затылка впереди нижнего. Птеригопарасфеноидные швы длинные. Мечевидный отросток парасфеноида широкий. Один вид.

ОТРЯД PLESIOPODA. ПЛЕЗИОПОДЫ

Парные конечности расчленены необычайно слабо для наземных позвоночных — всего лишь с одним рядом косточек в мезоподии. Мозговая коробка полностью разделена на затылочно-ушную и атмосферонидный отделы. Хорда проникает в дне затылочно-ушного отдела почти до гипофизарной области, затылочного мыщелка нет. Слуховая косточка массивная; развитым проксимальным концом она сочленяется с ушной капсулой, а дистальным — с квадратной костью. Число покровных костей крыши черепа резко уменьшено, но височных окон нет. Таблитчатые кости широко соединяются швом с чешуйчатыми и образуют длинный задний отросток, возможно, связанный с плечевым поясом посредством *supracleithrum*. Органы боковой линии заключены в каналы, проходящие в покровных костях черепа. Нёбо с большими подглазничными отверстиями между челюстными, небными и поперечными ветвями крыловидных костей, без мекитеригонидных ям; от аддукторной вырезки подглазничное отверстие отделено хорошо развитым поперечным отростком крыловидной кости. Челюстное сочленение вынесено далеко назад от затылочного. Зубы лабиринтовые. Позвонки по типу переходные между рахитомными и эмболомерными: гиподентр образует основную часть тела позвонка, плевроцентры остаются парными, но развиты очень хорошо и полностью закрывают снаружи хорду. Интересной чертой передней конечности является наличие отростков на дистальном конце костей, образующих ее длинную ось (плечевой, локтевой и *ulnare* — согласно Eaton, Stewart, 1960); отростки эти сравнимы с аналогичными выростами на костях грудного плавника кистеперых рыб типа *Eusthenopteron*. В. карбон. Одно семейство.

Плезиоподы, известные всего лишь по одному виду — *Hesperoherpeton garnettense*, занимают совершенно изолированное положение в системе. Мозговая коробка, насколько можно судить по ее неполному описанию, у них очень близка по строению к мозговой коробке кистеперых. Строение ее переднего отдела неизвестно, однако на небе между предчелюстными костями и сошниками выступает кость, по-видимому, соответствующая переднему концу сфензмонта; в таком случае возможно, что у плезиопод окостеневали и носовые капсулы. Вопреки утверждению авторов, описавших строение *Hesperoherpeton* (Eaton, Stewart, 1960), имеется очень мало указаний на наличие у плезиопод барабанной перепонки. Слуховая косточка у них построена так

же, как и *hyomandibulare* кистеперых рыб: ее развилковый проксимальный конец сочленялся с ямками на стенке ушной капсулы, из которых дорсальная много крупнее вентральной, а от верхней края кости, в ее средней части отходил широкий, но короткий отросток, вполне сравнимый с оперкулярным отростком *hyomandibulare* кистеперых. Овальное окно в стенке ушной капсулы плезиоподы не имели; не было у них и ушной вырезки на ее обычном месте — между чешуйчатой и таблитчатой костями. Итон и Стюарт описали, правда, в качестве ушной вырезки вдоль заднего края таблитчатой кости, с внутренней стороны от ее заднего отростка к плечевому поясу и сочили, что оперкулярный отросток слуховой косточки, который они называют тимпанальным, был связан с барабанной перепонкой, натянутой в этой вырезке. Однако оперкулярный отросток слуховой косточки *Hesperoherpeton* расположен в стороне от миниатюрной вырезки, в заднем крае таблитчатой кости, последняя же по положению соответствует не настоящей ушной вырезке, а вырезке таблитчатой кости некоторых ихтиостег (*Acanthostega*), у которых она сосуществует с обычной ушной вырезкой. Нам представляется возможным, что оперкулярный отросток слуховой косточки плезиопод был связан в какой-либо форме с производными жаберной крышки, не сохранившимися на описанном Итоном и Стюарт образце.

Дополнительную проблему создает наличие у *Hesperoherpeton* отростков на дистальном конце костей, образующих длинную ось передней конечности, и необычайно слабое расчленение их кисти. Все это делает парные конечности плезиопод более близкими к плавникам кистеперых, чем конечности каких-либо других наземных позвоночных, включая ихтиостег. Следует отметить, что у *Eusthenopteron* грудной плавник был, по всей вероятности, повернут преаксиальным краем вверх (Romer, Вугте, 1931; Дружинин, 1951), а не вниз, как это считали Грегори и Рэви (Gregory, Raven, 1941). Тогда кости, образующие скелетную ось грудного плавника *Eusthenopteron*, соответствуют плечевой, лучевой и *radiale*, и в таком случае соответственно должна быть изменена идентификация костей передней конечности *Hesperoherpeton*. Кость, которую Итон и Стюарт называют локтевой, должна именоваться в этом случае лучевой, *ulnare* — *radiale*, а IV палец кисти — первым. По-видимому, плезиопод надо рассматривать как потомков очень архаической группы, переходной по

строению между кистеперыми и типичными наземными позвоночными и их отнесение к лабиринтодонтам следует признать условным.

СЕМЕЙСТВО *HESPEROHERPETONTIDAE* EATON ET STEWART, 1960 .

Небольшие тритонообразные животные. Череп широкий, но сравнительно высокий, с тупо округленной мордой. Ноздри широко раздвинуты, глазницы большие, округлые, обращенные наружу. Заднелобные, скуловые, межвисочные и заднетеменные кости утрачены, слезная кость протягивается от глазницы до ноздри, лобная кость образует верхний край глазницы, а чешуйчатая — задний. На лобной и чешуйчатой костях по углублению, связанному, возможно, с сейсмо-сенсорными органами. Наружной крыловидной кости нет. Верхняя затылочная кость обособлена от ушных капсул и основной затылочной. Сошники,

небные и крыловидные кости покрыты шаровидными мелкими зубиками; кроме того, на небных костях, позади и с внутренней стороны от хоан расположено по одному клыку. Челюстные зубы мелкие, вероятно, двухрядные. Гипоцентр U-образный. Ребра слабо выраженной двухголовчатостью. Клейтрум с фасеткой на верхнем крае для *supracleithrum*. Межключица короткая, но широкая. Плечевая кость с длинным телом и слабо выраженными отростками; предплечье в 1,5 раза короче плеча, косточки мезоподия сравнительно длинные. Кисть четырехпалая; фаланговая формула, по-видимому, 2, 2, 2, 2, В. карбон.

Hesperoherpeton Peabody, 1958. Тип рода — *H. garnettense* Peabody, 1958; в. карбон, США (Канзас). Маленькое животное с черепом длиной около 15 мм (по средней линии). Носовые кости заклиниваются между лобными. Аддукторная вырезка маленькая. Хвост и задние конечности неизвестны (рис. 100). Один вид.

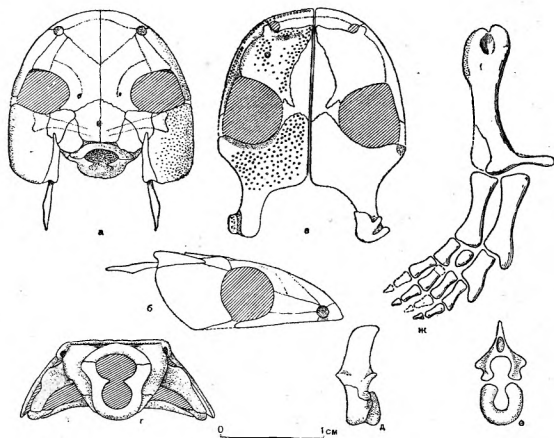


Рис. 100. *Hesperoherpeton garnettense* Peabody.

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу, г — сзади; д — позвонок сбоку, е — позвонок спереди; ж — задняя конечность. В. карбон США (Канзас). (Eaton, Peabody, 1960)

НАДОТРЯД SALIENTIA. ПРЫГАЮЩИЕ, ИЛИ БЕСХВОСТЫЕ

Некрупные (до 30—40 см) земноводные с параболическим черепом, укороченным туловищем, рудиментарным или полностью утраченным хвостом и сильными парными конечностями, из которых задние резко удлинены.

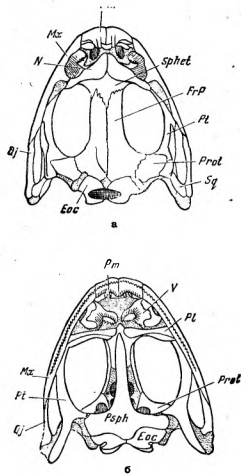


Рис. 101. Череп лягушки *Rana ridibunda* Linnaeus:

а — сверху, б — снизу. Eoc — боковая затылочная кость, Fr — лобнотеменная кость, Mx — челюстная кость, N — носовая кость, Pl — небная кость, Pm — предчелюстная кость, Psp — парасфеноид, Pr — передняя ушная кость, Pl — крыловидная кость, Ql — квадратнослучовая кость, Sph — сфеноид, V — сошник (Терентьев, 1950)

Череп платибазальный, с большими межклеточными ямами. Окостенения мозговой коробки недоразвиты: основной затылочной, базисфеноида и верхней затылочной костей нет; затылочный мыщелок парный. Затылочная часть черепа укорочена, и XII нерв выходит за его пределы. Глаза расположены в сред-

ней части черепа. Число покровных костей крыши черепа уменьшено: слезной, предлобной, заднелобной, заглазничной, височных, заднетеменной и табличчатой костей нет, развито обширное височное окно, широко сообщаемое с глазницей. Лобная кость срастается с теменной; теменное отверстие нет. Парасфеноид с длинным мечевидным отростком и Т-образным телом, подстилающим снизу ушные капсулы. Базиптеригоидное сочленение подвижное, восходящий отросток небноквадратного хряща утрачен, небноквадратный хрящ полный и впереди сливается с задней стенкой носовой капсулы. Верхней крыловидной кости нет. Небные кости имеют вид поперечных палочек и никогда не покрыты зубами; наружных крыловидных костей нет. Челюстное сочленение расположено несколько позади затылочного. Число окостенений в нижней челюсти уменьшено, венечных костей нет (рис. 101). Зубы плевродонтные, конические, пустотелые, с заостренными верхинками; складчатость дентина не выражена. Позвонки нотоцентральные, с цельными телами; туловищных позвонков всегда меньше 20. Клейтрум и ключица тонкие, изогнутые. Подвздошная кость с длинным, направленным вперед отростком, сочленяющимся с крестцовым позвонком. В филогенезе Salientia по мере удлинения таза сочленение подвздошных костей с позвоночником перемещается вперед, а крестцовый и задние спинные позвонки превращаются в закрестцовые «ложнохвостовые»; последние, хотя и расположены позади крестца, не образуют выступающего назад хвоста. Передние конечности четырехпалые, задние — пятипалые. Кости конечностей длинные и стройные, диафизы длинных костей хорошо выражены, мышечные отростки не сильные, сочленовые головки округлые. Предплюсна удлинена за счет двух косточек проксимального ряда. Тело обычно голое, чешуй нет, на черепе в редких случаях могут развиваться кожные окостенения. Желобок сейсмо-сенсорных органов на черепе не бывает. Личинка (головастик) по строению резко отличается от взрослого животного; метаморфоз скоротечный («катастрофический»). Триас — ныне. Два отряда: Prosalientia и Anura. Род *Amphibamus*, сближавшийся ранее с Salientia (Watson, 1940; Romer, 1945, 1947), правильное отнесение к рахитомным лабиринтодонтам (J. Gregory, 1950).

Интересной чертой морфологии прыгающих является значительная перестройка сочленений небноквадратного хряща, происходящая

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ БЕСХВОСТЫХ

Систематические группы	Триас				Юра			Мел		Третичный		Четвертичный	
	ниж- ний	сред- ний	верх- ний	ниж- ний	сред- ний	верх- ний	ниж- ний	верх- ний	ниж- ний	палеоген	неоген	плейсто- цен	голоцен
PROANURA													
Protobatrachidae													
ANURA													
AMPHICOELA													
Notobatrachidae													
Ascaphidae													
OPISTHOCOELA													
Bombinidae													
Opisthocoelidae													
Rhinophrynidae													
Pipidae													
ANOMOCOELA													
Pelobatidae													
PROCOELA													
Cystignathidae													
Palaeobatrachidae													
Bufonidae													
Hyllidae													
Centrolenidae													
Pseudidae													
Atelopodidae													
Dendrobatidae													
DIPLASIOCOELA													
Ranidae													
Rhacophoridae													
Microhylidae													
Phrynomeridae													
Sooglossidae													

в онтогенезе. Во время метаморфоза восходящий отросток небноквадратного хряща у современных прыгающих (бесхвостых) исчезает; в большинстве случаев исчезает и личиночное

базиптеригонное сочленение, заменяющееся новым, расположенным позади выхода лицевого нерва, а не впереди него, как у всех остальных земноводных.

ОТРЯД PROANURA. ПЕРВИЧНОБЕСХВОСТЫЕ

Тело относительно длинное, туловищных позвонков больше 10; закрестцовые позвонки не срастаются друг с другом; хвост слегка выступает назад. Все позвонки амфицельные, туловищные несут короткие одноголовчатые ребра. Кости предплечья и голени не срастаются друг с другом; задние конечности сравнительно короткие и не достигают длины

животного. Симфиз подвздошных костей не выражен, передний отросток подвздошной кости (крыло) сравнительно короткий и намного не превышает длины пластинки тазового пояса. Предплюсна удлинённая, но не образует дополнительного сегмента конечности. Имеются заднеушная и квадратная кости. Н. триас. Одно семейство.

Туловищных позвонков 15. Горизонтальная ветвь чешуйчатой кости выражена слабо, ушные капсулы сильно выступают наружу и на периферии не окостеневают. Лопатка и кораконд не разделены, грудина не окостеневают. Крыло подвздошной кости по длине примерно равно пластинке таза, симфиз седалищных костей не выражен. Бедро явно длиннее голени; в предплюсне, кроме двух удлиненных костей, имеются две короткие проксимальные косточки. Н. триас.

Protobatrachus Piveteau, 1936. Тип рода — *P. massinoti* Piveteau, 1936; н. триас, Мадагаскар. Размеры около 10 см. Два задних туловищных позвонка расположены между крыльями подвздошных костей и, возможно, были крестцовыми; их ребра направлены назад. 16-й позвонок, также расположенный впереди вертлужной впадины, не несет ребер; позади него, между седалищными костями, расположено еще три позвонка; задние позвонки, возможно, образовывавшие короткий хвост, не сохранились. Верхний бугор подвздошной кости хорошо выражен. Бедро примерно в 1,5 раза длиннее голени, голень почти втрое длиннее предплюсны. Мозговая коробка в области ушных капсул почти втрое шире, чем в передней области. Передняя ветвь крыловидной кости лишь ненамного длиннее ее задней ветви. Лобнотеменные кости расширены по заднему краю и достигают чешуйчатых (рис. 102). Один вид.

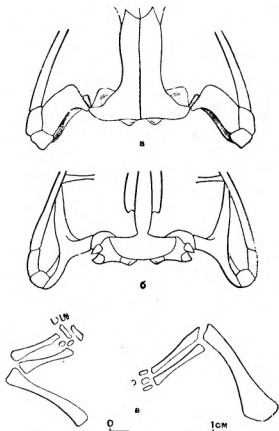


Рис. 102. *Protobatrachus massinoti* Piveteau.

Череп: а — сверху, б — снизу, в — конечности. Н. триас Мадагаскара (Piveteau, 1955)

ОТРЯД ANURA. БЕСХВОСТЫЕ

Тело крайне укорочено, и число туловищных позвонков (включая крестцовый) не превышает 10*. Закрестцовые позвонки срастаются в удлиненную хвостовую кость, или уrostиль (urostyl); выступающего назад хвоста у взрослых нет. Крестец образован одним, реже двумя — тремя срастающимися друг с другом позвонками. Ребра обычно отсутствуют, лишь у наиболее примитивных форм сохраняются короткие одноголовчатые ребра, сочленяющиеся с диапофизами передних позвонков. Кораконд почти всегда обособлен от лопатки,

грудина обычно окостеневают. Тазовые кости срастаются своими внутренними поверхностями, образуя стоящую вертикально пластинку; крылья подвздошных костей по длине более чем втрое превышают пластинку таза и направлены вперед, к вентральной поверхности диапофизов крестцового позвонка. Кости предплечья и голени срастаются друг с другом. Кисть обычно повернута внутрь (пропонирана) вокруг ulnare, сохраняющей свое первоначальное положение. Задние конечности длиннее тела животного; предплюсна удлиненная и образует дополнительный рычаг конечности. Формула фаланг обычно 2,3,3,3 (для передней) и 2,2,3,4,3 (для задней конечности). Заднеушной и квадратной костей нет. Восходящие отростки предчелюстных костей выполняют роль клапанов наружных ноздрей. Передний конец нижней челюсти, как правило,

* Из миоцена Италии описаны две формы — *Bufo* Portis, 1885 и *Rana* Portis, 1885, имеющие по 11 свободных позвонков. Они были отнесены соответственно к семействам Bufonidae и Ranidae, однако их систематическое положение следует считать неясным. Не исключена возможность индивидуального увеличения числа позвонков у этих форм.

окостеневают в виде самостоятельной подбодородной кости; помимо нее, в состав нижней челюсти входят лишь зубная и предсочленованная кости. Зубов на нижней челюсти почти никогда не бывает, но на сошниках они хорошо развиты. Жаберные дуги у взрослых сильно преобразуются и превращаются в частично окостеневающую подязычную кость (hyoideum). Слуховая косточка никогда не бывает связана с квадратным хрящом и гиоидной дугой; она длинная, тонкая и имеет хрящевой наружный отросток, вплетенный в барабанную перепонку и соединяющийся также с околушным гребнем мозговой коробки. Барабанная перепонка натянута по заднему краю чешуйчатой кости. Как исключение, барабанная перепонка и слуховая косточка исчезают. Ребра обычно отсутствуют, реже сохраняются на передних туловищных позвонках. Личинки (головастики) с наружными жабрами, замещаемыми в онтогенезе внутренними, и с длинным хвостом. Н. юра — ныне. Пять подотрядов: Amphicoela, Opisthocoele, Anomocoele, Procoela, Diplasiocoele. Разделение бесхвостых на подотряды основано на строении позвоночника.

Подотряды Procoela и Diplasiocoele иногда (Reig, 1958) объединяют в группу Neobatrachia, противопоставляемую подотрядам Opisthocoele и Anomocoele (группа Palaeobatrachia).

В ископаемом состоянии с территории СССР известны лишь единичные, зачастую не описанные находки. Богатая фауна бесхвостых известна из эоценовых отложений Германии (Гейзельталь).

ПОДОТРЯД АМФИСОЕЛА. АМФИЦЕЛЬНЫЕ

Туловищных позвонков 10, все они амфицельные, со свободными межпозвонковыми дисками. Крестец образован одним позвонком, его поперечные отростки обычно несколько расширены. Передние туловищные позвонки с очень короткими, но самостоятельными одноклочатными ребрами. Уростиль всегда с поперечными отростками и сочленяется с крестцом посредством непарного мышелка. Лопатка и кораконд иногда не разделены. Грудина состоит из хрящика, охватывающего задние концы коракондов; позади нее, в миоцептах прямой мышцы живота, лежат свободные парные хрящи («брюшные ребра»). Кисть не прорингованная, в ней не менее восьми самостоятельных косточек; иногда сохраняется свободная промежуточная кость. Ба-

зиптеригондное сочленение располагается вне-реди выходного отверстия лицевого нерва, как и у лабиринтодонтов, а не позади него, как у остальных бесхвостых. Ср. юра — ныне. Два семейства: Notobatrachidae и Ascaphidae¹. Последние в ископаемом состоянии не известны.

СЕМЕЙСТВО НОТОВАТРАХИДЭ REIG, 1957

Ср. юра. Один род — *Notobatrachus* Reig, 1956; ср. юра Аргентины.

ПОДОТРЯД ОПИСТНОСОЕЛА. ОПИСТОЦЕЛЬНЫЕ

Туловищных позвонков девять, все они опистоцельные. Крестец образован одним позвонком, обычно имеющим резко расширенные диапофизы. По крайней мере личинки имеют на втором — четвертом позвонках свободные одноклочатые ребра. Уростиль всегда с поперечными отростками; он или сочленяется с крестцовым позвонком непарным (как исключение — парным) мышелком, или же сростается с ним. Лопатка и кораконд не сростаются друг с другом. Грудина хрящевая. В кисти обычно восемь косточек; она слегка повернута внутрь вокруг ulnare. Базиптеригондное сочленение расположено позади отверстия лицевого нерва. В. мел — ныне. Четыре семейства: Bombinidae (= Discoglossidae), Opisthocolellidae, Rhinophrynidae и Pipidae.

СЕМЕЙСТВО БОМИНИДЭ FITZINGER, 1826. КРУГЛОЯЗЫЧНЫЕ

Крестцовый позвонок двояковыпуклый, с резко расширенными диапофизами. Уростиль свободный, с непарной сочленованной ямкой для крестцового позвонка. Плечевой пояс подвижногрудного типа: неокостеневающие внутренние края коракондов (эпикораконды) широко перекрывают друг друга и подвижны. Грудина рудиментарная, с длинными поперечными отростками, расположенными в миоцепте прямой мышцы живота. В кисти восемь косточек. Лобнотемная кость парная. Олигоцен — ныне. В ископаемом состоянии шесть родов.

¹ Ромер (Romer, 1945) и Хюне (Huene, 19566) относят к этому же подотряду два рода верхнеюрских бесхвостых: *Montsecobatrachus* Fejérváry, 1921 из Испании и *Eobatrachus* Marsh, 1887 из США, выделяемые Ромером в сем. Montsecobatrachidae (Romer, 1945). Однако эти формы не имеют признаков амфицельных и, скорее, должны относиться к процельным или опистоцельным.

Bombina Oken, 1816. Тип рода — *Bufo bombina* Linnaeus, 1761; современный, Европа. Размеры не превышают 8–9 см. Лобно-теменные кости обычно разделены пожизненно сохраняющейся фонтанелью; индивидуально эта фонтанель может полностью зарастать. Подвижность базиптеригоидного сочленения

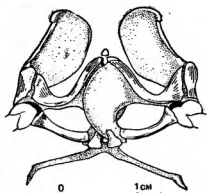


Рис. 103. *Bombina* Oken.

Плечевой пояс снизу. Современный, Европа (de Villiers, 1922)

резко выражена. Небные кости утрачены. Слуховая косточка рудиментарная; барабанной перепонки нет. Надгрудничка нет. Крылья подвздошных костей уплощены дорсентрально, и таз подвижен относительно крестца в горизонтальной плоскости. Специализированные водные формы (рис. 103). Несколько видов. Плиоцен З. Европы, плейстоцен СССР (низовья Днепра); современных четыре вида в Европе и В. Азии.

Prodiscoglossus Friant, 1944; олигоцен Франции. *Alytes Wagler*, 1830; миоцен — ныне, З. Европа. *Discoglossus* Otth, 1821; миоцен З. Европы; современный, З. Европа и С. Африка. *Latonia* H. Meyer, 1843; *Pelodytes* Tschudi, 1839 — оба из миоцена Германии.

СЕМЕЙСТВО OPISTHOCOELELLIDAE KUHN, 1941

Ср. эоцен. Три рода: *Opisthocoelellus* Kuhn, 1941; *Opisthocoeclorum* Kuhn, 1941 и *Germanobatrachus* Kuhn, 1941 — все из ср. эоцена Германии (Гейзельталь).

СЕМЕЙСТВО RHINOPHRYNIDAE GÜNTHER, 1858

Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии один род *Eorhinophrynus* Hecht, 1959; эоцен С. Америки.

СЕМЕЙСТВО IPIDIDAE FITZINGER, 1826

Н. мел — ныне. В ископаемом состоянии четыре рода.

Saltenia Reig, 1959; н. мел Аргентины. *Eoehelopoides* Haughton, 1931; в. мел или палеоцен Ю. Африки. *Shelania*, Casamiquella, 1961; палеоцен или н. эоцен Аргентины. *Xenopus* Wagler, 1830; миоцен Ю. Африки; современный, Африка.

ПОДОТРЯД ANOMOSOELA. АНОМОЦЕЛЬНЫЕ

Туловищных позвонков девять; они или амфицельные, со свободными межпозвоновыми дисками, или (чаще) процельные. Крестец образован одним позвонком с резко расширенными поперечными отростками. Свободных ребер нет даже у личинок. Уrostиль, как правило, без поперечных отростков; он или сочленяется с крестцом посредством непарного либо парного мыщелка, или же срастается с крестцом. Лопатка и кораконд обособлены друг от друга. Грудина окостеневает и не имеет поперечных отростков. В кисти обычно семь косточек; она всегда пронирована вокруг ulnarge. Базиптеригоидное сочленение расположено позади выходного отверстия лицевого нерва. Эоцен — ныне. Одно семейство.

Недавно в н. мелу на территории Израиля были открыты остатки бесхвостых, возможно, относящихся к аномоцельным. Характерна расчлененность уrostиля головастика на отдельные позвонки (Nevo, 1956). Возможно, эти формы следует выделить в новое семейство.

СЕМЕЙСТВО PELOBATIDAE BRUCH, 1861. ЧЕСНОЧНИКИ

Эпикоракондные хрящи более или менее перекрывают друг друга, и обе половинки пояса подвижны (подвижногорудость). Гиоидные рожки подязычного аппарата в большей или меньшей степени редуцированы, кольцевидный хрящ гортани прерван дорсально. Иногда кости предплюсны срастаются в одну удлиненную косточку (*Pelodytes*). Эоцен — ныне. Три подсемейства: *Megalophryinae*, *Pelobatinae* и *Pelodytinae*. В ископаемом состоянии встречаются *Pelobatinae* и *Pelodytinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО PELOBATINAE BRUCH, 1861

Рожки формы с «лопатой» на стопе, образованной увеличенным предплюсненным пальцем, и с костными нукростациями на носовых, лобно-теменных и чешуйчатых костях. Подвижность основного сочленения небноквадратного хряща сведена на нет. Позвонки процельные;

крестцовый позвонок с одним мышелком для уrostилия или же сливается с последним. Портняжная мышца слита с полусухожильной, надгрудочно-плечевая тесно связана с надкоракоидной. Оligocen — ныне. В ископаемом состоянии шесть родов.

Macropelobates Noble, 1924. Тип рода — *M. osborni* Noble, 1944; олигоцен, Монголия (свита ксанда-гол). Сравнительно крупная (8—9 см) форма. Крестцовый позвонок не слит с уrostилием, поперечных отростков на уrostилие нет. Носовые кости широко соприкасаются друг с другом. Верхняя челюсть с зубами. Лобковый хрящ обызвестлевает. Ширина крестцовых диапофизов превышает длину трех предкрестцовых позвонков. Уrostиль по длине примерно равен крестцовым диапофизам. «Лопата» из одного сегмента (рис. 104). Один вид.

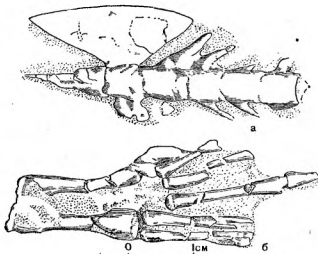


Рис. 104. *Macropelobates osborni* Noble:
а — позвоночный столб; б — задняя конечность.
Олигоцен Монголии (Noble, 1924)

Pelobates Wagner, 1830. Тип рода — *Bufo fuscus* Laurenti, 1768; современный, З. Европа. Размеры варьируют от 4—5 до 8—9 см. Крестцовый позвонок слит с уrostилием, на уrostилие заметны поперечные отростки, срастающиеся с поперечными отростками крестцового позвонка. Подвздошно-крестцовое сочленение подвижное. Носовые кости широко соприкасаются друг с другом. Чешуйчатая кость разрастается и в той или иной степени перекрывает височное окно, образуя в некоторых случаях костную заглазничную дугу. Верхняя челюсть с зубами. Лобковый хрящ не обызвестлевает. Ширина крестцовых диапофизов равна длине четырех—пяти предкрестцовых позвонков. Уrostиль по длине примерно равен крестцо-

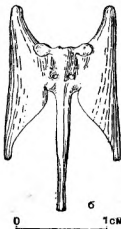
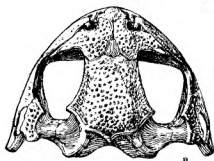


Рис. 105. *Pelobates fuscus* (Linnaeus):
а — череп, б — крестец. Современный, Европа

вым диапофизам. «Лопата» из двух сегментов (рис. 105). Пять видов. Мiocен — ныне, Европа; плиоцен Украины; плейстоцен Крыма; современный, З. Азия и С. Африка.

Eopelobates Parker, 1929; олигоцен США, мiocен З. Европы. *Miopelobates* Wetstein-Westerheim, 1955; мiocен З. Европы. *Neoscapioopus* Taylor, 1942; мiocен С. Америки. *Scaphiopus* Hallowell, 1842; плиоцен — ныне, С. Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО PELODYTINAE BRUCH, 1861

Кости крыши черепа не скульптурированы. Позвонки прочные, крестцовый позвонок с парным мышелком для уrostилия. Кости предплюсны сливаются в одну удлиненную косточку; «лопаты» нет. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии два рода.

Propelodytes Weizel, 1938; эоцен З. Европы. *Miopelodytes* Taylor, 1941; мiocен С. Америки.

PELOBATIDAE INCERTAÆ SEDIS

Palaeopelobates Kuhn, 1941; *Archaeopelobates* Kuhn, 1941; *Pelobatinopsis* Kuhn, 1941; Ам-

phignathodontoides Kuhn, 1941 — все из ср. эоцена Германии (Гейзельталь). *Protopelobates* Bieber, 1981; миоцен З. Европы.

ПОДОТРЯД PROCOELA. ПРОЦЕЛЬНЫЕ

Туловищных позвонков девять, все они процельные. Крестец образован одним — тремя позвонками. Свободных ребер нет даже у личинок. Уростиль всегда без поперечных отростков и сочленяется с крестцом посредством парного мышелка последнего. Лопатка и коракоид обособлены друг от друга. Грудина обычно окостеневает и никогда не имеет отростков. Кисть пронирована вокруг ulnare; число косточек в ней обычно уменьшено до пяти. Базиптеригиальное сочленение расположено позади отверстия лицевого нерва. Эоцен — ныне. Восемь семейств: *Cystignathidae* (= *Leptodactylidae*), *Palaeobatrachidae*, *Bufo* (*nidae*), *Hylidae*, *Centrolenidae*, *Pseudidae*, *Atelepodiidae* и *Dendrobatidae*. В ископаемом состоянии встречаются первые четыре.

Согласно сообщению Хехта и Хоффштеттера (Hecht, Hoffstetter, 1962) самостоятельность сем. *Palaeobatrachidae* сомнительна. Остатки, описанные ранее как *Palaeobatrachus*, принадлежат представителям различных семейств, в том числе и сем. *Pipidae*. Головастики сопоставлялись с остатками взрослых животных ошибочно.

СЕМЕЙСТВО CYSTIGNATHIDAE TSCHUDI, 1838, ЗУБАСТЫЕ ЖАБЫ, ИЛИ СВИСТУНЫ

Верхнечелюстные зубы обычно сохраняются. Крестцовые диапофизы расширенные или цилиндрические. Подвижногрудые. Нагрудник всегда развит (по крайней мере хрящевой). Вставочных хрящей между фалангами пальцев не бывает. Эоцен — ныне. Четыре подсемейства: *Crinia* (*ninae*), *Elosinae*, *Heleophryninae* и *Leptodactylinae*. В ископаемом состоянии известны только последние.

ПОДСЕМЕЙСТВО CYSTIGNATHINAE TSCHUDI, 1838

Зубастые жабы Ю. Америки. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии семь родов.

Eophractus Schaeffer, 1949; *Neoprocoela* Schaefer, 1949 — оба из эоцена — олигоцена Ю. Америки. *Calyptocephalella* Strand, 1926 (= *Calyptocephalus* Duméril et Bibron, 1841); *Eupsophus* Fitzinger, 1843 — оба эоцен — олигоцен и ныне, Ю. Америка. *Indobatrachus* Noble, 1931; олигоцен Индии. *Teracophrys* Ameghino, 1903; миоцен Ю. Америки. *Ceratophrys* Wied, 1824; плиоцен — ныне, Ю. Америка.

СЕМЕЙСТВО PALAEOBATRACHIDAE COPE, 1865

Специализированные водные формы с расширенным крестцом, образованным одним — тремя позвонками, и с укороченным телом. Поперечные отростки крестцовых позвонков широко срастаются друг с другом. Предкрестцовый отдел позвоночного столба по длине не превышает черепа. Пястные и плюсневые кости значительно удлинены и по длине не уступают предплечью. Эпикоракоидные хрящи более или менее перекрывают друг друга; обе половинки плечевого пояса подвижны. Эоцен — миоцен (? плиоцен).

Palaeobatrachus Tschudi, 1839 (= *Probatrachus* Peters, 1877). Тип рода — *Rana diluvians* Goldfuss, 1831; олигоцен, Германия. Лобнотемненные кости срастаются друг с другом. Верхняя челюсть с зубами. Первый и

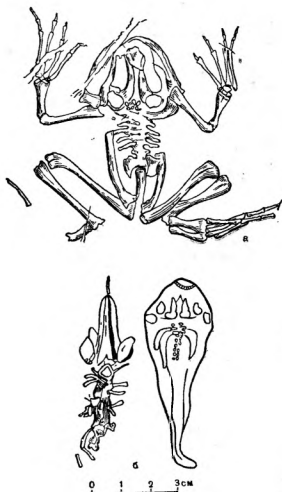


Рис. 106. *Palaeobatrachus diluvians* Goldfuss.
Скелет: а — взрослое животное; б — головастики.
Олигоцен Чехословакия (Zittel, 1932)

второй позвонки срастаются. Ширина поперечных отростков крестцового позвонка не превышает длины трех предкрестцовых позвонков. Череп длиннее предкрестцового отдела позвоночного столба, длина уrostилия равна последнему. Рудимент большого пальца кисти развит необычно сильно. До 8 см длиной. Длина головастика достигает размеров взрослых (рис. 106). Более 10 видов. Оligocen — миоцен З. Европы.

Hallaebatrachus Kuhn, 1941; ? *Quinquevertebrun* Kuhn, 1941 — оба из эоцена Германии (Гейзельталь). ? *Pliobatrachus* Fejérváry, 1917; плиоцен З. Европы. ? *Platosphus* l'Isle, 1877; плейстоцен З. Европы. Кун (Kuhn, 1941) относит род *Quinquevertebrun* к сем. Brachycephalidae (= Atelopodidae + Dendrobatiidae + Rhinodermatidae). Роды *Pliobatrachus* и *Platosphus* обычно относят к сем. Bufonidae.

СЕМЕЙСТВО BUFONIDAE FITZINGER, 1826.

ЖАБЫ

Верхнечелюстные зубы утрачены. Крестцовые диапофизы резко расширены. Подвижногрудные. Надгрудничник никогда не окостеневает, часто совсем не развит. Вставочных хрящей между фалангами пальцев нет. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии пять родов.

Bufo nopsis Kuhn, 1941; *Eobufo* Kuhn, 1941; *Parabufo* Kuhn, 1941 — все из эоцена Германии (Гейзельталь). *Bufo* Laurenti 1768; олигоцен — ныне, Европа; миоцен — ныне, С. Америка; плейстоцен — ныне, В. Азия; современный, Европа, Азия, С. и Ю. Америка. *Diplopelturus* Deperet, 1897; плиоцен З. Европы. *Protophrynus* Pomel, 1853; миоцен Франции.

СЕМЕЙСТВО NYLIDAE CUVIER, 1829.

КВАКШИ

Древесные формы со вставочными хрящами между двумя последними фалангами пальцев. Миоцен — ныне. Два подсемейства: Nylinae и Hemiphraetinae. Последние в ископаемом состоянии не известны.

ПОДСЕМЕЙСТВО NYLINAЕ CUVIER, 1829

«Обыкновенные» квакши с сильно расширенными крестцовыми диапофизами. Миоцен — ныне. В ископаемом состоянии три рода.

Proacris Tihen, 1961; миоцен США. *Nyla* Laurenti, 1768 (= *Lithobatrachus* Parker, 1928); миоцен — ныне, С. Америка, З. Европа; современный, Европа, Азия, С. Африка, Авст-

ралия, З. Полинезия, С. и Ю. Америка. *Acris* Duméril et Bibrón, 1841 (= *Pseudacris* Fitzinger, 1843); плейстоцен — ныне, С. Америка.

ПОДОТРЯД DIPLASIOCOELA. ДИПЛАЗИОЦЕЛЬНЫЕ

Туловищных позвонков девять, из них первые семь прощельные, восьмой обычно амфицельный, девятый (крестцовый) выпуклый спереди, а сзади с двойным мышечком для сочленения с уrostилем; в редких случаях все позвонки прощельные. Свободных ребер нет даже у личинок. Уrostиль без поперечных отростков. Плечевой пояс неподвижногрудый: обе его половинки срастаются друг с другом по медиоventральной линии. Лопатка обособлена от коракоида. Грудина окостеневает и не имеет поперечных отростков. Кисть пронирована вокруг ulnare; в ней никогда не бывает более пяти косточек. Базинтерпигонидное сочленение расположено позади отверстия лицевой нерва. Эоцен — ныне. Пять семейств: Ranidae, Rhacophoridae (= Hyperoliidae; = Polypedatidae), Microhylidae (= Brevicipitidae), Phrynomeridae и Sooglossidae. В ископаемом состоянии известны только Ranidae и Microhylidae.

СЕМЕЙСТВО RANIDAE LINNAEUS, 1758.

ЛЯГУШКИ

Восьмой позвонок всегда амфицельный, а крестцовый выпуклый спереди. Поперечные отростки крестцового позвонка цилиндрические или слегка расширенные. Вставочных хрящей между фалангами пальцев нет. Верхняя челюсть с зубами. Эоцен — ныне. Девять подсемейств: Phrynospinae, Arthroleptinae, Astylosterninae, Petropedatinae, Cornuferinae, Hemisinae, Pseudohemisinae, Sacosterninae и Raninae. В ископаемом состоянии известны только последние.

ПОДСЕМЕЙСТВО RANINAE LINNAEUS, 1758

Поперечные отростки крестцового позвонка цилиндрические. Грудина и омостернум (предгрудничник) всегда окостеневают. Газовый пояс подвижен относительно крестца в сагиттальной плоскости. Концевые фаланги заостренные или слегка расширенные. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии четыре — пять родов.

Rana Linnaeus, 1758. Тип рода — *R. temporaria* Linnaeus, 1758; современный, З. Европа. Всегда имеются небные кости. Сошник с зуба-

ми. Носовые кости иногда не соприкасаются по срединной линии. Ключицы обычно хорошо развиты и разделены лишь небольшим промежуток. Концевые фаланги заостренные. Язык

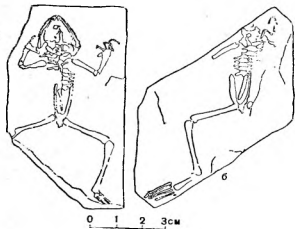


Рис. 107. *Rana hisatobias* Riabinin.

Скелет: а — снизу, б — сверху. Миоцен СССР (Грузия) (Терентьев, 1950)

глубоко вырезанный сзади (рис. 107). Более 200 видов; в ископаемом состоянии около 20 видов. Эоцен — ныне, Европа; миоцен — ныне, Азия и С. Америка; плиоцен Закавказья; плиоцен и плейстоцен Украины и Молдавии; современный, Европа, Азия, Африка, С. Америка и север Ю. Америки.

Amphirana Aymard, 1855; олигоцен З. Европы. *Aspherion* H. Meyer, 1852; миоцен З. Европы. *Anchylorana* Taylor, 1942; миоцен С. Америки.

ПОДКЛАСС BATRACHOSAURIA. БАТРАХОЗАВРЫ («ЛЯГУШКОЯЩЕРЫ»)

История изучения

Первые представители подкласса (сеймуриаморф *Rhinosaurus* из в. перми Поволжья) был описан Фишером (Fischer, 1847). Вскоре была открыта богатая фауна эмболомеров в ср. карбоне Шотландии (Huxley, 1862—1869). Первыми среди эмболомеров Шотландии были описаны роды *Pholidogaster* и *Anthracosaurus*. Немногим позже (Cope, 1875) эмболомеры были открыты и в в. карбоне С. Америки (*Cricotus*). Коп (Cope, 1880) первый предложил для этих карбоновых земноводных наименование *Embolomeri*. Уотсон (Watson, 1919—1926), считавший эмболомерный позво-

СЕМЕЙСТВО MICRONHYLIDAE GÜNTHER, 1858.

МИКРОКВАКШИ

Весьма разнородная группа, характеризующаяся отсутствием у головастиков роговых челюстей. Многие виды переходят к прямому развитию, без метаморфоза. Верхняя челюсть с зубами. Сошники обычно увеличены и несут гребни. Крестцовые диапофизы расширены. Надгруднички и ключицы часто редуцируются. Вставочных хрящей между фалангами пальцев нет. Миоцен — ныне. Семь подсемейств: *Discophyinae*, *Cophylinae*, *Asterophryninae*, *Microhylinae*, *Sphaenophryninae*, *Brevicipitinae*, *Melanobatrachinae*. В ископаемом состоянии известны только *Microhylinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО MICRONHYLIDAE GÜNTHER, 1858

Миоцен — ныне. В ископаемом состоянии два рода: *Microhyla* Tschudi, 1838; миоцен — ныне, США; современный, Ю. и В. Азия, Индонезия, С. и Ю. Америка. *Gastrophryne* Fitzinger, 1843; плейстоцен — ныне, США.

ANURA INCERTAE SEDIS

Vieraella Reig, 1961; н. юра Аргентины. *Comobatrachus* Hecht et Estes, 1960; *Eobatrachus* Marsh, 1887 — оба из в. юры США. *Montsechobatrachus* Fejérváry, 1921; в. юра Испании. *Stremmeia* Nopcsa, 1931; н. мел В. Африки. *Bufavus* Portis, 1885; *Ranaeus* Portis, 1885 — оба из в. миоцена Италии. *Eorubeta* Hecht, 1960; эоцен США. *Batrachulina* Kuhn, 1963; миоцен Франции.

нок исходным для земноводных, отнес к эмболомерам и карбоновым рахитомов — локсомойдией, строение позвоночника которых в те годы оставалось неизвестным.

Сеймуриаморфов долгое время относили к пресмыкающимся. Брум (Broom, 1922) и Сушкин (Sushkin, 1925) одними из первых высказались в пользу их принадлежности к земноводным. Севе-Сёдерберг (Säve-Söderbergh, 1934) объединил сеймуриаморфов с эмболомерами в группе *Reptiliomorpha*, в которую он включил и высших наземных позвоночных. Локсомойдией Севе-Сёдерберг выделил из состава эмболомеров, указав на их принадлежность к «нормальным» лабиринтодонтам с

ангуститабулярной крышей черепа. И. А. Ефремов (1946) предложил выделить сеймуриаморфов в особый подкласс *Batrachosauria*. В настоящем томе принято объединение сеймуриаморфов с эмболомерами в одном подклассе.

Общая характеристика и морфология

Под названием *Batrachosauria* мы объединяем земноводных с ангуститабулярным типом строения крыши черепа (таблитчатые кости соприкасаются с теменными), примыкающих по строению позвоночника к апсидоспондильным. Однако, в отличие от типичных апсидоспондильных, батрахозавры первично обладают эмболомерными позвонками, которые у высших представителей постепенно превращаются в гастроцентральные, характерные для пресмыкающихся: гипоцентр у них редуцируется, а плевроцентр становится главным элементом позвонка. Прimitивные батрахозавры (эмболомеры) вели водный образ жизни и по строению черепа были близки к примитивным апсидоспондильным. Прогрессивные батрахозавры (сеймуриаморфы) постепенно во многом приблизились к пресмыкающимся и приобрели цельные тела позвонков, образованные плевроцентром (гастроцентральный тип позвоночника). Известны батрахозавры с н. карбона по в. пермь. Подкласс включает единственный отдел *Anthracosauria*.

Череп у батрахозавров обычно высокий и узкий и всегда тропи базальных, затылочный мыщелок непарный. Мозговая коробка окостеневает очень полно, однако, в отличие от примитивных апсидоспондильных, сфенэтмоид

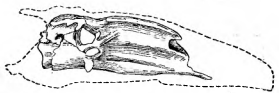


Рис. 108. Мозговая коробка батрахозавра *Palaeogyrinus decorum* Watson.

Уменьшено (Watson, 1923)

всегда отделен от слуховых капсул более или менее широким неокостеневающим пространством. Верхняя затылочная кость, в отличие от апсидоспондильных, развита. Задняя ушная кость, образующая околослужбный отросток, всегда хорошо развита (рис. 108).

В основе черепа, помимо уже упомянутого соединения таблитчатых костей с теменными, характерно постоянное сохранение межвисоч-

ной кости. Полностью сохраняются и все остальные покрывные кости черепа. Теменное отверстие хорошо развито. У эмболомеров органы боковой линии располагаются в желобках на поверхности костей крыши черепа, но у сеймуриаморфов эти желобки исчезают.

Нёбо у батрахозавров более или менее закрытого типа: межтеригоидные ямы очень узкие или совсем отсутствуют. Базиптеригоидное сочленение всегда подвижное. Сошники, по сравнению с апсидоспондильными, очень узкие, хоаны сближены друг с другом и располагаются ближе к переднему краю черепа. Ушные вырезки хорошо развиты и занимают типичное для примитивных апсидоспондильных положение — между таблитчатой и чешуйчатой костями. Слуховая косточка плохо окостеневает. У наиболее примитивных батрахозавров в слуховой капсуле нет еще овального окна и слуховая косточка упирается в ямку на ее поверхности.

Как и у большинства апсидоспондильных, небные зубы у батрахозавров обычно не образуют непрерывного ряда и сохраняются лишь пары клыков; однако предхоанная пара на сошниках обычно отсутствует, в тех же случаях, когда клыки на сошниках имеются (*Seymouria*), они расположены ближе к заднему краю хоан, а не впереди последних. В нижней челюсти характерно наличие на внутренней поверхности двух меккелевых отверстий — позади каждой из двух пластинчатых костей.

Позвоночник эмболомерного или гастроцентрального типа; в последнем случае между позвонками сохраняются рудиментарные серповидные гипоцентры (интерцентры). Лишь в исключительных случаях позвонки по типу, возможно, приближались к рахитомным (хвостовые позвонки *Pholidogaster*). Тело часто бывает несколько удлинненным, и у эмболомеров насчитывается до 40 предкрестцовых позвонков. Позвоночник у ранних эмболомеров слабо дифференцирован на отделы; плечевой пояс у них, возможно, как и у рыб, соединялся с черепом посредством дополнительных «рыбьих» задневисочных (posttemporalia) костей (*Pholiderpeton*), а тазовый пояс, возможно, был соединен с позвонками лишь связками. У сеймуриаморфов отмечается тенденция к увеличению крестца до двух позвонков.

Ребра двухголовчатые, сравнительно длинные. Допускают, что у сеймуриаморфов ребра образовывали грудную клетку и их движения использовались при дыхании; таким образом, по механизму дыхательных движений высшие батрахозавры достигали уровня пресмыкающихся. В плечевом поясе у батрахозавров по-

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ БАТРАХОЗАВРОВ

Систематические группы	Карбон			Пермь	
	нижний	средний	верхний	нижняя	верхняя
EMBOLOMERI					
<i>Anthracosauridae</i>		—			
<i>Palaeogyridae</i>		—			
<i>Pholidogastriidae</i>		—			
<i>Cricotidae</i>		—			
SEYMOURIAMORPHA					
<i>Gephyrostegidae</i>		—			
<i>Discosauriscidae</i>				—	—
<i>Seymouriidae</i>				—	—
<i>Kotlassiidae</i>				—	—
<i>Bystrowianidae</i>				—	—
<i>Chroniosuchidae</i>				—	—
<i>Lanthanosuchidae</i>				—	—
<i>Waggoneriidae</i>				—	—

являлся самостоятельный кораконд, а в тазовом поясе окостеневала лобковая кость.

Обе парные конечности батрахозавров были пятипальными, и по крайней мере у сеймуриаморфов фаланговая формула становилась по типу такой же, как у пресмыкающихся: 2, 3, 4, 5, 3. Кожный панцирь развивается лишь в редких случаях, но у эмболомеров хорошо развиты брюшные ребра, а у сеймуриаморфов (*Kotlassiidae*) на спине иногда появляются костные пластинки.

Историческое развитие

Древнейшие батрахозавры — эмболомеры — известны из нижнего карбона С. Америки. В своем происхождении они тесно связаны с аспидоспондилными, однако переходные формы между обоими подклассами до сих пор не известны.

Кроме нижнего карбона С. Америки, известны из ср. и в. карбона З. Европы и С. Америки. Все они были водными животными с удлинённым телом и слабыми конечностями. Из нижней перми известны лишь единичные эмболомеры.

Уже в позднекарбовую эпоху появилась и другая группа батрахозавров — сеймуриаморфы. Эволюция сеймуриаморфов пошла по пути приспособления к наземной жизни. Они утратили желобки органов боковой линии на черепе, конечности их стали более сильными. Ребра у сеймуриаморфов были необычно длинными для земноводных, и, возможно, что движение ребер в них, как и у пресмыкающихся,

использовались для дыхания. Сеймуриаморфов считают вероятными предками пресмыкающихся. Однако сеймуриаморфы, по-видимому, сохраняли личиночное развитие в воде, характерное для типичных земноводных. В частности, имеются признаки сохранения наружных жабр у молодых особей *Discosauriscus* из нижней перми Чехословакии.

Верхнекарбовые сеймуриаморфы немногочисленны и известны только из З. Европы. Растущая группа достигла в перми, где найдены многочисленные представители подотряда с обширной территории, включающей С. Америку, Европу и Среднюю Азию. Богатая фауна сеймуриаморфов описана из верхнепермских отложений Европейской части СССР. Частью они вновь перешли к полуводной жизни (*Kotlassia*). Известны среди верхнепермских сеймуриаморфов и формы с загадочной специализацией, как бы предвещающей эволюционные достижения пресмыкающихся. Так, у *Lanthanosuchus* из базальных горизонтов верхней перми СССР в черепе образовались обширные височные ямы. В то же время это животное обладает крайне уплощенным черепом и сходно в этом отношении с триасовыми стереоспондилами.

В конце перми батрахозавры вымерли, и из триаса их представители уже не известны.

Экология и тафономия

Эмболомеры, известные преимущественно из угленосных фаций карбона З. Европы и С. Америки, были водными животными. Их

тело и хвост, как это часто бывает у водных животных, плавающих посредством изгибаний тела, были удлинены, парные конечности — короткими. Эмболомеры достигали подчас значительных размеров; так, череп *Anthracosaurus* имел в длину 40 см. Все они были животоядными, скорее всего, рыбающими животными. Более разнообразны пермские сеймуриоморфы.

Сеймурии (*Seymouria*), находимые вместе с рыбающими пеликозаврами, роющими котлозаврами и крупными стегоцефалами в нижнепермских красноцветах С. Америки, вероятно, обитали на суше, в болотистых местах. Пищей могли служить насекомые, черви, мальки рыб, мелкие стегоцефалы и пресмыкающиеся.

Lantanosuchus, близкий по степени уплощения черепа к триасовым лабиринтодонтам, по-

видимо, обитал в дельтах рек и питался мелкой рыбой, которую он не преследовал активно, а подстерегал, подобно гигантским донным стереоспондилам. Вместе с лантанозухом загорялись водные лабиринтодонты — трифозухи и крупные зверообразные пресмыкающиеся — титанозухии.

Котласии (*Kottassia*) с кожным панцирем и сильными конечностями по образу жизни, возможно, были близки к роющим панцирным диссорофидам — наиболее сухонутным лабиринтодонтам из красных слоев С. Америки. В Северодвинском местонахождении котласии захоронялись вместе с крупными парейзаврами, тероцефалами, горгонопсами, дишподоонтами и асотеническими лабиринтодонтами — динозаврами. Остатки их накапливались в подводных дельтовых руслах.

ОТРЯД ANTHRACOSAURIA

Череп тропибазальный, с непарным затылочным мыщелком. Мозговая коробка окостеневает полно, но между сфензотомом и слуховыми капсулами всегда сохраняется неокостеневающее пространство. Таблитчатые кости соприкасаются с теменными. Небо закрытое или с узкими межптеригоидными ямами; базиптеригоидное сочленение подвижное. Хоаны сближены, предхоанных кльвов нет. Позвонки эмболомерные или гастрорентральные. Кисть пятипалая. Карбон — пермь. Два подотряда.

ПОДОТРЯД EMOLOMERI. ЭМБОЛОМЕРЫ

Примитивные водные батрахозавры с удлиненным телом и хвостом. Череп высокий, умеренно удлиненный в лицевой области. Ушные вырезки шлемовидные, таблитчатые кости образуют направленные назад отростки. Чешуйчатая кость неплотно соединяется с надвисочной. Обычно имеются маленькие межптеригоидные ямы. Задние височные отверстия малы. Затылочный мыщелок слегка вогнутый. Челюстное сочленение расположено позади затылочного. На черепе обычно развиты желобки для органов боковой линии. Позвонки эмболомерные. В плечевом поясе нет самостоятельного коракоида. Подвздошная кость с длинным, направленным вверх и назад отростком и со слабо расширенной дорсальной лопастью. По крайней мере в одном случае (*Archeria*) имелся хвостовой плавник с внутренним скелетом (Romer, 1956). Карбон — н. пермь. Четыре семейства.

СЕМЕЙСТВО ANTHRACOSAURIDAE COPE, 1875

Крупные эмболомеры с резко разрастающейся назад щековой областью черепа. Челюстное сочленение расположено далеко позади затылочного. Посткраниальный скелет неизвестен. Ср. карбон.

Anthracosaurus Huxley, 1863. Тип рода — *A. russeli* Huxley, 1863; ср. карбон, Шотландия. Крупное животное с черепом длиной до 40 см. Череп узкий, удлиненный. Хоаны узкие;

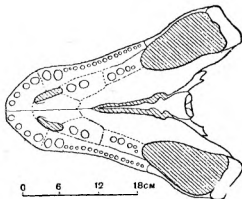


Рис. 109. *Anthracosaurus russeli* Huxley.

Череп: сверху. Ср. карбон Шотландия (Watson, 1926)

сошники без зубов; на наружных крыловидных костях по четыре клька. Имеются узкие межптеригоидные ямы. Задние отростки таблитчатых костей желобчатые; возможно, что при жизни они через задневисочную кость

соединялись с плечевым поясом. В предчелюстной кости четыре зуба, в челюстной 17—18. Зубы постепенно уменьшаются кзади, за исключением двух передних на челюстной кости, превращенных в клыки (рис. 109). Два вида.

Crassigyrinus Watson, 1926; ср. карбон Шотландии. *Leptobatrachus* Cope, 1873; ? *Ichthyacanthus* Cope, 1873 — оба из ср. карбона США.

СЕМЕЙСТВО PALAEOGYRINIDAE WATSON, 1926

Череп треугольный, сравнительно короткий, с большими глазами. Задние отростки таблитчатых костей развиты очень сильно и несут явные признаки связи с задневисочной костью. Квадратная ветвь крыловидной кости выпуклая и выступает вентрально на много ниже уровня основания черепа. В ушной капсуле нет овального окна. Ср. карбон.

Palaegyrynus Watson, 1926. Тип рода — *P. decorus* Watson, 1926; ср. карбон, Шотландия. Морда широкая. Глазницы заострены вперед. Имеются узкие межптеригоидные ямы. Вырезка для челюстной мускулатуры на небе очень длинная и узкая. Задние височные отверстия, возможно, отсутствуют. Желобки органов боковой линии на черепе хорошо выражены (рис. 4а, д; 108). Один вид.

СЕМЕЙСТВО PHOLIDOGASTRIDAE WATSON, 1917

Эмбомеры с умеренно удлиненным узким черепом с маленькими овальными глазами и длинным телом. Хвостовые позвонки по типу являются промежуточными между эмбомерными и рахитомными. Ср. карбон.

Pholidogaster Huxley, 1862. Тип рода — *Ph. pisciformis* Huxley, 1862; ср. карбон, Шотландия. Длина черепа 18 см. Вырезка для челюстной мускулатуры очень узкая. Сошники без зубов. Небные клыки соединены продольным рядом зубов, проходящим по небным и наружным крыловидным костям. Гипоцентры хвостовых позвонков не образуют полных дисков. Хвост сжат с боков. Конечности слабые. Тело снизу покрыто костной чешуей (рис. 110). Один вид.

СЕМЕЙСТВО CRICOTIDAE COPE, 1884

Череп с резко удлиненной лицевой частью. Слезная кость не соприкасается с глазницей. Туловище значительно удлинено (до 35—40 предкрестцовых позвонков). Нет признаков связи плечевого пояса с таблитчатыми костями. Н. карбон. — н. пермь.

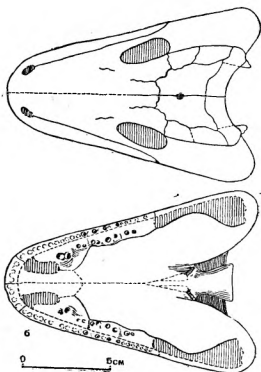


Рис. 110. *Pholidogaster pisciformis* Huxley. Череп: а — сверху, б — снизу. Ср. карбон Шотландии (Watson, 1926)

Pteroplax Hancock et Atthey, 1868 (? = *Eogyrynus* Watson, 1926). Тип рода — *Pteroplax cornutus* Hancock et Atthey, 1868; ср. карбон, Шотландия. Крутое животное с черепом длиной около 40 см; общая длина животного достигала 4—5 м. Морда закругленная на конце. Глазницы треугольные, расширенные вперед. Хоаны широкие, овальные. Сошники без зубов. Крыловидные кости широко соприкасаются друг с другом, но небольшие межптеригоидные ямы имеются. На небных костях лишь по паре клыков, на наружных крыловидных костях позади клыков развит продольный ряд зубов. Ушная капсула с овальным окном. Нижняя челюсть очень высокая кзади; оба междельевых отверстия очень большие. Засочленовного отростка нет. Не менее 30 предкрестцовых позвонков. Тазовый пояс прикреплялся связкой к трем малодифференцированным крестцовым ребрам (рис. 111). Один вид.

Eobaphetes Moodie, 1916 (= *Erpetosuchus* Moodie, 1911); н. карбон США. *Pholiderpeton* Huxley, 1869; н. карбон Канады и ср. карбон Англии. *Ichthyerpeton* Huxley, 1867; ср. карбон Англии. *Spondylterpeton* Moodie, 1912; ср.

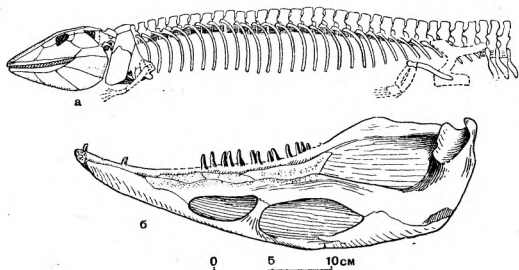


Рис. 111. *Pteroplax cornutus* Hanchcock et Atthey:

а — реконструкция (×1/2); б — нижняя челюсть с внутренней стороны. Н. карбон Шотландии (Watson, 1926)

карбон США. *Calligenethlon* Steen, 1934 (? = *Atoptera* Steen, 1934); ср. карбон Канады. *Cricotus* Cope, 1875; в. карбон США. *Neoptero-plax* Romer, 1963; в. карбон и н. пермь США. *Archeria* Case, 1911; н. пермь США.

Условно к этому же семейству отнесены роды: *Papposaurus* Watson, 1926; н. карбон Шотландии. *Eosaurus* Marsh, 1862; ср. карбон Канады. *Diplovertebron* Fritsch, 1889; *Nummulosaurus* Fritsch, 1901 — оба из в. карбона Чехословакии. *Cricotillus* Case, 1902; н. пермь США. *Memonomenos* Steen, 1938; н. пермь Чехословакии.

ПОДОТРЯД SEYMOURIAMORPHA. СЕЙМУРИАМОРФЫ

Прогрессивные батрахозавры, по ряду признаков приближающиеся к пресмыкающимся. Череп обычно короткий, иногда уплощенный. Ушные вырезки большие, округлые. Таблитчатые кости не образуют задних отростков. Чешуйчатая кость соединяется с надвисочной швом. Крыловидные кости образуют поперечную ветвь, край которой загибается вниз перед аддукторной вырезкой, образуя так называемый «фланг» крыловидной кости. Затылочный мыщелок выпуклый. Челюстное сочленение расположено обычно на уровне или впереди затылочного. Зубы иногда утрачивают лабиринтовую складчатость дентина. Желобков органов боковой линии на черепе нет. Позвонки гастропентральные, с серповидными гипо-

центрами; передние шейные позвонки рыхлотные. Спинные позвонки с широко расставленными зигапофизами и расширенными нейралами дугами. Предкрестцовых позвонков обычно 23—26. В плечевом поясе коракоид обособлен от лопатки. Подвздошная кость с расширенной дорсальной лопастью. В. карбон — пермь. Семь — восемь семейств.

СЕМЕЙСТВО GEPHYROSTEGIDAE ROMER, 1956

Череп сравнительно удлиненный. Морда тупая, глазницы овальные. Ушная вырезка неглубокая, но чешуйчатая кость соединена с надвисочной лишь связками. Межвисочная кость, по некоторым данным, утрачена. Зубы не имеют лабиринтовой складчатости дентина. Туловище удлиненное, предкрестцовых позвонков 33. Невральные дуги слабо расширены. Дорсальная лопасть подвздошной кости сравнительно узкая. Фаланговая формула передней конечности: 2, 3, 3, 3, 4. Имеются кольца склеротики, брюшные ребра и костные чешуйки на спине. В. карбон.

Gephyrostegus Jaekel, 1902 (= *Solenodonsaurus* Broili, 1924). Тип рода — *Gephyrostegus bohemicus* Jaekel, 1902 (рис. 112). В. карбон Чехословакии.

СЕМЕЙСТВО DISCOSAUROIDAE ROMER, 1947

Череп укороченный и расширенный. Ушная вырезка округлая, широко открытая саада. Чешуйчатая кость соединена с надвисочным



Рис. 112. *Gephyrostegus bohemicus* Jaekel.
Реконструкция. В. карбон Чехословакия
(Watson 1926)

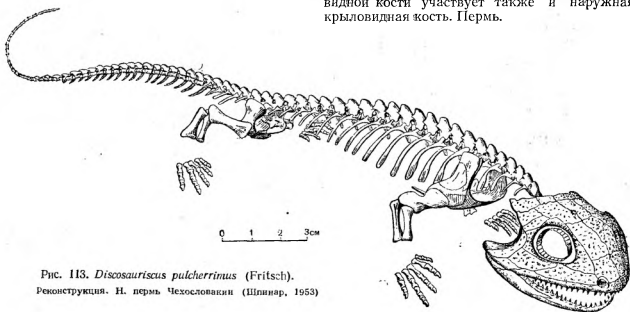


Рис. 113. *Discosauriscus pulcherrinus* (Fritsch).
Реконструкция. Н. пермь Чехословакия (Шпинар, 1953)

швом. Межптеригойдные ямы хорошо развиты. Туловище короткое, предкрестцовых позвонков 23—24. Плевроцентры у молодых особей остаются парными; невральные дуги слабо расширены и не образуют остистого отростка; гипопцентры хорошо развиты. Подвздошная кость слабо расширена. Фаланговая формула: 2, 3, 4, 5, 3. Кольцо склеротики и костные чешуйки, покрывающие брюхо, хорошо развиты. Пермь.

Discosauriscus Kühn, 1933 (= *Discosaurus* Credner, 1883; = *Phalherpeton* Romer, 1947). Тип рода — *Discosauriscus permianus* Credner, 1883; н. пермь (ср. красный лежень), Германия. Череп треугольный, слегка заостренный спереди. Глазницы овальные. Межптеригойдные ямы сравнительно узкие. Костные чешуйки округлые, с concentрическими бороздками. Длина тела до 40 см (рис. 113). Несколько видов. Н. пермь З. Европы и Таджикистана, в. пермь (II зона) СССР (Оренбургская обл.).

Leptoverpeton Spinár, 1953; н. пермь З. Европы.

СЕМЕЙСТВО SEYMOURIIDAE WILLISTON, 1911

Череп умеренно удлинённый, высокий. Ушные вырезки глубокие и узкие; крыловидные кости широко соприкасаются друг с другом по средней линии. Межптеригойдных ям нет. На сошниках и небных костях по паре клыков. Челюстные зубы с лабиринтовой складчатостью дентина. Предкрестцовых позвонков 23—24; остистые отростки короткие; невральные дуги расширенные. Подвздошная кость расширенная. Брюшные ребра и костные чешуйки неизвестны. В образовании «фланга» крыловидной кости участвует также и наружная крыловидная кость. Пермь.

Seymouria Broili, 1904 (= *Desmospondylus* Williston, 1910; ? = *Conodectes* Cope, 1896). Тип рода — *Seymouria baylorensis* Broili, 1904; н. пермь США. Череп сравнительно высокий, с широкой и плоской теменной областью и вертикальными боковыми сторонами. Морда короткая и закругленная; глазницы почти посредине длины черепа; ушные вырезки необычайно развиты и достигают уровня межвисочной кости, углубляясь в чешуйчатую. Крыша черепа несет резкую скульптуру. У молодых животных сохраняются (?) следы каналов боковой линии. Слезная кость прободена слезным протоком. Septomaxillaria расположена поверхностно. Нижняя челюсть без засочленового отростка. Позвонки с очень массивными невральными дугами. Межключица имеет длинный задний отросток. Плечевые кости короткие, очень массивные, с сильно развитыми отростками для мускульных прикреплений; энтеликондиллярное отверстие имеется. Бедро

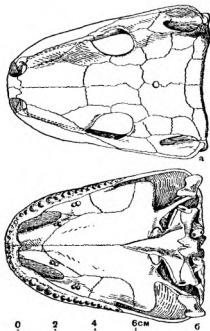


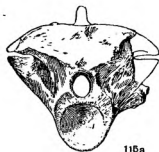
Рис. 114. *Seymouria baylorensis* Broili.

Череп: а — сверху, б — снизу. Н. пермь США (White, 1939)

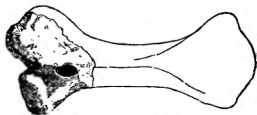
с хорошо развитыми вертлугами и гребнями для приводящей мускулатуры. Фаланговая формула: 2, 3, 4, 5, 3 (рис. 114). Один вид.

Gnorhimosuchus Efremov, 1951. Тип рода — *G. satpavei* Efremov, 1951; н. пермь СССР (Казахстан). Позвонки широкие, с очень широкими диапофизмами. Невральные дуги расширены более, чем у *Seymouria*. Парапо-

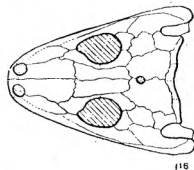
физы сближены с диапофизмами. Бедро длинное, прямое, сужено в проксимальном отделе, с удлиненным задним мышечком. Череп неизвестен (рис. 115). Один вид.



0 3 см



0 3 см 115б



116

Рис. 115. *Gnorhimosuchus satpavei* Efremov:

а — задний, туловищный позвонок; б — левая бедренная кость. Н. пермь СССР (Казахстан) (Ефремов, 1951)

Рис. 116. *Rhinosaurus jasykovii* Fischer.

Череп сверху, уменьшено. Н. пермь СССР (Приуралье) (Romer, 1947)

Rhinosaurus Fischer, 1847. Тип рода — *R. jasykovii* Fischer, 1847; в. пермь (II зона). СССР (Ульяновская обл.). Морда заостренная, ноздри большие, сближенные. Ушные вырезки не достигают уровня межвисочных костей. Заднетеменные и табличчатые кости редуцированы (рис. 116). Один вид. Оригиналы утеряны.

СЕМЕЙСТВО KOTLASSIIDAE ROMER, 1934

Череп плоский и широкий, укороченный. Ушные вырезки закругленные, средней величины. Чешуйчатые кости соединяются с надвисочными костями швом. Крыловидные кости

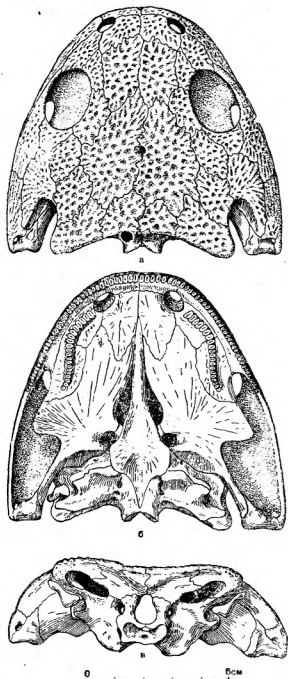


Рис. 117. *Kollassia prima* Amalitsky.

Череп: а — сверху, б — снизу, в — сбоку. В. пермь СССР (Архангельская обл.) (Vysurov, 1944)

разделены мечевидным отростком парасфеноида, соприкасающимся с сошниками. Имеются узкие межптеригонидные ямы. Наружная крыловидная кость не образует «фланга» у края вырезки для челюстной мускулатуры. Зубы изодонтные, «лабиринтовые». На сошниках зубов нет. Небные зубы образуют продольный ряд на небной и наружной крыловидной костях. Предкрестцовых позвонков — 25. Гипоцентры редуцированы. Имеются остистые отростки. Подвздошная кость расширенная. Брюшных ребер нет. На спине продольные ряды скульптурированных панцирных пластинок. В. пермь.

Kollassia Amalitsky, 1921 (= *Karpinskiosaurus* Sushkin, 1925). Тип рода — *Kollassia prima* Amalitsky, 1921; в. пермь (татарский ярус, IV зона), СССР (Архангельская обл.). Передний конец морды закруглен. Глазницы большие. Хоаны небольшие, почти круглые. Межптеригонидные ямы небольшие. Парасфеноид заострен сзади. Венечные кости нижней челюсти лишены зубов. Позвонки удлиненные. Конечности маленькие. На спине три ряда костных пластинок, сочленяющихся друг с другом (рис. 117). Один вид.

Buzulukia Vjuschkov, 1955. Тип рода — *B. butsuri* Vjuschkov, 1955; в. пермь (татарский ярус, IV зона), СССР (Оренбургская обл.). Вершины невральных дуг имеют вид площадок с приподнятыми краями. Тазовый пояс слабо окостеневает. Проксимальные отделы задних конечностей сильно укорочены. Ребра первых двух хвостовых позвонков массивные и длинные (рис. 118). Один вид.

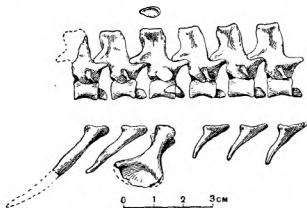


Рис. 118. *Buzulukia butsuri* Vjuschkov

Часть позвоночного столба и ребра. В. пермь СССР (Поволжье) (Вьюшков, 1957)

СЕМЕЙСТВО BYSTROWIANIDAE VJUSCHKOV, 1955

Панцирные животные до 1,5 м длиной. Остистые отростки высокие, сращенные с пластинками панциря. В основании невральных дуг

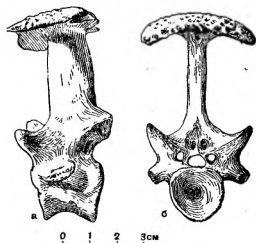


Рис. 119. *Bystrowiana permira* Vjuschkov.
Туловищный позвонок: а — сбоку, б — спереди.
В пермь СССР (Владимирская обл.)
(Вьюшков, 1957).

туловищных позвонков развита сложная система пустот и полостей, в том числе два больших симметричных канала, проходящих вдоль спинномозгового канала. Пластинки панциря с ячеистой скульптурой и сочленяются друг с другом. Череп неизвестен. В. пермь.

Bystrowiana Vjuschkov, 1957. Тип рода — *B. permira* Vjuschkov, 1957; в. пермь (татарский ярус, IV зона), СССР (Владимирская обл.) (рис. 119).

СЕМЕЙСТВО CHRONIOSUCHIDAE VJUSCHKOV, 1957

Череп с резко удлинненной предглазничной частью и скульптурированными покровными костями. Имеются признаки развития перед глазами больших овальных отверстий, ограниченных слезной и челюстной костями. Чешуйчатая кость, по-видимому, лишь рыхло соединялась с надвисочной. Имеются неясные следы каналов боковой линии. Позвонки гастрокентральные, но с очень сильно развитыми гипокентрами, имеющими вид полных дисков, расположенных между позвонками. В. пермь.

Chroniosuchus Vjuschkov, 1957. Тип рода — *Ch. paradoxus* Vjuschkov, 1957; в. пермь

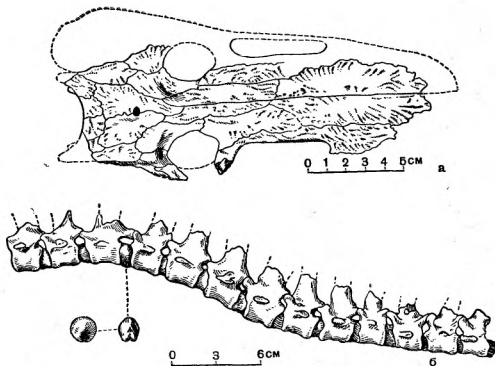


Рис. 120. *Chroniosuchus* Vjuschkov:
а — крыша черепа *Ch. mirabilis* Vjuschkov; б — позвоночник *Chroniosuchus* sp. В. пермь СССР
(Поволжье) (Вьюшков, 1957)

(татарский ярус, IV зона), СССР (Оренбургская обл.). Череп длиной до 25 см. Тела позвонков непрободенные, прочно срастающиеся с нервными дугами. Зигапофизы наклонены так, что их сочленовные поверхности расположены под углом 45° к горизонтали. Длина гипоцентров хвостовых позвонков достигает двух третей длины их тел (рис. 120). Два вида: пермь Европейской части СССР.

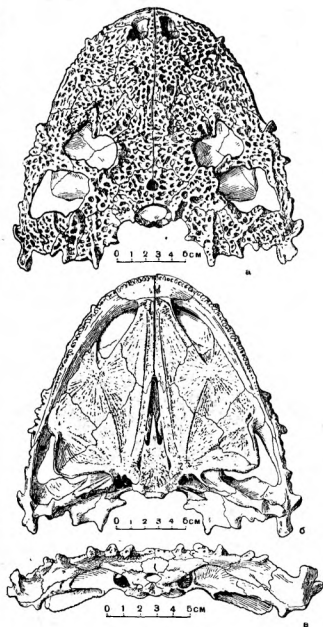


Рис. 121. *Lanthanosuchus watsoni* Efremov.

Череп: а — сверху, б — снизу, в — сбоку.
В. пермь СССР (Татария) (Ефремов, 1946)

СЕМЕЙСТВО LANTHANOSUCHIDAE EFREMOV, 1946

Череп короткий, резко уплощенный. Покровные кости крыши черепа с грубой бугорчатой скульптурой. Имеются большие нижние височные ямы, ограниченные сверху глазничной и чешуйчатой костями. Ушной вырезки нет. Теменные кости достигают затылочного края крыши черепа, вклиниваясь между заднетеменными. Таблитчатые кости не соприкасаются с теменными. Надвисочной и межвисочной костей нет. Небо очень широкое, с узкими межптеригоидными ямами, покрытое рядами мелких зубиков. Небных клыков нет. Затылок вертикальный, челюстное сочленение расположено примерно на уровне затылочного. Зубы не имеют лабиринтовой складчатости дентина. В. пермь. Помер (Romer, 1956a) склонен сближать это семейство с парейазаврами.

Lanthanosuchus Efremov, 1946. Тип рода — *L. watsoni* Efremov, 1946; в. пермь (II зона), СССР (Татария). Череп параболический, со сближенными ноздрями, разделенными восходящими отростками предчелюстных костей. Septomaxillare расположена в дне ноздри и образует вырезку для слезного протока. Глазницы слиты с предглазничными ямами, придающими глазницам неправильную форму. Челюстные кости несут направленные вверх и наружу костные выросты. Скуловые, квадратноскуловые, чешуйчатые и таблитчатые кости образуют костные выросты, направленные назад и наружу. Крыловидные кости не соприкасаются друг с другом, и узкие межптеригоидные ямы впереди достигают сошников. Вырезка для челюстной мускулатуры

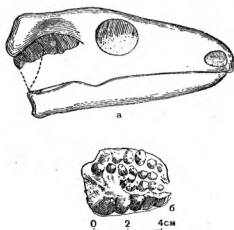


Рис. 122. *Waggoneria knoxensis* Olson.

Череп: а — сбоку; б — нижнечелюстные зубы.
Н. пермь США (Olson, 1951)

короткая, неправильной формы; край крыловидной и наружной крыловидной костей, ограничивающих вырезку спереди, загибается вентрально, образуя хорошо выраженный «фланг». Ряды мелких зубиков расходятся радиально из центра окостенения каждой из костей неба. Мозговая коробка тлохо окостеневает. Сфенэтмонд парный (рис. 121). Один вид.

СЕМЕЙСТВО WAGGONERIIDAE OLSON, 1951

Череп заостренный кпереди, с округлыми глазницами и большими ушными вырезками.

Парасфеноид резко расширен кауд. Нижняя челюсть массивная. Челюстные зубы многочисленные, с уплощенными верхними. Переломные позвонки опистоцельные. Н. пермь. Плохо изучены, отнесены к сеймуриаморфам условно.

Waggoneria Olson, 1951 (рис. 122); ? *Helolectes* Cope, 1881 — оба из н. перми США.

SEYMOURIAMORPHA INCERTAE SEDIS

? *Eosauropetra* Romer, 1930; в. карбон США. ? *Adenoderma* Fritsch, 1877; в. карбон Чехословакии.

ПОДКЛАСС LEPOSPONDYLI. ЛЕПОСПОНДИЛЬНЫЕ

История изучения

В 1860 г. Дюсон (Dawson, 1860) описал из среднекарбовых отложений Канады (Новой Шотландии) мелких наземных позвоночных, названных им микрозаврами. Вместе с нектридиями и аистоподами, впервые описанными Гексли из среднего карбона Ирландии (Huxley, 1867), микрозавры были выделены Циттелем (Zittel, 1890) в особый подотряд — *Lepospondyli*, рассматривающийся им в составе стегоцефалов наряду с подотрядами *Phillospondyli*, *Tempospondyli* и *Stereospondyli*. Богатую фауну лепоспондилльных описал Фрич (Fritsch, 1875—1904) из верхнего карбона Чехословакии. К этой же группе были отнесены многочисленные земноводные, описанные Копом, Кэйзом, Виллестоном и другими авторами из среднего карбона и нижней перми США.

Уотсон (Watson, 1926) на основании особенностей строения позвонков выделил новый отряд — *Adelospondyli*. Стин (Steen, 1938) показала, что аделоспондилльный позвонок sporadически встречается среди типичных микрозавров, и в настоящее время большинство авторов рассматривает аделоспондилльных в составе лепоспондилльных. Наконец, Гадов (Gadow, 1933) отнес к лепоспондилльным современных хвостатых и безногих земноводных. Ромер (Romer, 1945) придал группе ранг подкласса.

В последние годы появились известные сомнения в генетическом единстве подкласса лепоспондилльных. В то время как у типичных лепоспондилльных позвонков образован как гипоцентр, так и плевроцентры, у микрозавров гипоцентры, по-видимому, редуцировались (Steen, 1938). Возможно поэтому, что цельные тела позвонков были приобретены микрозавра-

ми независимо от настоящих лепоспондилльных. Хюне (Huene, 1942—1959) помещает в своей системе микрозавров рядом с сеймуриаморфами, отделяя их тем самым от лепоспондилльных. В настоящем издании микрозавры выделены из состава лепоспондилльных и рассматриваются как группа *incertae sedis*.

Общая характеристика и морфология

Lepospondyli — весьма разнородная группа земноводных, объединяемая на основании общности типа строения позвонков: все они обладают лепоспондилльными позвонками. В состав позвонка лепоспондилльных вошли по-видимому, как гипоцентр, так и плевроцентры (Шмальгаузен, 1958). У лисорофов нервные дуги остаются отделенными от тела позвонка швом, и такие позвонки иногда называют аделоспондилльными (Watson, 1926). Хюне (Huene, 1956) считает аделоспондилльных позвонков резко отличным по составу от типичного лепоспондилльного (псевдоцентрального, как он его называет). Он утверждает, что тело аделоспондилльного позвонка образовано обыкновенной оболочкой хорды, а не производными эмбриональных хрящевых дуг. Однако эта идея слабо аргументируется фактическим материалом, и выделение аделоспондилльного позвонка в особый тип следует считать мало обоснованным.

Лепоспондилльные имеют общие черты и в строении других органов. В их черепе всегда отсутствует межвисочная кость, надвисочная же не соприкасается с заднелобной, так что теменные кости широко соединяются с затылочными. Таблицатые кости часто редуцируются, но когда имеются, то соприкасаются с теменными, так что крыша черепа лепоспон-

дильных построена по ангиостабильному типу, как и у батрахозавров. Ушной вырезки у лепоспондильных нет; собственно у современных их представителей нет барабанной перепонки, слуховая же косточка идет от ушной капсулы в квадратной кости или (по-видимому, вторично) к чешуйчатой. У более примитивных форм (большинство нектридий) предглазничная часть черепа несколько укорочена. Теменное отверстие часто отсутствует. У современных лепоспондильных и у лисорофов парасфеноид крайне расширен и не разделен на мечевидный отросток и тело. Хоаны обычно широко расставлены.

Строение мозговой коробки ископаемых лепоспондильных известно очень плохо. Череп у аистопод был тропиобазальным, у лисорофов же и, по-видимому, нектридий — платибазальным, как и у современных лепоспондильных. Затылочный мыщелок непарный у аистопод и наиболее примитивных лисорофов и парный у большинства нектридий и современных лепоспондильных. Затылочная часть черепа современных лепоспондильных недоразвивается и XII нерв выходит позади черепа. Сфензтмид у аистопод окостеневал весьма полно и широко срастался с ушными капсулами. У современных лепоспондильных сфензтмид распадается на пару глазничноклиновидных костей, а у лисорофов, кроме того, и на пару боковых клиновидных костей (алисфеноидов — Sollas, 1920). В затылочно-ушном отделе мозговой коробки у ископаемых лепоспондильных известны не только боковые и основная затылочная кости, но и верхняя затылочная, а в ушной капсуле, кроме переднеушной кости, развивалась и заднеушная (*Lysorophus*). Современные лепоспондильные утратили верхнюю и основную затылочные и (исключая *Proleidae*) заднюю ушную кости. Нет у современных лепоспондильных и базисфеноида.

Интересной особенностью мозговой коробки современных лепоспондильных является так называемый поролепидный тип строения ее носовой части (рис. 123). Носовые капсулы у них широко расставлены, перегородка между ними очень широкая, с парной ялостью для парной же межносовой железы. Сзади в межносовую перегородку проникает черепная полость, занимаемая передней частью головного мозга. Такой тип носовой части мозговой коробки имели кистеперые рыбы отряда *Rogeriiformes*, и этому признаку придают иногда большое филогенетическое значение, усматривая в нем указание на происхождение лепоспондильных. Строение соответствующей части мозговой коробки у ископаемых лепоспондильных неизвестно (Jarvik, 1942).

Лишь в редких случаях (некоторые примитивные нектридии — *Batrachiderpeton*) небо у лепоспондильных бывает закрытого типа, с широко соединяющимися по средней линии крыловидными костями. Большинство нектридий и все остальные лепоспондильные имеют более или менее выраженные межптеригонидные ямы. У лисорофов и современных лепоспондильных строение неба сильно модифицировано резким расширением парасфеноида,

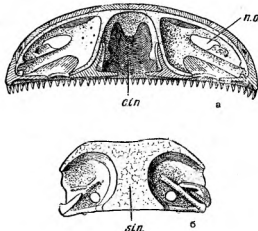


Рис. 123. Схема поперечного разреза черепа обонятельную область черепа:
а — лепоспондильных (Urodela), б — акисидондильных (Amphibia)
с.п. — межносовая перегородка, п. б. — позвисток,
с.п. — межносовая перегородка (по Jarvik, 1942)

в той или иной степени вытесняющим межптеригонидные ямы. У лисорофов и некоторых хвостатых (*Proteidae*) крыловидные кости более или менее тесно прилегают к краям парасфеноида, так что сохраняются только шелевидные межптеригонидные ямы. У других современных хвостатых и у червяг картина осложнена резким укорочением крыловидных костей; последние разделены от области базиптеригонидного сочленения резко кнаружи и у большинства хвостатых оканчиваются вперед свободно. У основной группы хвостатых (*Salamandroidea*) небные кости дают длинные и покрытые зубами задние отростки, проходящие вдоль краев парасфеноида, внутри от крыловидных костей.

С этими преобразованиями неба тесно связано изменение механики челюстного аппарата. У лисорофов и большинства современных лепоспондильных квадратноскуловые кости утрачены, челюстные кости оканчиваются сзади свободно и давление со стороны верхней челюсти передается на мозговую коробку не

через квадратные кости, а через широкие сошники и парасфеноид.

Базиптеригоидное сочленение, подвижное у примитивных нектрий и аистопод, становится неподвижным у остальных лепоспондилных. Ход преобразований в нем у нектрий очень схож с преобразованиями этого сочленения у лабиринтодентов; при этом интересно, что у некоторых нектрий шовное соединение крыловидных костей с мозговой коробкой разрасталось назад, как и у стереоспондилных, и включало боковые затылочные кости (*Diplocaulus*). Строение остальных сочленений небноквадратного хряща у ископаемых лепоспондилных не известно, за исключением наличия окостеневающей верхней крыловидной кости с широким восходящим отростком у аистопод (*Phlegethontia*). У современных лепоспондилных передний конец небноквадратного хряща сохраняется лишь у наиболее примитивных хвостатых; исчезает также и восходящий отросток.

Зубы у лепоспондилных нелабиринтовые, с обширной полостью пульпы; складчатость дентина в них если и выражена, то незначительно. Клыков на небе, столь характерных для лабиринтодентов, у лепоспондилных не бывает, но продольный ряд зубов на сошниках, небных и наружных крыловидных костях и шагреневых мелких зубиков на небе часто бывают развиты. В нижней челюсти бывает не более одной венозной кости. Желобки органов боковой линии на костях слабо выражены или отсутствуют даже у вполне водных форм и обычно становятся менее заметными с возрастом; это указывает на некоторое ослабление связи сейсмо-сенсорных органов с покровными костями.

Строение крыши черепа у большинства лепоспондилных сильно видоизменяется. Только нектриды имеют полный набор покровных костей (исключая межвисочную), у остальных же число их обычно сильно уменьшено. У аистопод и червяг образуется большое височное окно снаружи от теменной кости; правда, у червяг оно вторично перекрывается разросшейся чешуйчатой костью, а у части аистопод (*Ophiderpeton*) закрыто мозаикой мелких косточек. У лисорофов и хвостатых височное окно широко сливается с глазницей в результате утраты заглазничной кости. Редукция окологлазничных костей вообще весьма характерна для хвостатых и лисорофов; в типичных случаях из пяти окологлазничных костей у них сохраняется лишь предлобная. На небе для лисорофов, хвостатых и червяг характерна утрата наружной крыловидной кости. Сошники у лепоспондилных обычно соединяются

с челюстными костями впереди хоан, оттесняя предчелюстные кости от края последних.

Позвонки у большинства лепоспондилных амфицельные, и только для большинства хвостатых характерны опистоцельные позвонки. Ребра двухголовчатые и сравнительно длинные. В некоторых случаях (нектриды) развиваются дополнительные сочленения между позвонками, представленные зигосфенами и зигантрами. У червяг в поясничной области образуются сочленения между парапофизами и гиалапофизами смежных позвонков. В некоторых случаях (*Diplocaulus*) кораконд окостеневает самостоятельно, а в плечевой кости появляется энтепикондиллярное отверстие. Межключица может иметь длинный, направленный назад отросток. У современных хвостатых покровные кости плечевого пояса утрачены. Грудина никогда не окостеневает.

Передние конечности у некоторых форм пятипалые, но чаще — четырехпалые, задние — обычно пятипалые. Конечности угреливидных хвостатых редуцируются; у *Amphiuma* число пальцев в них уменьшается до двух — трех, у *Siren* задние конечности утрачены, а у аистопод и современных червяг полностью утрачены как задние, так и передние конечности. У нектрий, аистопод и современных червяг в коже сохраняются костные чешуйки; у нектрий иногда развивались панцирные щитки на спине, которые в одном случае (*Diceratosaurus*) срастались с отростками позвонков.

Принципы систематики

Лепоспондилные разделяются на пять четко ограниченных отрядов: Nectridia, Aistopoda, Lysorophia, Caudata, или Urodela, и Apoda. Разделение на отряды основывается на таких признаках, как платибазальность или платибазальность черепа, наличие или отсутствие височных окон в черепе, строение позвонков, сохранение или утрата парных конечностей. Только нектриды сохранили целую крышу черепа. Кроме того, нектриды характеризуются сильно удлиненными и расширенными остистыми и гемальными отростками позвонков; череп у нектрий, по-видимому, платибазальный. Аистоподы и червяги утратили парные конечности, причем червяги отличаются платибазальней черепом, разрастанием чешуйчатой кости, вторично перекрывающей височное окно, недоразвитием затылочной части черепа, редукцией глаз и рожком образом жизни. Хвостатые и лисорофы обладают платибазальным черепом с височным окном, широко сливающимся с глазницей; парасфеноид у них крайне расширен, число окологлазничных ко-

стей резко уменьшено. Отличаются хвостатые от лисорофов укорочением затылочной части черепа, редукцией окостенений мозговой коробки, парностью затылочного мыщелка и срастанием невральных дуг с телами позвонков.

Историческое развитие

Настоящие лепоспондилы появляются впервые в среднем карбоне З. Европы (нектриды, аистоподы) и С. Америки (нектриды, аистоподы, лисорофы). Представителей семейства *Adelogyridae*, описанных из нижнего карбона Шотландии, относят иногда к нектридиям (Huene, 1956b) или к лисорофам (Watson, 1926), но, по-видимому, правильнее сблизить их с микрозаврами, как это делает Ромер (Romer, 1945, 1950).

Родственные взаимоотношения между всеми тремя ископаемыми отрядами лепоспондилых остаются совершенно неясными. Из них только лисорофы пережили палеозой (один их представитель — *Lysoroccephalus* — известен из верхнего триаса США). Нектриды и аистоподы вымерли к началу позднепермского времени. Хвостатые, по-видимому, родственные лисорофам, известны с поздней юры. Червяги вообще до сих пор не встречены в ископаемом состоянии.

Все бесспорные остатки палеозойских лепоспондилых известны лишь из немногих местонахождений З. Европы и С. Америки. Современные хвостатые распространены в умеренной зоне Северного полушария, и лишь немногие из них проникают в Ю. Америку. Червяги заселяют тропическую зону Африки, Азии, Центр. и Ю. Америки.

Происхождение лепоспондилых остается неясным. Среди известных земноводных их предками могли быть лишь ихтиостеги (Westoll, 1942; Romer, 1947). Представители обеих групп не имеют межвисочной кости, теменные кости у них широко соприкасаются с заглазничными, отделиая надвисочную от заднеглазничной; ребра их были двухчленистыми. Позвонки ихтиостег также могли быть исходными для позвонков лепоспондилых; однако ихтиостеги обладали ушной вырезкой, а таблитчатые кости у них не соприкасались с теменными. Это делает преждевременными утверждения о непосредственной генетической преемственности лепоспондилых и известных ихтиостег. А. П. Быстров (1957a) и И. И. Шмальгаузен (1958) склонны искать предков лепоспондилых среди эмболомерных земноводных.

Иногда допускают (Jarvik, 1942, 1955, 1960;

Huene, 1944—1959), что предками лепоспондилых могли быть кистеперые рыбы отряда *Porolepidiformes*. Тем самым допускается возможность происхождения лепоспондилых независимо от лабиринтодонтов («настоящих» земноводных), выводимых от кистеперых отряда *Osteolepidiformes*. Хотя взгляд этот подкрепляется, по существу, лишь некоторыми особенностями строения передней части мозговой коробки современных лепоспондилых, у которых она поролепидидного типа, он получил за последние годы известное распространение (Nielsen, 1954; Kuhn, 1959). Однако недавно были получены данные, говорящие об отсутствии четкого разграничения в строении рыла между кистеперыми отрядами *Osteolepidiformes* и *Porolepidiformes*, что значительно подрывает взгляды Ярвика (Воробьева, 1962).

Известное хождение в литературе имеют и взгляды, по которым лепоспондилые происходят от двоякодышащих рыб (Säve-Söderbergh, 1934; Holmgren, 1934, 1949; Lehman, 1956). Предположения эти не имеют большого фактического обоснования, и главной причиной их выдвигания служит резкая обособленность лепоспондилых от лабиринтодонтов.

Среди лепоспондилых только лисорофы, пожалуй, могли быть предками современных хвостатых. Обе группы сближают наличие височной ямы, широко сообщавшейся с глазницей, редукция окологлазничных костей, строение неба с крайне расширенным парасфеноидом, а также положение слуховой косточки, которая и у лисорофов направлена, видимо, от ушной капсулы к чешуйчатой кости. Нередко лисорофов относят даже к хвостатым (Herre, 1935; Huene, 1956b), хотя морфологические различия между обеими группами все же остаются значительными (непарность затылочного мыщелка у лисорофов, редукция затылочной части черепа у хвостатых, сохранение у лисорофов латеросфеноидов и др.). Ромер (Romer, 1950) сближает лисорофов с микрозаврами, однако это малоправдоподобно.

Лисорофы могли быть предками и червяг. Главные отличия между ними связаны с приспособлением червяг к роющему образу жизни, сопряженному с утратой парных конечностей, с редукцией глаз, разрастанием покровных костей черепа с замыканием височной ямы и др. Особенно сближает обе группы наличие капла, образованного нисходящим отростком предлобной и восходящим отростком челюстной костей. У червяг в этом канале помещается шупальце, являющееся важным

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛЕПОСПОНДИЛЬНЫХ

Систематические группы	Карбо			Пермь			Триас			Юра			Мел		Третичный		Четвертичный
	ниж- ний	сред- ний	верх- ний	ниж- няя	верх- няя	ниж- ний	сред- ний	верх- ний	ниж- няя	сред- няя	верх- няя	ниж- няя	верх- няя	ниж- няя	пале- оген	неоген	плей- сто- цен
NECTRIDIA																	
Urocordylidae																	
Keraterpetontidae																	
AISTOPODA																	
Ophiderpetontidae																	
Phlegetontiidae																	
LYSOROPHIA																	
Lysorophidae																	
Lysorocephalidae																	
URODELA																	
CRYPTOBRANCHIOIDEI																	
Hynobiidae																	
Cryptobranchidae																	
MEANTES																	
Sirenidae																	
AMBYSTOMATOIDEI																	
Ambystomatidae																	
SALAMANDROIDEI																	
Salamandridae																	
Amphiumidae																	
Plethodontidae																	
Batrachosauroididae																	
PROTEIDA																	
Proteidae																	
APODA																	
Caeciliidae																	

чувствующим органом. Учитывая сходство лисорофов с червягами и по строению чеба, родство обеих групп следует считать очень вероятным.

Экология и тафonomia

За немногими исключениями, палеозойские лепоспондилы известны лишь из паралических угленосных толщ карбона и нижнепермских красноцветов З. Европы и С. Америки. Карбоновые местонахождения, как правило, представляют собой линзы, залегающие в кровле или подошве угленосных слоев и образовавшиеся на месте изолированных озер или временных русел пресных вод, затоплявших область углеобразования. Карбоновые лепоспондилы

представлены главным образом обитателями озер, болот и заболоченных лесных массивов. Обычно сохраняются целые скелеты, но сохранность костей бывает плохой, — они обуглены и сплюснены. Большой интерес представляет местонахождение среднекарбоновых микрозавров и других земноводных в Ю. Джоггинсе (Новая Шотландия), где животные захоронены в стволах ситгиларий. Вероятно, в затопленных ранее стволах сгнила сердцевина, при обмелении водоема стволы вышли на поверхность воды и оказались естественными ловушками для его обитателей.

Основные местонахождения пермских лепоспондилых приурочены к красным слоям США. Линзы костеносных пород обычно не-

значительны по мощности, но распространяются на различные стратиграфические уровни. Большая часть местонахождений образовалась при некотором переносе трупов, но отдельные скопления образовались на месте при пересыхании небольших водоемов. Помимо водных форм, в фауне красных слоев встречаются разнообразнейшие микроразгры более или менее наземного облика (*Ostodolepis*). Кости лепоспондильных красных слоев обычно хорошей сохранности, но покрыты трудно отделяемыми натеками железняка.

Поддавливающее большинство ископаемых хвостатых обнаружено в осадках заболоченных водоемов З. Европы и США.

Экологически лепоспондильные весьма разнообразны. Подавляющее большинство их насекомоядные (животноядные) формы. Среди микроразгры имелись и отдельные специализированные моллюскоядные формы с давящими зубами (*Pantylus*).

Большинство нектридий — водные формы с длинным хвостом и непарной плавающей складкой, поддерживаемой расширенными и удлинненными остистыми и гемальными отростками. Выделяется группа «рогатых» форм с выростами на задних краях черепа. У *Diplocaulus* — донной формы с резко уплощенным черепом и направленными вверх глазами «рога» по длине не уступают основной части черепа. И. А. Ефремов (1954) предполагает, что *Diplocaulus*, лежа на дне, опирался «рогами» о субстрат и приподнимал голову, после чего становилось возможным открывание рта. У карбонového *Diceratosaurus* тело было сильно укорочено и покрыто сверху рядом костных пластинок, а хвост был бичевидным.

Лисорофы — угревидные формы с хорошо окостеневшими жаберными дугами и, возможно, пожизненно сохранившимся жаберным дыханием.

Аистоподы — безногие формы с большими глазами, височными ямами и тонкой нижней челюстью. Раньше обычно считали, что аистоподы были специализированными водными животными, сходными с современными угревидными хвостатыми типа *Siren*. Фрич

(Fritsch, 1875—1901) предполагал даже, что у *Dolichosoma* пожизненно сохранялись наружные жабры. Однако, по данным Дж. Грегори (J. Gregory, 1948), аистоподы были наземными животными, аналогичными современным землям; в пользу этого говорит, в частности, округлая (а не уплощенная с боков) форма хвоста аистопод.

Наиболее разнородную группу лепоспондильных образуют современные хвостатые, среди которых имеются неотенические водные формы, пещерные, донные угревидные, наземные и даже древесные (некоторые безлегочные саламандры). Червяги перешли к роющему образу жизни и в связи с этим утратили глаза.

Биологическое и геологическое значение

Микроразгры, обычно относимые к лепоспондильным, представляют большой теоретический интерес в связи с вопросом о происхождении пресмыкающихся. Остеологически микроразгры во многих отношениях сходны с капториниформными котилозаврами, и некоторые авторы (Moodie, 1912; Westoll, 1942; Olson, 1947; Татаринцов, 1958, 1959; Vaughn, 1962) склоняются к мысли о непосредственной генетической преемственности обеих групп. Микроразгры стоят ближе к капториниформам, чем сеймуриаморфы, по строению затылочной кости черепа и ушной области. Хотя типичные микроразгры отличаются от капторинид несколько удлиненным туловищем, отсутствием типичных брюшных ребер, меньшим числом фаланг, исчезновением с крыши черепа таблитчатых костей и менее расширенными остистыми отростками, провести четкие грани между обеими группами крайне трудно.

Адаптации многих лепоспондильных (*Diplocaulus*, червяги) уникальны. Все лепоспондильные связаны с пресноводными отложениями. Некоторые из этих животных имеют большое стратиграфическое значение. Так, *Diplocaulus* служит руководящим ископаемым нижнепермского отдела США. Весьма обильны в красных слоях США и лисорофы, появившиеся, правда, уже в среднем карбоне.

ОТРЯД NECTRIDIA. НЕКТРИДИИ

Средней величины и крупные водные лепоспондильные с полной крышей черепа и резко расширенными и удлинненными остистыми и гемальными отростками хвостовых позвонков; в типичных случаях так же преобразованы и остистые отростки спинных позвонков

(рис. 124). Череп с парным затылочным мыщелком, по-видимому, платибазальный. Окостенения мозговой коробки плохо известны. Предглазничная часть черепа в большинстве случаев несколько укороченная; глазницы маленькие, округлые; темное отверстие, за

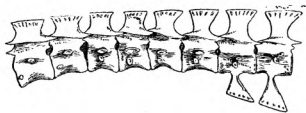


Рис. 124. Задние туловищные и передние хвостовые позвонки *Urocordylus scalaris* Fritsch (Steen, 1938).

редкими исключениями, развито. Надвисочная кость обычно редуцирована или отсутствует, но височных окон никогда не образуется. Таблитчатые кости, соприкасающиеся с теменными, зачастую резко разрастаются, образуя выступающие назад выросты («рога»). У *Scincosaurus* таблитчатые и заднетеменные кости утрачены. У наиболее примитивных нектридий (*Batrachiderpeton*) небо закрытое, с подвижным базиптеригондным сочленением; обычно же имеются более или менее развитые межптеригондные ямы. Интересно, что у специализированных нектридий, как и у прогрессивных лабиринтодонт, подвижное базиптеригондное сочленение замещается шовным соединением крыловидных костей с парасфеноидом, причем область соединения крыловидных костей с мозговой коробкой, разрастаясь назад, может включать и боковые затылочные кости (*Diplocaulus*). Сошник обычно соединяется с челюстными костями впереди хоан. Челюстное сочленение в большинстве случаев находится на одном уровне с затылочным, реже оно перемещается далеко вперед от него. Зубы конические, с заостренными вершинками; как правило, зубы развиты и на небе. Туловищных позвонков 13—30, в том числе одна крестцовый, хвостовых, как правило, более 50, реже число их уменьшено до 30—40. Предполагают, что расширенные остистые и гемальные отростки позвонков поддерживали плавниковую складку. По крайней мере хвостовые позвонки с зигосфенами и зигантрами. В передней части тела головки ребер часто прикрепляются между телами позвонков, далее назад они смещаются на передний край позвонков. Парные конечности слабые; передние — четырехпалые, как исключение, пятипалые, задние — пятипалые. Формула Фаланг: 2,3,3,3,2. Иногда коракоид обособлен от лопатки, а в плечевой кости имеется энтипикондлярное отверстие. У донных форм ключица и межключица расширены. Подвздошная кость направлена вверх. Кисть и стопа относительно длинные. Брюхо

часто покрыто панцирем из отдельных чешуек, на спине иногда развит продольный ряд костных пластинок, связанных с остистыми отростками позвонков (*Diceratosaurus*). Ср. карбон и н. пермь. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО UROCORDYLIDAE LYDEKKER, 1869

Некрупные нектридии с резко удлиненным хвостом, сплюснутым с боков. Череп сравнительно высокий, «рогов» не бывает, но у старых особей заднебоковые края черепа иногда несколько разрастаются назад. В изученных случаях базиптеригондное сочленение подвижное, межптеригондные ямы маленькие, мечевидный отросток парасфеноида узкий. Глаза сравнительно крупные, широко раздвинутые, расположены относительно далеко от переднего конца черепа. Теменное отверстие находится в передней половине теменных костей. Лобная кость никогда не достигает глазницы, челюстная окаймляет ее снизу. Всегда имеется кольцо склеротики из 10—20 косточек. Основная затылочная кость развита, эпиптеригонд окостеневает. Иногда сохраняется надвисочная кость. Челюстное сочленение всегда расположено примерно на уровне затылочного, зубы длинные, заостренные, небо покрыто шатреной из мелких зубчиков. Остистые и гемальные отростки всех позвонков (за возможным исключением спинных позвонков *Saurauus*) значительно удлинены, расширены и зазубрены на конце. Туловищных позвонков 25—30, хвостовых 50—80, в редких случаях число их понижается до 30 (*Lepterpeton*). В изученных случаях коракоид не обособлен от лопатки, межключица несколько расширена и удлинена назад. Подвздошная кость направлена вверх, лобковая окостеневает. На брюхе развит панцирь из отдельных чешуек. Желобки боковой линии на костях крыши черепа только намечены или незаметны. Ср. карбон — н. пермь.

Ромер (Romer, 1945) выделяет из этого семейства роды *Lepterpeton* и *Saurauus*, отличающиеся относительно коротким хвостом, в особое семейство Lepterpentidae.

Urocordylus Huxley, 1867 (= *Saurolepura* Cope, 1868; = *Oestocephalus* Cope, 1868; = *Ptyonius* Cope, 1874; = *Hyphasma* Cope, 1875; = *Ctenerpeton* Cope, 1887). Тип рода — *Urocordylus wandesfordi* Huxley, 1867; ср. карбон, Шотландия. Угревидные формы с сильно удлиненным черепом и длинным хвостом; размеры достигают 20 см и более, из них на голову приходится менее 3 см, на туловище — более 7 см и на хвост — свыше 10 см. Глазницы расположены в передней половине черепа и

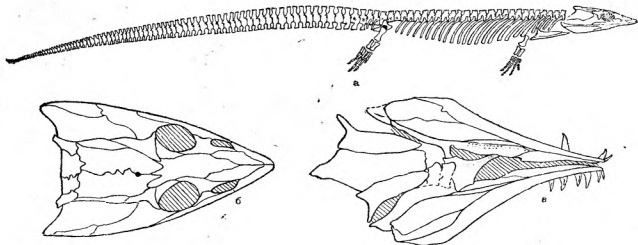


Рис. 125. *Urocordylus scalaris* Fritsch:

а — реконструкция (×1,0); череп: б — сверху (×2,7); в — снизу (×1,2). В. карбон Чехословакии (Steen, 1938)

несколько сближены по его дорсальной поверхности, предносовая часть черепа несколько удлинена и заостряется кпереди, теменное отверстие лежит у переднего края теменных костей, лобная кость непарная. Между теменной и чешуйчатой костями сохраняется длинная и узкая надвисочная кость, задний край крыши черепа образован таблитчатыми и заднетеменными костями. Заглазничная кость с длинным нижним отростком, вклинивающимся в скуловую кость. Между носовыми костями иногда имеется длинная, узкая фонтанель. Зубы длинные, конические, заостренные и слегка изогнутые назад; сошниковые, небные и крыловидные кости и парасфеноид усеяны шагренюю мелких зубиков. Туловищных позвонков около 30, хвостовых — около 80. Конечности очень слабые, плечевая кость без энтопикондиллярного отверстия. У молодых форм остистые и гемальные отростки позвонков значительно короче и не забугрены, тела позвонков неполные в передне-нижнем углу. С возрастом глаза относительно уменьшаются, а чешуйчатые кости совместно с таблитчатыми образуют слабые выросты — «рога» (рис. 125). Около 10 видов. Ср. карбон 3. Европы и С. Америки, в. карбон 3. Европы.

Хюне (Huene, 19566) считает роды *Urocordylus* Huxley, 1867 (= *Oestocephalus* Cope, 1868), *Sauropleuria* Cope, 1868 (= *Ptyonius* Cope, 1874; = *Hyphasma* Cope, 1875) и *Ctenrpeton* Cope, 1887 — самостоятельными. Последний род он относит к сем. Lysorophidae.

Scincosaurus Fritsch, 1875. Тип рода — *S. crassum* Fritsch, 1875; в. карбон, 3. Европа (Чехословакия). Тритонообразные формы с

укороченным черепом и длинным хвостом; размеры достигают 20—25 см, из них на хвост приходится более половины. Череп параболический; глазницы расположены в его средней части; ноздри почти терминальные; теменное отверстие лежит в передней части теменных костей; заднетеменные, надвисочные и таблитчатые кости утрачены. Лобные и носовые кости укороченные, прямоугольные. Межптеригоидные ямы сравнительно широкие. Базиптеригоидное сочленение подвижное. Челюстное сочленение лежит слегка впереди затылочного. Зубы конические, небные зубы неизвестны. Туловищных позвонков 26, хвостовых — около 60. В туловищных позвонках зигосфены и зигантры не развиты. Остистые и гемальные отростки идут вдоль всей длины позвонка. Плечевая кость с энтопикондиллярным отверстием. Передняя конечность с четырьмя пальцами. Формула фаланг: 2, 3, 4, 3, 2 (2, 3, 3, 2) (рис. 126). Один вид.

Lepterpeton Huxley, 1867; ср. карбон Ирландии. *Sauravus* Thevenin, 1906; в. карбон Франции. *Crossotelos* Case, 1911; н. пермь США. Ромер (Romer, 1945) относит род *Scincosaurus* к сем. Keraterpetontidae. Хюне (Huene, 19566) относит к сем. Keraterpetontidae под *Crossotelos* и сближает его с родом *Diplacaulus*.

СЕМЕЙСТВО KERATERPETONTIDAE BROILI, 1905

Как правило, донные формы с широким, уплощенным черепом, задние края которого, образованные таблитчатыми костями, сильно разрастаются, образуя более или менее длинные «рога», направленные назад и в стороны.



Рис. 126. *Scincosaurus crassus* Fritsch:

а — реконструкция ($\times 1/2$); б — череп «сверху» ($\times 3$).
В. карбон Чехословакии (Steen, 1938)

Базиптеригиальное сочленение обычно неподвижное, межптеригиальные ямы большие, челюстное сочленение отнесено вперед от затылочного; у наиболее примитивных форм базиптеригиальное сочленение подвижное, а межптеригиальных ям нет. Глаза маленькие, отнесены далеко вперед и зачастую сближены по дорсальной поверхности черепа; кольцо склеротики неизвестно, теменное отверстие расположено у переднего края теменных костей. Надвисочной кости нет, и ее место занимает разрастающаяся чешуйчатая кость, широко соприкасающаяся с теменной костью. Наружной крыловидной кости обычно нет. Зубы острые, конические; на сошниковых и небных костях развит ряд зубов, параллельный верхнечелюстному; иногда на этих костях имеются и дополнительные ряды зубов; на парасфеноиде зубов иногда не бывает. Туловищный отдел позвоночника укорочен и насчитывает не более 30 позвонков, хвостовых позвонков от 50 до 100. У более уплощенных форм остистые отростки туловищных позвонков понижаются, а хвост становится бичевидным. Парные конечности слабые, ключицы и межключица расширены, килеобразный Т-образный, лобковая кость окостеневает. Брюшной панцирь плохо развит или отсутствует. Желобки боковой линии на костях только намечены или отсутствуют. Ср. карбон — н. пермь.

Bartrachiderpeton Hancock et Atthey, 1871. Тип рода — *B. lineatus* Hancock et Atthey, 1871; ср. карбон, Шотландия. Длина черепа достигает 4 см. Череп высокий, с ребристой скульптурой, сравнительно крупными, широко расставленными овальными глазницами и длинными, направленными назад и слегка наружу «рогами», достигающими 0,75 длины черепа по срединной линии. Расстояние между глазницами превышает расстояние между ноздрями, лобные кости не достигают края глазниц, слезные кости маленькие и не соприкасаются с глазницами. В образовании «рогов» участвуют задние концы чешуйчатых костей; снизу рога поддерживаются заднеушными костями. От края заднетеменных костей

отходят небольшие, направленные назад отростки. Базиптеригиальное сочленение подвижное, крыловидные кости широко соприкасаются друг с другом по средней линии, межптеригиальные ямы отсутствуют, мечевидный отросток парасфеноида короткий. Имеется основная затылочная кость. Небные кости с продольным рядом зубов, параллельным челюстному; на сошниках по три зуба, образующих поперечный

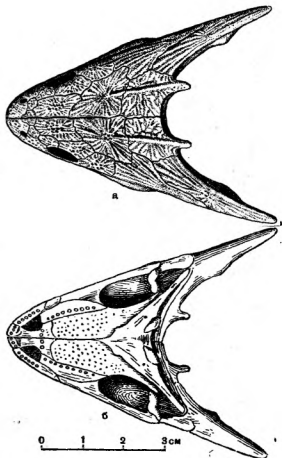


Рис. 127. *Bartrachiderpeton lineatum* Hancock et Atthey.

Череп: а — сверху, б — снизу. Карбон Шотландии
(а — Быстров, 1935; б — Ahel, 1919)

ряд. Предчелюстные кости с тремя зубами каждая. Расширенные передние отростки крыловидных костей покрыты шагренью из мелких зубчиков. Нижняя челюсть с коротким заосоленовным отростком, сочленовная кость мала, пластинчатая участвует в симфизе, венечная кость с зубами. Ключицы и межключица расширены, клейтрум Т-образный. Желобков боковой линии на черепе нет (рис. 127). Один вид.

Возможно, сюда же следует относить и форму из ср. карбона Шотландии, описанную под названием *Urocordylus reticulatus* Hancock et M'hey, 1869.

Diceratosaurus Jaekel, 1903 (? = *Eoserpent* Moodie, 1909). Тип рода — *Ceratorpeton punctolineatum* Cope, 1875; ср. карбон, США (Огайо). Средней величины животные с направленными прямо назад «рогами», резко укороченным туловищем, покрытым непарным спинным рядом щитков, и длинным бичевидным хвостом. Череп с ямчато-радиальной скульптурой, почти терминальными ноздрями и обращенными вверх округлыми глазницами; длина черепа 4 см. Предглазничная часть че-

репа составляет менее 0,2 его общей длины по медиодорсальной линии; расстояние между ноздрями равно межглазничному. Чешуйчатая кость срастается с табличчатой. Внутри от «рогов» табличчатые кости образуют маленькие, направленные назад и внутрь выросты. Базилптеригоидное сочленение неподвижное, межптеригоидные ямы умеренной величины, крыловидные кости соединяются швом с боковыми затылочными. Имеется наружная крыловидная кость. Челюстное соединение расположено немного впереди затылочного. На предчелюстных костях семь зубов, на че-

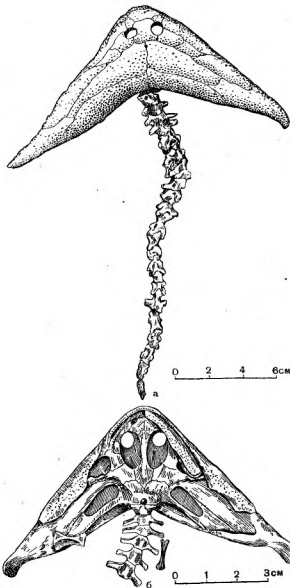


Рис. 129. *Diplecaulus magnirostris* Cope:

а — скелет сверху, б — череп снизу. Н. пермь США (а — Case, 1919; б — Goodrich, 1930)

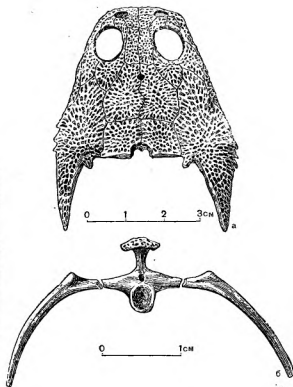


Рис. 128. *Diceratosaurus punctolineatum* (Cope):

а — череп сверху; б — туловищный позвонок с ребрами спереди. В. карбон США (Jaekel, 1903)

люстных — четыре; небные зубы развиты на сошниках, небных и наружных крыловидных костях. Сошники соединяются с челюстными костями впереди хоан. Туловище укороченное; туловищных позвонков 13, из них два описаны как шейные; хвостовых позвонков около 100. Остистые отростки сращены с пластинками спинного панциря; в туловищных позвонках остистые отростки очень высокие. Ребра одноголовчатые. Ключица и межключица расширены. Передняя конечность пятипалая. Форма фаланг: 3, 4, 4, 4, 4 (рис. 128). Один — два вида. Ср. карбон США.

Diplocaulus Cope, 1877 (= *Platyops* Williston, 1908; = *Permoplatyops* Kuhn, 1938). Тип рода — *Diplocaulus magnicornis* Cope, 1877; н. пермь, США (Иллинойс). Сравнительно крупные (ширина черепа до 34 см) животные, с огромными, направленными назад и кнаружи «рогами», коротким туловищем и слабыми парными конечностями; хвост неизвестен. Череп резко уплощенный, с ямчатой скульптурой, терминальными ноздрями и резко сдвинутыми вперед и сближенными дорсально маленькими округлыми глазницами. Предглазничная часть черепа не превышает 20% его общей длины, расстояние между ноздрями превышает расстояние между глазницами. В образовании

«рогов» участвуют не только таблитчатые, но и прилежащие части заднечелюстных, теменных и чешуйчатых костей; снизу «рога» поддерживаются разросшимися заднеушными костями. «Рога» резко увеличиваются с возрастом, и у старых особей их длина превышает длину черепа. Базиптеригонидное сочленение неподвижное, крыловидные кости соединяются швом с парасфеноидом и боковыми затылочными; мечевидный отросток парасфеноида широкий. Челюстное сочленение расположено на мамоге впереди затылочного, основной затылочной кости нет, самостоятельных носовых костей нет, лобные кости достигают края глазницы, слезные кости маленькие и не соприкасаются с глазницей. На предчелюстных костях по четыре зуба, на сошниковых и небных костях по ряду зубов, параллельному челюстному. Туловищных позвонков 17, их остистые отростки низкие, широкие. Гемальные отростки остаются сравнительно высокими. Коракоид обособлен от лопатки, плечевая кость с энтепикондильярным отверстием. Следов боковой линии и туловищного панциря не обнаружено (рис. 129). Два вида. В. карбон — н. пермь США.

Keraterpeton Huxley, 1867; ср. карбон 3. Европы, *Diploceraspis* Romer, 1952; н. пермь С. Америки.

ОТРЯД AISTOPODA. АИСТОПОДЫ

Как правило, некрупные змеевидные формы с редуцированными окостенениями в височной части черепа и полностью утраченными парными конечностями (рис. 130); лишь для одной формы (*Ophiderpeton amphiuminus*) описаны остатки плечевого пояса (Steen, 1931). Затылочная часть черепа не укорочена, и XII нерв выходит через отверстие в боковой затылочной кости. Череп длинный, узкий. Мозговая коробка полно окостеневает, сфензтмод сливается с расширенными слуховыми капсулами. Парасфеноид с длинным и узким рг. *cultriformis*, межптеригонидные ямы малы. В изученных случаях (*Phlegethonia*) череп тропиобазальный. Затылочный мышцелок непарный, верхняя крыловидная кость образует восходящий отросток небноквадратного хряща. Лобные кости достигают верхнего края глазниц. Челюстное сочленение расположено впереди затылочного, засочленованный отросток короткий. Имеется склеротическое кольцо из 15—20 чотечек. Позвонков до 100 и более, хвостовой отдел укорочен и состоит не более чем из 25 позвонков; невральные дуги широкие, отходят по всей длине позвонка; остистые отростки не развиты попе-

речные отростки массивные. Иногда на позвонках описывают дополнительные суставные отростки. Ребра двухголовчатые, длинные и тонкие, часто с длинными крючковидными

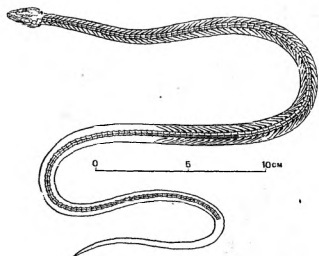


Рис. 130. *Dolichosoma longissimum* Fritsch.
Реконструкция. В. карбон Чехословакия (Fritsch, 1883)

отростками. На брюхе всегда развит панцирь из удлиненных чешуек, на спине часто имеются овальные чешуйки. Желобков боковой линии на костях черепа нет. Ср. карбон — н. пермь. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО ORNIDERPETONTIDAE ABEL, 1919

Сравнительно крупные (50—100 см и более) аистоподы с мозаикой мелких косточек, замещающей кости височной и щечной областей черепа, и маленькими глазницами. Крыша черепа образована тремя парными костями, средняя пара длиннее передней и задней вместе взятых и пронизана посредине теменным отверстием; возможно, средняя пара, гомологизируемая обычно с лобными костями, соответствует сросшимся лобным и теменным, а задняя — заднетеменным костям. От края глазницы к носдре идет одна кость, гомологизируемая со слезной. Имеются надвисочные и таблитчатые кости; последние не соприкасаются с костями, несущими теменное отверстие. Челюстное сочленение расположено у заднего края черепа; нижняя челюсть массивная, зубы цилиндрические. В одном случае описаны остатки плечевого пояса. Позвонки с зигосфенами и зигантрами. Ребра сравнительно короткие и прямые, с расширенным проксимальным концом и отходящим от его переднего края сильным крючковидным отростком. Тело с брюшной стороны покрыто сильными, развитым панцирем из удлиненных чешуек; на спине имеются отдельные округлые чешуйки. Ср. карбон — н. пермь.

Ophiderpeton Huxley, 1867 (= *Thyrsideum* Cope, 1875; ? = *Steenosaurus* Kuhn, 1938). Тип рода — *Ophiderpeton brownriggii* Huxley, 1867; ср. карбон, Ирландия. Череп сравнительно широкий; передний конец его закруглен; высота нижней челюсти достигает почти половины высоты нейрокrania. Покровные кости крыши черепа со слабой скульптурой. Между таблитчатыми и заднетеменными костями вклиниваются маленькие треугольные косточки; щечная область сзади ограничена вертикально стоящей чешуйчатой костью. Засочлененный отросток тупо поднимается позади квадратной кости. Зубы сгруппированы попарно. Тела позвонков с ventральным гребнем, расширены по концам; поперечные отростки широкие, отходят от передней половины невральной дуги. Ребра заострены на конце, бугорки ребер уплощены (рис. 131). Около 10 видов. Ср. карбон США и З. Европы. В. карбон (? н. пермь) 3. Европы.

? *Palaeosiren* Geinitz, 1864; н. пермь Германии.

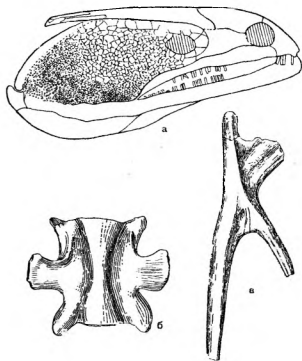


Рис. 131. *Ophiderpeton* Hancock et Atthey:

а — череп *O. amphiumus* Cope (×2). Ср. карбон США; б — позвонки, в — ребро *O. granulatum* Fritsch (×12). В: карбон Чехословакия (а — Steen, 1934; б, в — Dechaseaux, 1955)

СЕМЕЙСТВО PHLEGETHONTIDAE COPE, 1875

(= *Dolichosomatidae* Lydekker, 1889)

Сравнительно мелкие (до 30 см) аистоподы с тропи базальным черепом, большой височной ямой, ограниченной снизу чешуйчатой и квадратноскуловой костями и отделенной от глазницы заднелобной и скуловой костями, и с большими глазницами. Крыша черепа образована непарными носовой и лобной костями, лежащая позади часть черепа окостеневает одной костью. Теменное отверстие нет. Межглазничная перегородка окостеневает; слуховой отдел черепа резко расширен; базисфеноидные бугры сильно выражены. Парасфеноид с длинным и узким рг. *cultriformis*; межтеригонидные ямы узкие; базиптеригонидное сочленение подвижное; верхняя крыловидная кость образует широкий восходящий отросток. Челюстное сочленение находится на уровне переднего края слуховой капсулы; нижняя челюсть тонкая; зубы конические, острые; сошниковых зубов нет. Затылочный мыщелок непарный; над ним имеется ямка для хорды. Позвонки с ventральным гребнем; невральные дуги, высокие на передних позвонках, резко

понижаются кзади; поперечные отростки сидят у основания невральных дуг и направлены вперед. Зигапофизы сближены между собой. Ребра тонкие, изогнутые, с заостренными окончаниями. Передние семь — восемь позвонков отличаются укороченными ребрами и направлен-

ными вниз поперечными отростками. Брюхо покрыто панцирем из тонких, длинных пластинок; на спине чешуй нет. Ср.—в. карбон.

Phlegethontia Cope, 1871. Тип рода — *Ph. linearis* Cope, 1871; ср. карбон, США (Огайо).

Глазницы расположены несколько впереди середины черепа; в слуховом отделе череп почти втрое шире, чем на уровне заднего края глаз; теменного отверстия нет. Имеется резко выраженный поперечный затылочный гребень. Базисфеноидные бугры резко выступают вентрально; овальное окно слуховой капсулы крупное и составляет почти треть высоты затылочной части черепа. На костях крыши черепа слабо выраженный орнамент из коротких продольных бороздок; носовые кости заметно длиннее лобных, а по ширине примерно равны им; лобные кости вогнуты в области глазниц. Тела позвонков сравнительно длинные: их длина в туловищном отделе почти втрое превышает высоту. Передний позвонок с длинным зубовидным отростком, первые два — с короткими поперечными отростками; остистых отростков нет. Ребра сравнительно толстые, прямые, без крючковидных отростков (рис. 132). Около пяти видов. Ср. карбон США.

Dolichosoma Huxley, 1867; ср.—в. карбон 3. Европы.

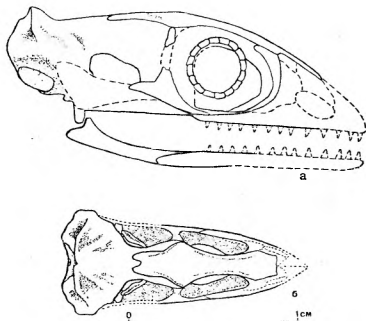


Рис. 132. *Phlegethontia mazonensis* Gregory.
Череп: а — сбоку, б — сверху. Ср. карбон США
(Gregory, 1948)

ОТРЯД LYSOROPHIA. ЛИСОРОФЫ

Лепоспондилы с платибазальным черепом, большой височной ямой, широко сообщаемой с глазницей, редуцированными окологлазничными окостенениями, из которых обычно сохраняется лишь предлобная, и с аделоспондилными позвонками. Окостенения мозговой коробки хорошо развиты; имеются основная, боковые и верхняя затылочные, передняя и задняя ушные кости, но базисфеноид, по-видимому, отсутствует. Сфенотомид превращен в две пары костей: передние, глазнично-клиновидные, и задние, непосредственно примыкающие к ушным капсулам, боковые клиновидные (алисфеноиды — Sollas, 1920). Затылочный мышцелок непарный у палеозойских и парный у триасовых форм. Затылочная часть черепа не укорочена, и XII нерв выходит через отверстия в боковой затылочной кости. Заднетеменные кости нет, но табличчатые хорошо развиты и широко соприкасаются с

теменными. Теменного отверстия нет. Челюсти резко укорочены, и челюстное сочленение расположено далеко впереди затылочного. Строение неба сильно видоизменено; парасфеноид покрывает большую часть вентральной поверхности черепа и впереди соприкасается с сошниками; крыловидные кости следуют вдоль парасфеноида; межптеригонидные ямы щелевидные; базиптеригонидное сочленение неподвижное. Допускают, что расширение парасфеноида и установление широкой связи с ним сошников приводит к укреплению верхней челюсти, ослабленной редукцией покрывных костей щечной области. Верхней и наружной крыловидных костей нет. Квадратная кость подвижно сочленяется с чешуйчатой (череп стрептопостилический). Челюстная кость сзади соединяется с маленькой небной, а внутренней стороны широко соприкасается сошником, несущим продольный ряд зубов

параллельный челюстному. Жаберные дуги окостеневают. Невральные дуги позвонков не вырастают с телами позвонков. Лопатка не срослась от кораконда; килеум и ключица окостеневают. На передних конечностях не более четырех пальцев. Желобок боковой линии в костях нет. Ср. карбон — в. триас. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО LYSOROPHIDAE WILLISTON, 1908

Средней величины и крупные (до 1 м) угре-подобные формы с удлинненным телом, сравнительно коротким хвостом и слабыми парными конечностями; водные формы, рывшиеся в донном ил и, возможно, пожизненно сохранявшие жаберное дыхание. Череп высокий сзади и резко понижающийся кпереди, с маленькими различиями, расположенными в передней половине черепа, и с широкими прямоугольными костями крыши черепа. Затылочный мышечный депарный. Чешуйчатая кость имеет длинное

тело и отходящий назад отросток; надвисочная часть вклинивается между телом и отростком чешуйчатой кости; квадратная кость маленькая и расположена между чешуйчатой и крыловидной костями. Предлобная кость увеличена, достигает теменной кости и образует направленный вниз отросток, образующий совместно с восходящим отростком челюстной кости канал, — возможно, для чувствующего органа, аналогичного щупальцу современных безногих. Заднелобная кость утрачена. Венечных костей нижней челюсти нет, сошниковые кости с зубами. Жаберные дуги хорошо окостеневают, гноидные рожки соединяются с нейрокранием впереди овального окна. Слуховая косточка имеет расширенное основание и тонкий отросток, направленный кнаружи (возможно, к чешуйчатой кости). Позвонков около 80, из них хвостовые — около 20; гемальные дуги неизвестны. Плечевой пояс несколько отнесен от черепа жаберными дугами. Ср. карбон — н. пермь.

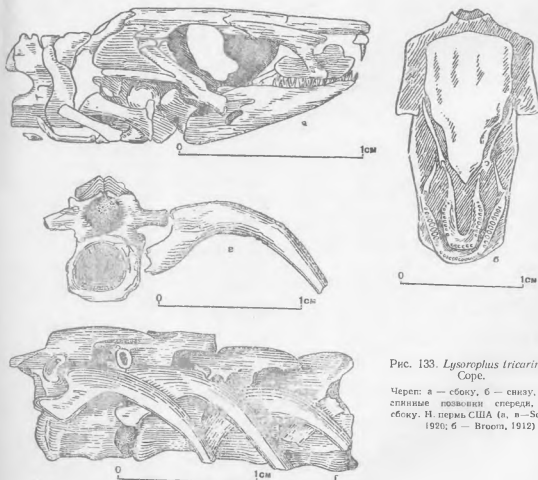


Рис. 133. *Lysorophus tricarinatus* Cope.

Череп: а — сбоку, б — снизу, в — спинные позвонки спереди, г — сбоку. Н. пермь США (а, в — Sollas, 1920; б — Broom, 1912)

Lysorophus Cope, 1877. Тип рода — *L. tricarinalatus* Cope, 1877; ср. карбон, США (Иллинойс). Некрупные (до 50 см) формы с каналом для чувствующего органа и акродонтными удлиненными коническими зубами с заостренными вершинками; размеры зубов увеличиваются в средней части челюстей. Лобные кости маленькие; они в 1,5 раза короче и намного уже теменных костей. Предлобная кость достигает средней части носовой кости, а позади — переднего края теменной. Предчелюстная кость очень маленькая, с пятью зубами; в челюстной кости около 10 зубов, в нижней челюсти их 10—12. Слуховая косточка тесно связана с гиондными рожками. Окостеневают четыре жаберные дуги. Затылочный мыщелок вогнутый, образованный основной и боковыми затылочными костями; в сочленении с черепом, помимо тела первого позвонка, участвуют его невральные дуги и проатлас, сочленяющиеся с боковыми и верхней затылочными костями. Невральные дуги нависают над задними сочленовными отростками впереди лежащего позвонка. Плечевой пояс расположен на уровне четвертого позвонка; клейтрум и ключицы тонкие, изогнутые. Длина передних конечностей не превышает половины длины ребра, задние конечности почти в полтора раза длиннее передних (рис. 133). Три вида. Ср. карбон — н. пермь США.

Cocytinus Cope, 1871 (= *Brachydectes* Cope, 1868); ? *Eripterion* Moodie, 1912; *Molgophis* Cope, 1868; *Pleuroptyx* Cope, 1875 — все из ср. карбона США. *Megamolgophis* Romer, 1952; н. пермь США.

Хюне (Huene, 19566) относит к этому же семейству и род *Ctenerpeton* Cope, 1867, рассматриваемый обычно в числе нектридий.

СЕМЕЙСТВО LYSOROPHALIDAE TATARINOV, FAM. NOV.

Известны лишь по черепу одного вида длиной до 15 мм. Череп высокий, слегка понижающийся кпереди, с маленькими глазницами,

расположенными в его срединной части. Затылочный мыщелок парный, кости крыши черепа прямоугольные. Челюстная кость увеличена и широко соприкасается с лобной; предлобная кость обычных размеров. Заднелобная кость хорошо развита и широко соприкасается спереди с предлобной, а сзади — с чешуйчатой и теменной. Чешуйчатая кость широкая и удлиненная и идет вдоль задне- и переднелобной костей. В. триас.

Lysorophthalmus Huene et Bock, 1954. Тип рода — *L. gwyneddensis* Huene et Bock, 1954; в. триас, США (Пенсильвания). Череп в предглазничной области резко сужается и заостряется на конце. Носовая кость длинная, узкая и несколько превышает по длине лобную и теменную; последние примерно равны

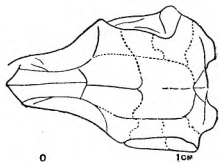


Рис. 134. *Lysorophthalmus gwyneddensis* Huene et Bock.
Череп сверху. В. триас США
(Huene, Bock, 1954)

по длине; заднелобная кость маленькая, парная. Челюстная кость выпуклая по внутреннему краю и сзади широко соприкасается с предлобной костью (рис. 134). Один вид. Хюне и Бок (Huene, Bock, 1954) относят эту форму к сем. *Lysorophidae*, но она резко отличается от лисорофид отсутствием канала для щупальца, парностью затылочного мыщелка и формой черепа, который не понижается кпереди.

ОТРЯД URODELA. ХВОСТАТЫЕ

Тритонообразные и угрообразные лепоспондильные с платибазальным черепом, большой височной ямой, широко сообщающейся с глазницей, с укороченной затылочной частью черепа (XII нерв выходит за его пределы) и парным затылочным мыщелком. Мозговая коробка плохо окостенева, базисфеноида и

верхней затылочной кости нет, за единичными исключениями отсутствуют и основная затылочная и задняя ушная кости. Сфенэтомид становится парным, образуя так называемые глазнично-клиновидные кости (orbitosphenoidae). Надвисочной, заднелобной, заднелобной и таблитчатой костей нет. Теменное

отверстие утрачено. Скуловая кость, а за одним исключением (*Tylosotriton*) и квадратноскуловая кость утрачены, и челюстная кость оканчивается сзади свободно. Давление со стороны верхней челюсти передается на мозговую коробку через расширенные сошники, обычно срастающиеся с небными костями, и парасфеноид. Как исключение (*Ambystomatidae*) отмечается стрептостилия (подвижность квадратной кости). Парасфеноид широкий и длинный. Крыловидные кости сзади широко соединяются с ушными капсулами и обычно почти или совсем не связаны с парасфеноидом. Впереди крыловидные кости обычно кончаются свободно; реже они соединяются с небными (*Proteidae*) или с челюстными (*Tylosotriton*) костями.

У некоторых примитивных форм (*Proteidae*) межптеригоидные ямы узкие и длинные крыловидные кости проходят вперед вдоль краев парасфеноида, как и у лисорофов. У других хвостатых крыловидные кости резко укорочены и направлены сильно наружу от области базиптеригоидного сочленения. У наиболее примитивных хвостатых (*Cryptobranchioidei*) соединение крыловидных костей с парасфеноидом, несмотря на это, очень широкое. Сошники, как правило, срастаются с небными костями; последние обычно не соединяются с крыловидными костями, но образуют длинные отростки, направленные назад вдоль краев парасфеноида; у *Salamandroidei* эти отростки почти достигают области базиптеригоидного сочленения. Наружной крыловидной кости обычно нет. Впереди хоан небо-сошниковые кости соединяются с челюстными, отделяя предчелюстные кости от хоан. Слуховая косточка у водных форм идет к чешуйчатой кости; у наземных форм она срастается с оперкулярным хрящом, закрывающим овальное окно и соединенным мышцей с плечевым поясом. Челюстное сочленение почти всегда лежит впереди затылочного. Вечная и пластинчатые кости нижней челюсти утрачены. Зубы плевродонтные, конические, с заостренными верхинками; небо-сошниковые кости с зубами. У неотенических форм сохраняются окостеневшие жаберные дуги, у остальных они в той или иной степени объединяются, образуя подъязычный аппарат. Позвонки амфицельные или опистоцельные; их тела сращены с невральными дугами; в хвосте имеются гемалые дуги, сращенные с телами позвонков. Туловищных позвонков обычно около 20, в том числе один шейный и один крестцовый, хвостовых — около 40. Протатласа нет. У угревидных форм с редуцированными парными конечностями число туловищных позвонков возрастает до 60 и более; хвост относительно

укорачивается. Ребра короткие и прямые. Ключицы и клейтрума нет. У многих имеются хрящи, связанные с передним концом тазового пояса (так называемый ипсилонидный аппарат). В передней конечности не более четырех пальцев, задние иногда (*Sirenidae*) совсем исчезают. Исходная фаланговая формула: 2, 2, 3, 4, 3. Чешушки в коже не сохраняются. Внутренних жабер не бывает. Органы боковой линии целиком залегают в коже. В юра — ныне. Указанная для ср. юры 3. Европы *Boombartia salamandriiformes* Huene, 1948 принадлежит к членистоногим.

Пять подотрядов: *Cryptobranchioidei*, *Meantes*, *Ambystomoidei*, *Salamandroidei* и *Proteida*. Наиболее примитивными являясь *Cryptobranchioidei* и неотенические *Meantes*, сохраняющие наружное оплодотворение. От *Cryptobranchioidei* произошли неотенические *Ambystomatoidei* и *Salamandroidei*, включающие основную массу форм. Ныне известно около 45 родов, распространенных в умеренной зоне Северного полушария; лишь единичные формы проникают в Ю. Америку. В ископаемом состоянии из 3. Европы, США и В. Азии описано более 25 родов, на территории СССР в ископаемом состоянии один род.

ПОДОТРЯД КРИПТОБРАНХОИДЕИ

Небноквадратный хрящ, по крайней мере у личинок, полный; крыловидные кости широко соприкасаются с парасфеноидом; небные и сошниковые кости срастаются друг с другом и не соприкасаются с крыловидными костями; угловая кость нижней челюсти не слита с предсочленовой. У взрослых сохраняются два епibranchialia. Позвонки амфицельные; कराкоид не окостеневает. М. *pubo-tibialis* слит с т. *pubo-ischiotibialis*. Оплодотворение наружное. Олигоцен (палеоцен ?) — ныне. Два семейства: *Hynobiidae* и *Cryptobranchidae*. Первые в ископаемом состоянии не известны.

СЕМЕЙСТВО КРИПТОБРАНЧИДАЕ FITZINGER, 1826. ИСПОЛНИСКИЕ САЛАМАНДРЫ

Крупные, до известной степени неотенические саламандры, размером до 1 м и более, с сильно уплощенным черепом и коротким телом. Небноквадратный хрящ бывает полным только у личинок. Глаза расположены в передней половине черепа; челюстное сочленение лежит лишь немного впереди затылочного. Предчелюстные кости вклиниваются между носовыми, но не достигают лобных. Слезной

кости и septomaxillare нет; сошниковые зубы расположены параллельно верхнечелюстным, но их ряд намного короче последнего. Слуховая кость сохраняется. Жаберных дуг четыре, они хорошо развиты, по крайней мере две из них часто окостеневают. Туловищных позвонков около 20, хвостовых — около 40. Век нет. Иногда сохраняется брызгальце. Олигоцен — ныне. В ископаемом состоянии четыре рода.

Andrias Tschudi, 1837 (= *Proteocordylus* Eichwald, 1831; = *Tritogenius* Giebel, 1848; = *Tritomegas* Tschudi et Bibron, 1854). Тип рода — *Andrias scheuchzeri* Tschudi, 1837*;

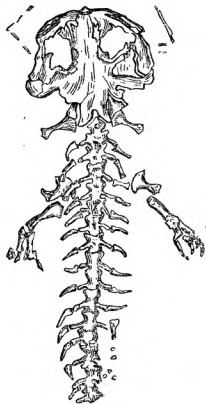


Рис. 135. *Andrias scheuchzeri* Tschudi.

Скелет сверху ($\times 1/2$). Миоцен Швейцарии (Zittel, 1932)

миоцен, З. Европа (Швейцария). Крупная саламандра (до 1 м) с укороченным и широким черепом; ширина черепа превышает его длину. Лобные кости длинные, узкие, слегка заостряющиеся кзади; они глубоко вклиниваются в теменные кости, а спереди не достигают ноздри. Чешуйчатая кость очень узкая и слегка заостренная кнаружи; крыловидная кость треугольная, с несколько заостренной верши-

ной, направленной вперед. Первый позвонок с зубовидным отростком, сочленяющимся с затылочной частью черепа между затылочными мыщелками. Длина туловищных позвонков превышает их высоту примерно вдвое; тела позвонков наиболее углублены в верхней части, у основания невральных дуг; последние посредине пронизаны отверстием для артерии. Плечо примерно в полтора раза длиннее предплечья (рис. 135). Два — четыре вида. Миоцен (?) — плиоцен З. Европы; плейстоцен Японии. Сомнительные остатки указаны для олигоцена З. Европы. Очень близки к современному *Megalobatrachus* Osawa, 1902, который в последние годы часто рассматривается в качестве синонима *Andrias*.

Plicagnathus Cook, 1917; плиоцен США. *Cryptobranchus* Leuckart, 1821; плейстоцен — ныне, США.

Для миоцена (?) олигоцена) В. Казахстана указана нижняя челюсть крупной саламандры *Zaisanurus belajevi* Tshernov, пош. пидум, по-видимому, принадлежавшая форме, близкой к роду *Andrias* (Чернов, 1959). Обломки челюстей такого же типа известны из миоцена З. Сибири и Молдавии.

ПОДОТРЯД MEANTES. СИРЕНЫ

Неотенические саламандры с наружным оплодотворением. Череп высокий. Небноквадратный хрящ впереди неполный. Крыловидные кости лишь слегка соприкасаются с парасфеноидом. Небные кости не срастаются с сошниковыми и не соприкасаются с крыловидными. Предчелюстная кость вклинивается между носовыми, но не достигает лобных. Угловая кость срастается с предсочленовой. Сохраняются две epibranchiale. Позвонки анфицелльные. Коракоид обособлен от лопатки. Развита три пары наружных жабер. Мел — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО SIRENIDAE GRAY, 1825

Угровидные формы, утратившие задние конечности. Челюстной кости нет. Зубы замещены роговым клювом. Мел — ныне. В ископаемом состоянии четыре рода.

Prosiren Goin et Auffenberg, 1958; н. мел США. *Adelphosiren* Goin et Auffenberg, 1958; в. мел США. *Siren* Linnaeus, 1766; эоцен — ныне, США. *Pseudobranchius* Leuckart, 1814; плиоцен — ныне, США.

* Описан Шейцером (Schuechzer, 1728) как грешный человек — свидетель потопы (*Homo tristis diluvii testis*).

ПОДОТРЯД AMBYSTOMATOIDEI. АМБИСТОМЫ

Череп стрептостилический. Небноквадратный хрящ неполный впереди. Крыловидные кости лишь слегка соприкасаются с парасфеноидом. Небные и сошниковые кости срастаются друг с другом, но не имеют задних отростков. Предчелюстные кости глубоко вклиниваются между носовыми, достигая лобных. Заглазничная костная дуга утрачена. Угловая кость срастается с предчелюстной. Epibranchiale II не окостеневаает. Позвонки амфицельные, с гипапофизами. Оплодотворение внутреннее; имеется комплекс клоачных желез. В. мел — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО AMBYSTOMATIDAE HALLOWELL, 1857

Обычно проходят полный метаморфоз, но известны и неотенические формы. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии девять родов.

Scapherpeton Cope, 1876; в. мел США. *Hemityrpus* Cope, 1876; в. мел США. *Wolterstorfiella* Herre, 1935; палеоцен — миоцен З. Европы. *Bargmannia* Herre, 1935; миоцен З. Европы. *Plioambystoma* Adams et Martin, 1929; *Lanebatrachus* Taylor, 1941; *Ogallobatrachus* Taylor, 1941 — все из плиоцена США. *Ambystoma* Tschudi, 1838; плиоцен — ныне, С. Америки. Кроме того, из палеоцена США описаны отпечатки следов *Ambystomichnus* Peabody, 1954. Тайен (Tihen, 1954) считает роды *Lanebatrachus* и *Ogallobatrachus* аномальными экземплярами *Plioambystoma kansense*.

ПОДОТРЯД SALAMANDROIDEI. САЛАМАНДРЫ

Небноквадратный хрящ неполный впереди даже у личинок. Крыловидные кости соприкасаются лишь с задне-боковыми углами парасфеноида или не достигают его вообще. Небные и сошниковые кости срастаются друг с другом и отдают длинные, направленные назад отростки, покрытые зубами. Угловая кость нижней челюсти слита с предсочленовой. Epibranchiale II не окостеневаает. Оплодотворение внутреннее; имеется комплекс клоачных желез. Претерпевают полный метаморфоз. В. мел — ныне. Четыре семейства.

СЕМЕЙСТВО SALAMANDRIDAE GRAY, 1825

Некрупные (не более 30 см) саламандры со сравнительно коротким туловищем и хорошо развитыми парными конечностями. Задние от-

ростки небо-сошниковых костей проходят по сторонам парасфеноида, не перекрывая друг друга; сидящие на них зубы образуют длинный, иногда слегка изогнутый продольный ряд. Предушная и боковая затылочная кости всегда окостеневают, заднеушной кости нет. Между чешуйчатой и лобной костями развита височная дуга, представленная костью или связкой. В одном случае (*Tylotriton*) имеется квадратноскуловая кость, и челюстная кость почти достигает ее переднего конца. Предчелюстные кости почти никогда не достигают лобных. Челюстное сочленение обычно лежит лишь немного впереди затылочного. *Basilhyale*, как правило, крупное, четырехугольное. Позвонки опистоцельные, туловищных — не более 20, хвостовых — не более 40. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии около 20 родов.

Triturus Rafinesque, 1815 (= *Triton* Laurence, 1815, ном. праес.; = *Molge* Margem, 1820). Тип рода — *Lacerta vulgaris* Linnaeus, 1758; современный, З. Европа. Некрупные (10—15 см) саламандры скоротким, широким черепом. Крыловидная кость мала и не достигает челюстной кости; последняя далеко не

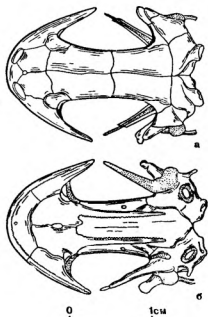


Рис. 136. *Triturus vulgaris* (Linnaeus). Череп а — сверху, б — снизу. Современный, Европа (Ворожцова и Лизнер, 1952).

достигает квадратной кости. Лобная и теменная кости прямоугольные, примерно равные друг другу по длине; лобная кость иногда утрачивает непосредственную связь с чешуйчатой. Предчелюстные кости срастаются друг

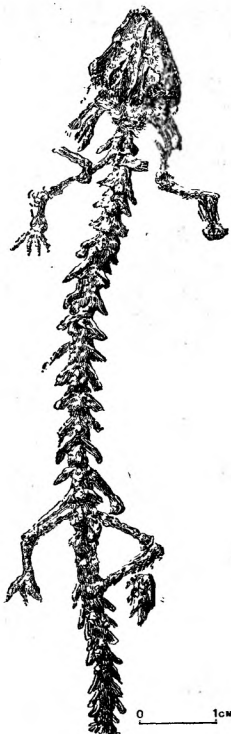


Рис. 137. *Hylacabatrachus croyii* Dollo.
Скелет снизу. В. мел Бельгии (Dollo, 1885)

с другом и слегка вклиниваются между носовыми. Предлобная кость короткая, треугольная. Задние отростки небно-сошниковых костей

почти прямые и достигают основания ушных капсул. Самостоятельной слуховой косточки нет. Туловищных позвонков 17—20, хвостовых — около 40 (рис. 136). Около 25 видов. Миоцен — ныне, З. Европа; современный В. Европы, С. Америки, С. Африки и С. и В. Азии. Из плиоцена Монголии известна бедренная кость, условно отнесенная к этому роду.

Opisthotriton Auffenberg, 1961; в. мел США. *Koaliella* Herre, 1949; палеоцен З. Европы. *Heteroclitriton* de Stefano, 1903; *Megalotriton* Zittel, 1890 — оба из эоцена — олигоцена З. Европы. *Tylotriton* Andrews, 1862; эоцен и миоцен З. Европы, современный В. Азии. *Oligosemia* Navas, 1922; олигоцен З. Европы. *Palaeotaricha* Frank, 1955; олигоцен США. *Grippiella* Herre, 1949; *Palaeosalamandrina* Herre, 1949; *Tischleriella* Herre, 1949; *Voightiella* Herre, 1949 — все из олигоцена — миоцена З. Европы. *Archaeotriton* H. Meyer, 1859; *Brachycormus* Goldfuss, 1831; *Chelotriton* Pomel, 1853; *Heliarchon* H. Meyer, 1860; *Palaeosalamandra* Herre, 1949; *Palaeopleurodeles* Herre, 1949; *Polysemia* H. Meyer, 1859 — все из миоцена З. Европы. *Batrachoides* Taylor et Hesse, 1943; миоцен США. *Salamandra* Linnaeus, 1758; миоцен — ныне. З. Европа. *Praesalamandra* Brunner, 1957; плейстоцен З. Европы. *Notophthalmus* Rafinesque, 1820; плейстоцен — ныне, США.

СЕМЕЙСТВО AMPHIUMIDAE GRAY, 1825

Угревидные животные с рудиментарными парными конечностями. Позвонки амфищельные. Плейстоцен — ныне. В ископаемом состоянии один род.

Amphiuma Garden, 1821; плейстоцен — ныне С. Америка.

СЕМЕЙСТВО PLETHODONTIDAE GRAY, 1850

Безлегочные саламандры. Крыловидные кости недоразвиты или утрачены. Небные зубы расположены поперечным рядом. Позвонки амфищельные или опистоцельные. Палеоцен — ныне. В ископаемом состоянии два рода.

Geyerella Herre, 1950; палеоцен З. Европы. *Dehmiella* Herre et Lunau, 1950; миоцен З. Европы.

СЕМЕЙСТВО BATRACHOSAUROIDIDAE AUFFENBERG, 1958

Гигантские (до 1 м) саламандры. Череп с сильно развитым теменным гребнем. Позвонки опистоцельные. Миоцен.

Batrachosauroides Taylor et Hesse, 1943; ср. миоцен США.

ПОДОТРЯД PROTEIDA. ПРОТЕИ

Постоянножаберные неотенические формы неясного происхождения. Небные и сошниковые кости самостоятельные. Небноквадратный хрящ неполный впереди. Межптеригойдные ямы узкие. Крыловидные кости идут вдоль парасфеноида, но не соприкасаются с ним; небные кости соединяются с крыловидными. Задняя ушная кость сохраняется. Предчелюстные кости с длинным задним отростком, достигающим лобных костей. Угловая и предчелюстная кости нижней челюсти срастаются. Имеются три жаберные дуги. Позвонки амфицельные. Тазовый пояс окостеневает. Оплодотворение внутреннее; имеется комплекс клаочных желез. Мел—ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО PROTEIDAE TSCHUDI, 1839

Некрупные (до 30 см) постоянножаберные саламандры с удлиненным телом и слабыми парными конечностями. Челюстное сочленение обычно отнесено далеко вперед от затылочного, челюстная кость не окостеневает. Лобные кости глубоко вклиниваются в теменные. Глаза малы и отнесены вперед. Слуховая косточка и оперкулярный хрящ слиты друг с другом. Число туловищных позвонков обычно достигает 30—40. Легкие есть, но ниспалонидный аппарат не развит. Число пальцев обычно

уменьшено. Прямая мышца живота не развита. Глазных вен нет. Н. мел—ныне. В ископаемом состоянии три рода.

Hylaobatrachus Dollo, 1884. Тип рода — *H. croyii* Dollo, 1884; н. мел (вельд), Бельгия. Небольшая (около 10 см) форма с треугольным, заостряющимся кпереди черепом, отнесенными вперед глазами и сравнительно длинными конечностями с нормальным числом пальцев. Длина черепа превышает его ширину. Челюстная кость окостеневает; она очень длинная и достигает квадратной кости. Челюстное сочленение расположено примерно на уровне затылочного. Имеются три хорошо окостеневшие жаберные дуги. Туловищных позвонков около 20, хвостовые кроче туловищных на 0,25—0,30; ребра очень толстые и короткие. Задние конечности более чем в полтора раза длиннее передних; плечо более чем в полтора раза длиннее предплечья, бедро менее чем в полтора раза длиннее голени (рис. 137). Один вид.

Palaeoproteus Herre, 1935; эоцен 3. Европы. *Orthophya* H. Meyer, 1845; миоцен 3. Европы. *Proteus* Laurenti, 1768; плейстоцен—ныне 3. Европа.

URODELA INCERTAE SEDIS

Comonecturoides Hecht et Estes, 1960; в. юра США.

ОТРЯД APODA. БЕЗНОГИЕ, ИЛИ ЧЕРВЯГИ

(= Gymnophiona = Caecilia)

Безногие червеобразные роющие депоспондильные с платибазальным черепом и рудиментарными глазами; размеры—до 50 см. Затылочная часть черепа укорочена, и XII нерв выходит за его пределы. Число окостенений мозговой коробки уменьшено; верхняя и нижняя затылочные, задняя ушная и базисфеноид не окостеневают. Боковые затылочные срастаются с передними ушными и парасфеноидом, образуя комплексную основную кость (os basale), составляющую заднюю половину мозговой коробки. Дорсально от затылочного отверстия основная кость остается подразделенной сагитальным швом. Сфензтмид, развивающийся в передней части мозговой коробки, остается непарным и соединяется с основной костью. Затылочный мыщелок парный. Челюстное сочленение смещено далеко вперед от затылочного; квадратная кость наклонена вперед, неподвижная. Число покров-

ных костей крыши черепа уменьшено; надвисочная, скуловая и квадратноскуловая кости утрачены, но височная яма, образующаяся между теменной и чешуйчатой костями, полностью или почти полностью перекрывается разросшейся чешуйчатой костью. Глазница или крайне мала, или полностью перекрыта лобной и челюстной костями; в тех случаях, когда она сохраняется, ее окаймляют лобная, челюстная и чешуйчатая кости. Ноздри терминальные; ротовое отверстие смещено на нижнюю сторону головы. Впереди глазницы лобная (или предлобная) кость отдает нисходящий отросток, образующий совместно с восходящим отростком челюстной кости канал для особенно чувствующего шупальцеобразного органа. Носовая, лобная и теменные кости парные; теменного отверстия нет. Парасфеноид широкий и длинный. Базиптеригойное сочленение неподвижное. Сошники парные

и соединяются впереди хоан с челюстными костями. Небные кости срастаются с челюстными, предчелюстные иногда срастаются с носовыми. Имеется паружная крыловидная кость. Слуховая косточка массивная и идет от овального окна к квадратной кости. Нижняя челюсть массивная, с сильно выраженным заосоленовым отростком. Зубы плевродонтные, тупо-конические, с заостренными вершинками; небные и сошники несут ряд зубов, параллельных верхнечелюстному; нижне-челюстные зубы обычно двухрядные. Подъязычная кость не образована, и у взрослых сохраняются три-четыре жаберных дуги. Позвонков от 100 до 270; все они амфицельные, с низкими остистыми и дополнительными суставными (зигосфенами и зигантрами) отростками. Хвостовой отдел крайне укорочен и включает около 10 позвонков; гемальных отростков нет. Ребра сравнительно длинные и изогнутые. Никаких остатков поясов конечностей нет. Тело внешне подразделено сегментально расположенными кольцевидными бороздками. В коже обычно сохраняются округлые известковые чешуйки, иногда расположенные сегментально. Орган боковой линии нет (рис. 138). Современные. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО SAECILIIDAE DUMÉRI, 1807.

ЧЕРВЯГИ

Современные. 17 родов, распространенных в тропическом поясе Африки, Азии, Центр. и Ю. Америки. *Prohypogophis* Marcus, 1945 из палеозоя Ю. Америки в действительности является моллюском. Описанная в 1954 г. из н. плейстоцена Германии нижняя челюсть *Ichthyophis* Fitzinger, 1826, известного ныне в Ю.-В. Азии, принадлежит рыбе из сомовых (Brunner, 1954, 1957).

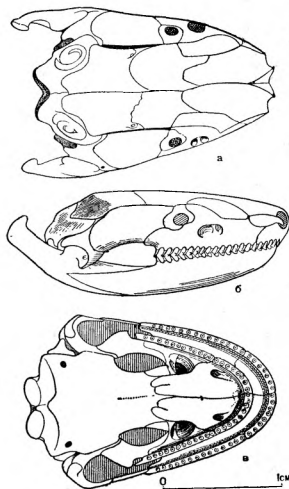


Рис. 138. *Ichthyophis glutinosus* Linneus.

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу.
Современный, Цейлон (Goodrich, 1930)

AMPHIBIA INCERTAE SEDIS

ОТРЯД MICROSAURIA. МИКРОЗАВРЫ

Как правило, мелкие (10—25 см) животные, имеющие в строении черепа много общего с лептоспидальными (отсутствие ушной вырезки и межвисочной кости), но отличающиеся от последних составом тел позвонков (типоцентры не участвуют в их образовании, и гемальные дуги в хвостовом отделе располагаются между позвонками). Мозговая коробка изучена очень плохо. В передней ее части развивается массивный сфензтмоид, не отделенный солидным промежутком от ушных капсул. В сече-

нии сфензтмоид был, по-видимому, V-образным, и трудно решить, был ли череп платибазальным или тропибазальным (*Pantylus*). Задняя и передняя ушные кости хорошо окостеневали, овальное окно слуховой капсулы располагалось вентрально у основания черепа. Слуховая косточка с расширенным основанием; она непрободенная и направлена от овального окна к квадратной кости. Верхняя затылочная кость, за одним исключением (*Ostodolepis*), неизвестна. Затылочный мыщелок был в одних

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ МИКРОЗАВРОВ

Систематические группы	Карбон			Пермь	
	нижний	средний	верхний	нижняя	верхняя
Adelogyrinidae	—				
Microbrachidae		—		—	
Gymnarthridae				—	
Pantylidae		—		—	
Ostodolepididae					—

случаях непарным (*Pantylus*, *Ostodolepis*), в других — парным (*Gymnarthridae*). Предглазничная часть черепа укорочена. Ноздри широко расставлены. Слезная кость идет от глазницы к носу. Теменное отверстие иногда не развито. Межвисочной кости никогда не бывает. Надвисочные кости всегда большие и в типичных случаях, как и у лептоспидальных, широко соединяются с заднелобными, отделяя теменные кости от заглазничных. Задний край крышки черепа в большинстве случаев образуют заднетеменные и надвисочными костями, тазилчатые обычно не развиты, но иногда сохраняются на поверхности черепа и могут сочленяться с теменными. Небо с узкими межтеригонидными ямами. Парасфеноид с длинным и узким мечевидным отростком, достигающим впереди сошников. Тело парасфеноида обычно узкое, но иногда он значительно расширен и широко перекрывает снизу основание черепа. Базитеригонидное сочленение подвижное. Хоаны обычно широко расставлены; клыков на небе никогда не бывает; в типичных случаях все кости неба покрыты широкими мелкими зубками. Челюстное сочленение расположено на уровне или впереди затылочного, засочлененного отростка нижней челюсти нет. Челюстные зубы субтекодонтные, располагающиеся в зачаточных альвеолах, или акродонтные; иногда они многозубые. Жабрные дуги не окостеневают. Кольцо склеротинки из 10—20 косточек. Шейных позвонков один-два, туловищных позвонков 30—40, крестцовых обычно один, хвостовых — около 40. Тела позвонков цельные, прободенные; внешне они очень сходны с позвонками лептоспидальных, но гипоцентры не входят в их состав и гемальные дуги в хвостовом отделе располагаются между позвонками. Невральные дуги сидят на передней части тела позвонка; их основание сужено и у многих отделено от тела позвонка швом; остистые отростки слабо развиты; у некоторых невральные дуги рас-

ширены поперечно, как у котилозавров. Ребра двухголовчатые, сравнительно длинные, изогнутые; головки ребер прилегают между позвонками или к переднему краю тела позвонка, бугорки — к невральным дугам. Коракоид, как правило, не обособлен от лопатки; ключица сравнительно узкая, межключица с широким телом и узким задним отростком. Подвздошная кость направлена вверх или назад. Передняя конечность, по крайней мере у некоторых форм, пятипалая, иногда, возможно, трехпалая. Фаланговая формула обычно типа: 2, 3, 4, 4, 3. Брюхо покрыто панцирем из удлиненных чешуек с задним гребнем, на спине отдельные округлые чешуйки с характерными радиальными, реже концентрическими бороздками. Карбон — н. пермь. Пять семейств.

Ромер (Romer, 1945) относит к микрозаврам и род *Phrynosuchus* Broom, 1913 из в. перм. 3. Африки, выделяемый им в особое семейство.

По строению крышки черепа и внешнему сходству тел позвонков микрозавров обычно относят к лептоспидальным (Steen, 1938; Romer, 1950; J. Gregory, Price, Peabody, 1956). Однако по происхождению их позвонки резко отличаются от позвонков лептоспидальных и примыкают к гастрокентральным позвонкам батрахозавров и пресмыкающихся (Huene, 1942, 1948, 1956b). Наиболее древних микрозавров — нижнекарбоновых *Adelogyrinidae* — зачастую отделяют от остальных микрозавров и сближают с лисорофами (Watson, 1926). Главным основанием этой точки зрения является обособленность у тех и других невральных дуг, соединенных с телами позвонков лишь швом, тогда как у типичных микрозавров они сращены с позвонками; однако сращение это в ряде случаев наступает лишь в зрелом возрасте. Иногда в микрозаврах видят возможных предков капторинформных котилозавров, с которыми они имеют некоторые признаки сходства в строении черепа (отсутст-

вие ушной вырезки, строение нёба с узкими межптеригоидными ямами) и посткраниального скелета (Westoll, 1942; Olson, 1947; Татаринов, 1958, 1959; Vaughn, 1962). Предками микрозавров Уэстолл считает позднедевонских ихтиостеи, также не имевших межвисочной кости. Карбоновые микрозавры имели хорошо выраженные желобки каналов боковой линии на черепе и веки, несомненно, водный образ жизни; экологически они были близки к современным хвостатым земноводным. Пермские микрозавры утрачивали желобки органов боковой линии и, возможно, среди них были также и наземные животные.

Впервые микрозавры были открыты в 1852 г. в ср. карбоне Канады (Новая Шотландия). Богатую фауну микрозавров описал Фрич (Fritsch, 1883—1901) из в. карбона Чехословакии. Наиболее примитивные микрозавры были описаны (Watson, 1926) из нижнекарбоновых отложений Шотландии. Нижнепермские микрозавры известны в основном из красных слоев США и описаны Копом, Кэйзом, Виллостоном и Олсоном. Большой вклад в изучение микрозавров внесла работа Грегори, Пибоди и Прайса (Gregory, Peabody, Price, 1956) по нижнепермским гимнаридам. Всего описано более 20 родов микрозавров. Часть их известна лишь по фрагментарным остаткам и занимает неопределенное положение в системе.

СЕМЕЙСТВО ADELOGYRINIDAE WERNER, 1931

(= *Adelogyrinidae* Romer, 1945+ *Dolichoparetiidae* Romer, 1945)

Сравнительно крупные (череп длиной до 7 см) микрозавры с сильно укороченной предглазничной частью черепа, не превышающей 0,2 его общей длины, и с короткими однорядными цилиндрическими зубами с притупленными вершинками. Заглазничная кость отделена от глазницы скуловой костью и широко соприкасается с теменной костью, отделяя надвисочную кость от заднелобной. Имеется теменное отверстие, расположенное посредине теменных костей. Самостоятельной предлобной кости нет. Челюстная кость достигает нижнего края глазницы. Покровные кости крыши черепа со следами боковой линии. Посткраниальный скелет малоизвестен. Невральные дуги слиты друг с другом, но отделены от тел позвонков швом. Н. карбон. Хюне (Huene, 1956b) относит это семейство к нектридиям.

Adelogyrinus Watson, 1926. Тип рода — *A. simorhynchus* Watson, 1926; н. карбон, Шотландия. Череп сравнительно маленький (до 5 см длиной), несколько сжатый в заглаз-

ничной области и значительно расширенный в ушной. Глазница большая, овальная, по длине примерно равна лобной кости; теменное отверстие в виде длинной щели. Зубы ограничены передней половиной челюстной кости. Надвисочные кости, по-видимому, слиты с чешуйчатыми и несут короткий направленный

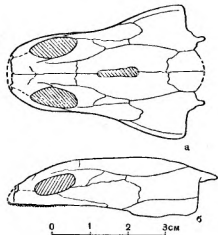


Рис. 139. *Adelogyrinus simorhynchus* Watson.

Череп: а — сверху, б — сбоку. Н. карбон Шотландия (Watson, 1926)

назад отросток. Лобные кости прямоугольные, теменные выпуклы по заднему краю, сужены по концам и примерно в 1,5 раза длиннее лобных. Туловищных позвонков не менее 25. На брюхе развит панцирь из тонких ромбических чешуек (рис. 139). Один вид.

Dolichopareias Watson, 1926; н. карбон Шотландии.

СЕМЕЙСТВО MICROBRACHIDAE LYDEKKER, 1889

(= *Microbrachidae* Lydekker, 1889+ *Hylonimidae* Lydekker, 1889)

Средней величины и мелкие микрозавры с однорядными коническими (реже цилиндрическими) зубами с приостренными вершинками; размеры — от 10 до 30 см. Предглазничная часть черепа составляет не менее 0,25 его общей длины; глазница овальная; теменное отверстие расположено в передней половине теменных костей. В ряде случаев надвисочная кость отделена от заднелобной выростом теменной, но заглазничная кость всегда окаймляет задний край глазницы. Для некоторых форм указывают самостоятельные таблитчатые кости, всегда соприкасающиеся с теменными. Нёбные, крыловидные и сошниковые кости с мелкими коническими зубиками. Во многих случаях покровные кости крыши

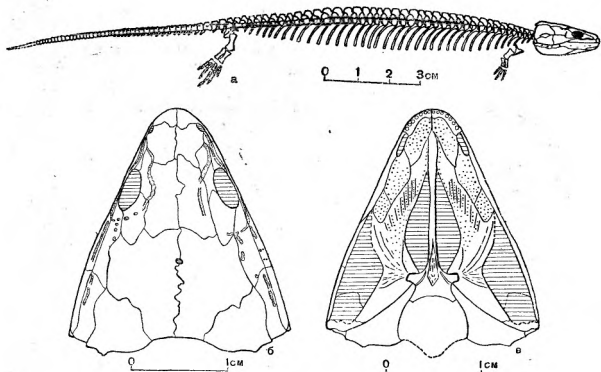


Рис. 140. *Microbrachis pelikani* Fritsch:

а — реконструкция. Череп: б — сверху, в — снизу. В. карбон Чехословакии (Steen, 1938)

череп со следами боковой линии. Туловищных позвонков обычно около 30—35. В ряде случаев невральные дужки отделены от тела позвонка швом. Иногда сохраняются отпечатки хрящевых гипоцентров, оставшихся самостоятельными, а между хвостовыми позвонками отмечают свободные гемальные дуги. Ср. карбон — н. пермь.

Microbrachis Fritsch, 1875. Тип рода — *M. pelikani* Fritsch, 1889; в. карбон, Чехословакия. Тритонообразные животные размером 15—20 см. Череп треугольный; его длина достигает 1,5—2,5 см. Теменные кости широко соприкасаются с заглазничными, заднетеменные малы и с возрастом совсем исчезают с крыши черепа. Глазницы малы, снизу ограничены скуловой и слезной костями; челюстная кость вклинивается между ними, но не достигает глазницы. Теменные кости примерно в 1,5 раза длиннее лобных, лобные более чем вдвое длиннее носовых. На крыловидных костях зубы расположены продольными рядами, разделенными слабыми гребнями. У старых особей желобки боковой линии сохраняются лишь на скуловых костях. Предкрестцовых позвонков 38, крестцовых 2, хвостовых около 40. Тела туловищных позвонков удлиненные,

невральные дуги отделены от тел позвонков швом и несут мощные поперечные отростки. В передней части хвоста известны отпечатки свободных гипоцентров. Гемальные дуги расположены между позвонками. Лопатка не обособлена от коракоида; в передней конечности известно лишь три пальца. Лобковая кость не окостеневает (рис. 140). Три вида. Ср. карбон — н. пермь З. Европы.

Hyloplesion Fritsch, 1883 (= *Stelliosaurus* Fritsch, 1883). Тип рода — *H. longicostatum* Fritsch, 1883; в. карбон, Чехословакия. Маленький микрозавр с черепом длиной 14 мм. Череп треугольный с тупо округлой мордой и сравнительно удлиненной предглазничной частью. Заднетеменные и таблитчатые кости развиты; последние соприкасаются с теменными. Надвисочная кость отделена от заднелобной выростом теменной, соединяющимся с заглазничной костью. Сошники очень длинные; парасфеноид вклинивается между их задними концами и не соприкасается впереди с крыловидными костями. Небные, крыловидные кости, сошники и парасфеноид покрыты шагренью из мелких зубчиков. Желобки каналов боковой линии не выражены. Предкрестцовых позвонков 32—33. Конечности малень-

кие (рис. 141). Один — два вида. В. карбон З. Европы; сомнительные остатки указаны для ср. карбона Канады.

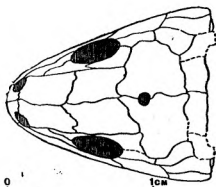


Рис. 141. *Hylopleuron longicostatum* Fritsch.
Череп сверху. В. карбон Чехословакия (Steen, 1938)

Asaphostera Steen, 1934; ср. карбон Канады. *Tuditanus* Cope, 1894; ср. карбон США. *Orthocosta* Fritsch, 1879; *Rienodon* Fritsch, 1883; *Seeleya* Fritsch, 1883 — все из в. карбона З. Европы. *Puramicrobrachis* Kuhn, 1959; н. пермь З. Европы.

СЕМЕЙСТВО GYMARTHRIDAE CASE, 1910

Средней величины и мелкие (10—25 см) микроразры с тупыми коническими, сжатыми с боков зубами с продольными бороздками. Зубы обычно постепенно увеличиваются в размерах спереди назад, или же один из задних верхнечелюстных зубов превращен в клык. На венечной кости иногда второй ряд зубов. Затылочный мышелок обычно парный. Предглазничная часть черепа всегда превышает 0,25 его общей длины. Сошники и небные кости уплощены и расширены. Лопатка не обособлена от коракоида. Позвонки с расширенными невральными дугами. Н. пермь.

Gymnarthrus Case, 1910. Тип рода — *G. wiloughbyi* Case, 1910; н. пермь, США (Техас). Череп длинный и узкий, с овальными глазницами, удлиненной предглазничной частью, достигающей 0,4 его общей длины, темненным отверстием и глубоко вырезанным в щечной области нижним краем. Длина черепа не превышает 2 см, его ширина на уровне заднего края заглазничных костей не более чем в полтора раза превышает ширину на уровне переднего края глазницы. На предчелюстной кости четыре тупых конических зуба, на челюстной кости их девять; на верхней челюсти размеры зубов постепенно увеличиваются вплоть до предпоследнего; задний зуб очень маленький.

Лобные и челюстная кости не достигают края глазницы; лобные кости явно длиннее носовых; носдри разделены отростками предчелюстных костей. Парасфеноид сравнительно широкий. Квадратная кость длинная и узкая, челюстное сочленение расположено намного впереди затылочного; затылочный мышелок, возможно,

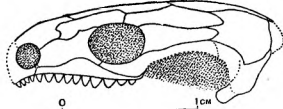


Рис. 142. *Gymnarthrus wiloughbyi* Case
Череп сбоку. Н. пермь США (Broom, 1910)

непарный. Следов боковой линии не обнаружено (рис. 142). Один вид.

Euryodus Olson, 1939. Тип рода — *E. primus* Olson, 1939; н. пермь, США (Техас). Сравнительно крупная форма, длина черепа превышает 3 см. Череп значительно расширен в

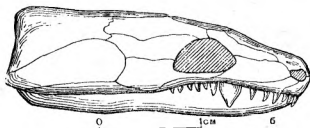
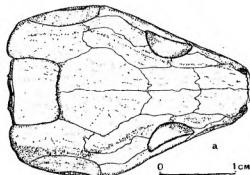


Рис. 143. *Euryodus primus* Olson.
Череп: а — сверху, б — сбоку. Н. пермь США (Olson, 1939)

заглазничной области, так что его ширина на уровне заднего края заглазничных костей почти вдвое превышает его ширину на уровне пе-

переднего края глазниц; предглазничная часть черепа не превышает 0,3 его общей длины; глазница треугольная; теменного отверстия нет. На предчелюстной кости три, на челюстной 10 конических зубов; передние шесть зубов примерно равны друг другу, седьмой резко увеличен, задние зубы постепенно увеличиваются в размерах спереди назад. Лобная и челюстная кости не достигают краев глазницы; носовые и лобные кости прямоугольные, примерно равны друг другу по размерам; заднечелюстная кость непарная. Челюстное сочленение расположено примерно на уровне затылочного; затылочный мыщелок парный. Позвонки с высокими остистыми отростками и хорошо развитыми диапофизами и парапофизами. Желобков боковой линии на черепе нет (рис. 143). Один вид.

Pariotichus Cope, 1878; *Cardiocephalus* Broili, 1904; *Isodectes* Cope, 1896 — все из н. перми США.

Род *Cardiocephalus* иногда рассматривают в качестве синонима *Gymnarthus*, а род *Iso-*

dectes относят к капториниморфным котилозаврам (Gregory, Peabody, Price, 1956).

СЕМЕЙСТВО PANTYLIDAE COPE, 1881

Специализированные моллюскоядные микророзавры с рядами крупных конических зубов на венечных и небных костях; длина скелета достигает 50 см и более. Предглазничная часть черепа составляет не менее 0,25 его общей длины; глазницы овальные; лобные кости не образуют их край. Челюстное сочленение расположено примерно на уровне затылочного. По крайней мере у рода *Pantylus* на крыше черепа позади надвисочных костей имеются таблитчатые, не соприкасающиеся с теменными, а хвостовые позвонки снабжены расположенными между позвонками свободными гемальными дугами. Ср. карбон — н. пермь.

Pantylus Cope, 1881. Тип рода — *P. cordatus* Cope, 1881; н. пермь, США (Техас). Крупная (более 50 см) форма с относительно коротким телом и слабыми парными конечностями.

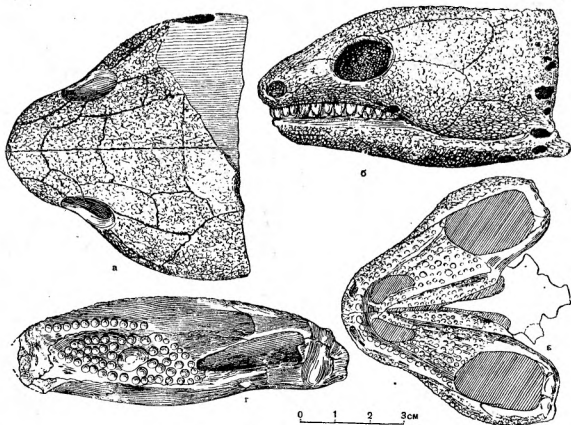


Рис. 144. *Pantylus cordatus* Cope.

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу, г — нижняя челюсть сверху. Н. пермь США (Williston, 1925)

Череп достигает в длину 10 см и более; его заглазничная часть резко расширена и превышает по ширине длину черепа. Теменного отверстия нет. На предчелюстной кости два зуба, на челюстной — более 15; передние четыре зуба округлые в поперечном сечении, остальные сжаты с боков. На небных костях не менее пяти рядов крупных зубов, на крыловидных — два-три ряда сравнительно мелких зубов. Нижняя челюсть массивная, сильно расширенная в поперечном направлении; на зубной кости один, на венечной не менее четырех рядов крупных зубов. Теменные кости в полтора раза длиннее лобных, таблитчатые кости не соприкасаются с теменными, челюстная достигает глазницы. Туловищных позвонков около 30, в том числе два крестцовых, остистые отростки позвонков сильно расширены в поперечном направлении. Ребра одноголовчатые, причленяющиеся к позвонкам межverteбрально; в хвосте невральные дуги отделены от тел позвонков швом. Передняя конечность пятипалая. Формула фаланг: 2, 3, 4, 5, 3. На брюхе панцирь из удлиненных чешуек. Следов боковой линии не обнаружено (рис. 144). Два-три вида. Н. пермь США.

Sparodus Fritsch, 1875; ср. карбон Канады и в. карбон 3. Европы. *Goniocara* Hay, 1929 (= *Goniocephalus* Broili, 1913); н. пермь США.

СЕМЕЙСТВО OSTODOLEPIDIDAE CASE, 1928

Микрозавры с уплощенным рылом, образованным носовыми и предчелюстными костями, смещенными на нижнюю поверхность головы ротовым отверстием и значительно приподнятой в заглазничной части черепа крышей черепа. Возможно, насекомоядные животные, ведущие роющий образ жизни. Крыша черепа круто опускается к затылку; соответствующая ее часть образована таблитчатыми и заднетеменными костями. Заглазничная часть черепной полости разделена горизонтальными отростками ушных костей на нижнюю (мозговую) и верхнюю части; позади эти отростки ушных костей сращены с верхней затылочной костью. Зубы длинные, острые, конические. Предглазничная часть черепа составляет не менее 0,3 его общей длины; глазницы крупные, овальные; носовое отверстие имеет форму продольной щели и расположено латерально у вентрального края роstrума; теменного отверстия нет. Череп вырезан снизу в щечной области. Затылочный мыщелок непарный. Челюстное сочленение смещено вперед от затылочного. Нижняя челюсть короткая и высокая, с широким венечным и сравнительно сильно развитым засочленовым отростком. Тело

сравнительно укорочено; туловищных позвонков 28, в том числе два шейных и два крестцовых; остистые отростки туловищных позвонков сильно расширены в поперечном направлении. Коракоид обособлен от лопатки. Следов боковой линии нет. Н. пермь. Возможно, это семейство следует относить к капториноморфным котилозаврам.

Ostodolepis Williston, 1913. Тип рода — *O. brevispinatus* Williston, 1913; н. пермь, США (Texas). Размеры около 15 см. Череп треугольный; длина роstrума около 0,15 общей

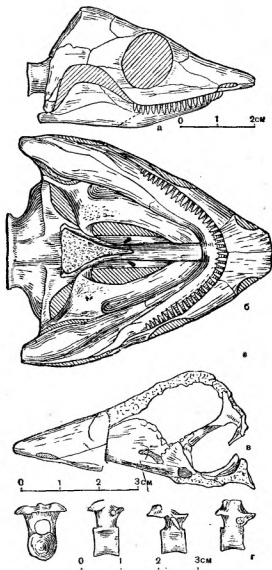


Рис. 145. *Ostodolepis brevispinatus* Williston.

Череп: а — сбоку, б — снизу ($\times \frac{1}{2}$), в — продольный срез через череп, г — позвонки. Н. пермь США (Case 1928)

длины черепа; максимальный диаметр глазницы достигает 0,8 высоты нейрокrania. Мозговая полость по объему уступает дополнительной, расположенной под крышей черепа. Предчелюстные кости целиком скрыты на нижней поверхности черепа; носовые кости несколько длиннее лобных. Скуловая и квадратноскуловая кости разобщены друг от друга вырезкой. Челюстная кость достигает нижнего края глазницы. Тело парасфеноида срастается с базисфеноидом и несет треугольную пластинку губчатой кости; мечевидный отросток сравнительно широкий и впереди достигает уровня симфиза нижней челюсти. Передний конец крыловидной кости расширен в виде поперечной пластинки; небные кости с продольным рядом зубов. Пластинчатая кость нижней челюсти не заметна снаружи. Зубы сидят в не-

глубоких альвеолах; венечная кость не несет зубов. Ребра передних восьми позвонков расширены на конце. Конечности сравнительно длинные, эпиподии почти вдвое короче проплавников, автоподии короткие и сильные. На брюхе панцирь из отдельных удлинненных чешуек (рис. 145). Один вид.

MICROSAURIA INCERTAE SEDIS

Eosauroleura Romer, 1930; *Odonterpeton* Moodie, 1916 — оба из ср. карбона США. *Rhynchia* Dawson, 1882; *Hylonomus* Dawson, 1860; *Leiocephalicus* Steen, 1934 — все из ср. карбона Канады. *Limnerpeton* Fritsch, 1883; в. карбон 3. Европы. *Petrobrachius* Credner, 1890; н. пермь 3. Европы. Возможно, часть этих родов принадлежит к капториниморфным котилозаврам.

ЛИТЕРАТУРА

Общая часть¹

Банинников А. Г. 1951. Основные черты биологии развития и размножения земноводных. «Естественн. в школе», № 2, стр. 124—141. Банинников А. Г., Денисова М. Н. 1956. Очерки по биологии земноводных. М., Унпедгиз, 168 стр. Быстров А. П. 1953. Эволюция мезозаврских позвоночных. Ежегодн. Всес. палеонтол. о-ва, т. 14, стр. 39—60.—1957. Стегоцефалы как показатели климата. В сб.: «Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии», М., Госгеолтехиздат, стр. 147—153.—1957а. Прошлое, настоящее, будущее человека. Л., Медгиз, 314 стр.

Домбровский Б. А. 1917. Сравнительно-анатомический очерк проводящего звена аппарата земноводных. Зап. Киевск. о-ва естествоисп., т. 26, стр. 1—54.—1918. Барабанная полость Алуга и брызгальце рыб. Русск. зоол. ж., т. 2, стр. 197—205. Дружинин А. Н. 1925. Новые данные об исходном положении конечностей *Quadrupeda*. Тр. II съезда зоологов, анатом. и гистол. СССР, стр. 111—113.—1932. Общее в строении конечностей *Diropis* и *Quadrupeda*. Тр. Лабор. эволюц. морфол. АН СССР, т. I, вып. 1.—1951. Основные этапы эволюционного развития парных конечностей наземных позвоночных. Тр. V Всес. съезда анатом., гистол. и эмбриол., стр. 149—154.

Ефремов И. А. 1946. О подклассе *Batrachosauria* — группа форм, промежуточных между земноводными и пресмыкающимися. Изв. АН СССР, сер. биол., № 6, стр. 615—638.—1950. Тафономия и геологическая летопись. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 24, вып. 1, 177 стр.—1952. О стратиграфии пермских краснокоричневых СССР по наземным позвоночным. Изв. АН СССР, сер. геол., № 6, стр. 49—75. Ефремов И. А., Вьюшков Б. П. 1955. Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 46, 185 стр.

Кожичкова Е. Д. 1955. Основные направления эволюционного развития лабиринтодонт. Докл. АН СССР, т. 100, стр. 163—166.

Мартьянов Н. Е. 1960. Отпечаток пятипалого следа. «Природа», № 9, стр. 115. Мензбир М. А. 1930.

¹ Работы узкоспециального содержания, цитируемые в «Общей части», в библиографии обычно приводятся под соответствующими рубриками.

О сочетании факторов, обусловивших развитие наземных позвоночных. Докл. АН СССР, т. 22, стр. 589—594. Младенцев Г. Д., Наркевич Л. Ф. 1958. Первая находка отпечатков следов четвероногих позвоночных в верхнепалеозойских песчаниках Джезказгана. «Природа», № 5, стр. 72—74.

Орлов Ю. А. 1939. К механике черепа некоторых низших *Tetrapoda*. Докл. АН СССР, т. 25, № 5, стр. 457—459.

Северцов А. Н. 1926. Происхождение наземных позвоночных. Собр. соч., т. 2, 1950, стр. 276—293. Изд-во АН СССР. Сущин П. П. 1922. Эволюция наземных позвоночных и роль геологических изменений. «Природа», стр. 153—164.—1927. Новые данные о древнейших наземных позвоночных и условиях их нахождения. Вестн. Геол. ком-та, т. 2, стр. 99—103.

Татаринов Л. П. 1958. Эволюция звуководящего аппарата низших наземных позвоночных и происхождение пресмыкающихся. Зоол. ж., т. 37, стр. 57—74.—1960. Эволюция аппарата разделения крови в сердце позвоночных. Зоол. ж., т. 39, стр. 1218—1231.—1962. Способ функционирования звуководящего аппарата лабиринтодонт. Палеонтол. ж., № 4, стр. 21—30. Терентьев П. В. Герпетология. М., Высшая школа, 336 стр. Третьяков Д. К. 1947. Древнейшие тетраподы и их происхождение. «Успехи соврем. биол.», т. 22, стр. 187—193.

Шмальгаузен И. И. 1915. Развитие конечностей амфибий. Зап. Моск. ун-та. Отд. естеств. историй, вып. 37, 263 стр.—1917. О покровных костях плечевого пояса амфибий. Русск. зоол. ж., т. 2, стр. 84—109.—1923. Пресобразование подвесочного аппарата у наземных позвоночных. Тр. I Всерос. съезда зоолог., анатом. и гистол., стр. 138—141.—1923а. К вопросу о происхождении авостилии. Русск. зоол. ж., т. 3, стр. 93—111.—1950. О гомологизации костей крыши черепа рыб и наземных позвоночных. Зоол. ж., т. 29, стр. 176—186.—1951. Значение функции в преобразовании дорсальных отделов висцерального аппарата при переходе к наземным позвоночным. Зоол. ж., т. 30, стр. 411—420.—1953. Авостилия и преобразование верхних отделов первых висцеральных дуг у низших наземных позвоночных. Зоол. ж., т. 32, стр. 30—42.—1957. О сейсмо-сенсорной системе хвостовых земноводных в связи с вопросом о происхожде-

дения наземных позвоночных. Зоол. ж., т. 36, стр. 100—112.—1957а. Механизм звукопередачи у амфибий. Зоол. ж., т. 36, стр. 1044—1063.—1957б. Биологические основы происхождения наземных позвоночных. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, стр. 3—30.—1958. История происхождения амфибий. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, стр. 39—58.—1958а. Ноадри рыб и их судьба у наземных позвоночных. Зоол. ж., т. 37, стр. 1710—1718.—1959. Вопрос о монофилии и полифилии в проблеме происхождения наземных позвоночных. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Биол., т. 64, вып. 4, стр. 15—33.

Abel O. 1919. Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin, Leipzig, 914 S. Adams L. A. 1919. A memoir on the phylogeny of the jaw muscles in recent and fossil vertebrates. Ann. N. Y. Acad. Sci., vol. 28, pp. 51—166. Arlitt T. 1909. Die Stegocephalen und ihre Stellung unter den Wirbeltieren. Naturwiss. Rundschau, Bd. 24, SS. 353—355.

Barclay O. R. 1946. The mechanics of amphibian locomotion. J. Exptl Biol., vol. 23, pp. 177—203. Barril J. 1915. Influence of Silurian-Devonian climates on the rise of air-breathing vertebrates. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 27, pp. 387—436. De Beer G. R. 1937. The development of the vertebrate skull. Oxford, 550 p. Bemmelen J. F., van. 1950. Die Anatomie der Amphibien. Proc. Kon. Nederl. Akad. Wet., Bd. 53, ss. 1348—1356. DeBlainville H. M. 1816. Prodrome d'une nouvelle distribution du règne animal. Paris, 12 p. Broili F. 1927. Über die Hautbedeckung der Archegosauridae und Actinodontidae. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 79, SS. 375—384. Brongruati A. 1800. Essai d'une classification des reptiles. Paris. Broom R. L. 1909. On the nomenclature of the elements of the amphibian shoulder girdle. Rept South Afric. Assoc. Advanc. Sci., 1908, pp. 162—166.—1913. On the origin of the chiropterygium. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 459—464. Bystrov A. P. 1935. Morphologische Untersuchungen der Dackhöfen des Schädels der Wirbeltiere. I. Der Schädel der Stegocephalen. Acta Zool., Bd. 16, SS. 65—141.—1938. Zahnstruktur der Labyrinthodonten. Acta Zool., Bd. 19, SS. 387—425.—1947. Hydrophilous and xerophilous labyrinthodonts. Acta Zool., Bd. 28, SS. 137—164.

Case E. C. 1933. Progressive chondrification in the Stegocephalia. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 72, pp. 265—283.—1946. A census of the determinable genera of the Stegocephalia. Trans. Amer. Philos. Soc., (n. s.), vol. 35, pp. 325—420. Cope E. D. 1868. Synopsis of the extinct Batrachia of North America. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, pp. 208—221.—1880. The extinct Batrachia. Amer. Naturalist, vol. 14, pp. 609—610. Cuvier G. 1836. Recherches sur les ossements fossiles, t. 10. Paris, 494 p.

Darlington P. 1948. The geographical distribution of the cold blooded vertebrates. Quart. Rev. Biol., vol. 23, pp. 105—123. Doubinger E. 1957. La néoténie chez les Stégocéphales. Bull. Soc. hist. nat. Toulouse, t. 92, pp. 1—16.

Eaton T. H. 1939. The crossoterygian hyomandibular and the tetrapod stages. J. Washington Acad. Sci., vol. 29, pp. 109—117.—1960. The aquatic origin of tetrapods. Trans. Kansas Acad. Sci., vol. 63, pp. 115—120. Edgeworth F. H. 1925. On the autostylism of Dipnoi and Amphibia. J. Anat., vol. 59, pp. 225—264.—1935. The cranial muscles of vertebrates. Cambridge, 493 p. Edinger T. 1929. Über knochen Sceleritränge. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 51, SS. 163—226. Fieremov I. A. 1958. Some considerations on biological bases of paleozoology. Vertebr. palaeont., vol. 2, № 2—3, pp. 84—87. Enlow D. H., Brown S. O. 1956. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. I. Texas J. Sci., vol. 8, pp. 405—441. Escher K. 1925. Das Verhalten der Seite-

norgane der Wirbeltiere und ihrer Nerven beim Übergang zum Landleben. Acta Zool., Bd. 6, SS. 307—414. Ewer D. W. 1955. Tetrapod limb. Sci., (n. s.), vol. 122, pp. 467—488. Evans F. G. 1939. The morphology and functional evolution of the atlas-axis complex from fish to mammals. Ann. N. Y. Acad. Sci., vol. 39, pp. 29—104.—1944. The morphological status of the modern Amphibia among the Tetrapoda. J. Morphol., vol. 74, pp. 43—100.—1946. The anatomy and function of the foreleg in salamander locomotion. Anat. Rec., vol. 95, pp. 257—281.—1959. The ancestry of modern Amphibia. A review of evidence. Univ. Kansas Publs. Mus. Nat. Hist., vol. 12, pp. 155—180.

Gadow H. 1901. Amphibia and reptiles. Cambridge, 668 p.—1933. The evolution of the vertebral column. Cambridge, 356 p. Gaupp E. 1899. Ontogenese und Phylogeneses des schallleitenden Apparats bei den Wirbeltieren. Anat. Hefte, Ergebn., Bd. 88, SS. 990—1149. Goin C. J., Goin O. B. 1956. Further comments on the origin of the tetrapods. Evolution, vol. 10, pp. 440—441. Goodrich E. S. 1930. Studies on the structure and development of vertebrates. London, 873 p. Gray J. 1944. Studies in the mechanics of the tetrapod skeleton. J. Exptl Biol., vol. 20, pp. 88—116. Gregory J. 1955. The vertebrate in geological times. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 62, pp. 593—608. Gregory W. K. 1913. Crossoterygian ancestry of the Amphibia. Sci., (n. s.), vol. 37, pp. 806—808.—1915. Present status of the problem of the origin of the Tetrapoda. Ann. N. Y. Acad. Sci., vol. 26, pp. 317—383. Gregory W. K., Camp C. L. 1918. Studies of the comparative myology and osteology. III. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 38, pp. 447—563. Gregory W. K., Miner R., Noble G. K. 1923. The carpus of *Eryops* and the structure of the primitive chiropterygium. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 48, pp. 279—288. Gregory W. K., Raven H. C. 1941. Studies on the origin and early evolution of paired fins and limbs. Ann. N. Y. Acad. Sci., vol. 42, pp. 273—360. Günther G. 1956. The origin of the tetrapod limb. Sci., (n. s.), vol. 123, pp. 495—496.

Haines R. W. 1939. A revision of the extensor muscles of the forearm in tetrapods. J. Anat., vol. 73, pp. 211—233. Haeckel E. 1874. Anthropogenie. Leipzig, 732 S. Hertke K. 1941. Die Physiologie der Amphibien. Handbuch der Zoologie von W. Kieckhefer, Bd. 6, H. 2, Lief. 3. Berlin, 128 S. Hoffmann G. 1873—1878. Amphibia. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 6. Leipzig, 726 S. Holmgren N. 1933. On the origin of the tetrapod limb. Acta Zool., vol. 14, pp. 185—295.—1939. Contribution to the question of the origin of the tetrapod limb. Acta Zool., vol. 20, pp. 89—124.—1949. Contribution to the question of the origin of the tetrapods. Acta Zool., vol. 30, pp. 459—484.—1959a. On the tetrapod limb problem again. Acta Zool., vol. 30, pp. 485—508. Holmgren N., Pehrson T. 1949. Some remarks on the ontogenetical development of the sensory lines on the cheeks in fishes and amphibians. Acta Zool., vol. 30, pp. 249—314. Howell A. B. 1935. The primitive carpus. J. Morphol., vol. 57, pp. 105—112.—1935a. Morphogenesis of the shoulder architecture. III. Amphibia. Quart. Rev. Biol., vol. 10, pp. 397—431.—1938. Morphogenesis of the architecture of hip and thigh. J. Morphol., vol. 62, pp. 177—218. Huet F., von. 1926. Zur Frage der phylogenetischen Bedeutung des Wirbelbaues der Tetrapoden. Paläontol. Z., Bd. 7, SS. 260—267.—1931. Amphibia. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 1, SS. 275—312. Jena.—1940. Die Bedeutung der doppelköpfigen Caudalrinne. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 115—118.—1942. Die Wirbelstrukturen der Tetrapoden und ihre stammesgeschichtliche Wichtigkeit. Paläontol. Z., Bd. 23, SS. 219—236.—1944. Paläontologische Grundzüge der Stammesgeschichte der früheren Tetrapodenstämme. Z. Wiss. Zool., Bd. 156,

- SS. 256—289.—1954. The principles of early tetrapod classification. Amer. J. Sci., vol. 252, pp. 181—185.—1956. Grundsätzliches zur Stammesgeschichte der Tetrapoden. *Paläontol. Z.*, Bd. 30, SS. 26—29.—1956a. Ontogenetische Begründung der Anfänge der Phylogenie. *Anat. Anz.*, Bd. 103, SS. 447—449.—1956b. Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. *Jena*, 716 S.—1957. The mode of branching in the early history of tetrapods. *Ann. a. Mag. Nat. Hist.*, (2), vol. 9, pp. 910—912.—1958. Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. *Nachträge u. Ergänzungen*. *Jena*, 58 S.—1959. Weshalb werden die Labyrinthodonten Amphibien genannt? *Zool. Anz.*, Bd. 163, H. 9/10, SS. 263—266.
- Inger R. F. 1957. Ecological aspects of the origin of the tetrapods. *Evolution*, vol. 11, pp. 373—376.
- Jaeger G. F. 1828. Über die fossile Reptilien, welche in Württemberg aufgefunden worden sind. Stuttgart, SS. 35—38. Jarvic E. 1942. On the structure of the snout of the crossopterygians and lower gnathostomes in general. *Zool. Bidr. Uppsala*, vol. 21, pp. 237—675.—1955. The oldest tetrapods and their forerunners. *Sci. Monthly*, vol. 80, pp. 141—154.—1960. Théories de l'évolution des vertébrés. Paris, 104 p.
- Kesteven H. L. 1941. The origin of the Tetrapoda. Melbourne. Kuhn O. 1939. Die fossilen Amphibien. Berlin, 97 S.—1957. Amphibien und Reptilien stellen nur eine Klasse der Wirbeltiere dar. *Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh.*, SS. 37—42.—1958. Die Fährten der vorzeitlichen Amphibien und Reptilien. *Bamberg*, 64 S.—1959. Die phylogenetische Bedeutung des Wirbels aus der ältesten Tetrapoden. *Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh.*, SS. 23—34.—1960. Amphibia. *Fossilium Catalogus*, I: Animalia, pt. 97, 164 S.
- Lehman J. P. 1955. Amphibiens. Generalités. *Traité de paléontologie*, ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 3—52. Paris.—1956a. Les fusions d'os exosquelettiques (dermiques) chez les stégocéphales. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, t. 241, pp. 1154—1157.—1956. L'évolution des Dipneustes et l'origine des urodèles. Paris, pp. 69—76.
- Nauck E. T. 1924. Die Beziehungen zwischen Beckengürtelstellung und Gliedmassenstellung bei Tetrapoden. *Vertebrat. Morphol. Jahrb.*, Bd. 53, SS. 1—47.—1938. Extremitätenknochen der Tetrapoden. In: *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere* von L. Bolk, E. Göppert u. a., Bd. 5, SS. 71—248. Berlin. Nilsson T. 1939. Cleithrum und Humerus der Stegocephalen und rezenten Amphibien, auf Grund neuer Funde von *Platystrogon depressus* Jaekel. *Acta Univ. Lund.*, (N.F.), Bd. 35, N. 10, SS. 1—39.—1943. On the morphology of the lower jaw of Stegocephalia with special reference to Eotriassic stegocephalians from Spitzbergen. I. Descriptive part. *Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl.*, (3), Bd. 20, N. 9, SS. 1—46.—1944. On the morphology of the lower jaw of Stegocephalia, with special reference to Eotriassic stegocephalians from Spitzbergen. II. General part. *Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl.*, (3), Bd. 21, N. 1, SS. 1—70. Noble G. K. 1931. The Biology of the Amphibia. N. Y., 577 p. Nopcsa F. 1931. Notes on Stegocephalia and Amphibia. *Proc. Zool. Soc. London*, 1930, pp. 979—995.—1934. The influence of geological and climatological factors on the distribution of non-marine fossil reptiles and Stegocephalia. *Quart. J. Geol. Soc. London*, vol. 90, pp. 76—140.
- Olson E. C. 1936. The dorsal axial musculature of certain primitive Permian tetrapods. *J. Morph.*, vol. 59, pp. 265—311. Oppel L. 1811. Die Ordnungen, Familien und Gattungen der Reptilien. München. Orton G. L. 1954. Original adaptive significance of the tetrapod limb. *Sci.*, (n. s.), vol. 120, pp. 1042—1043. Owen R. 1842. On the teeth of the species of the genus *Labyrinthodon*. *Ann. a. Mag. Nat. Hist.*, vol. 8, pp. 58—61.
- Parrington F. R. 1949. A theory of the relations of lateral lines to dermal bones. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 119, pp. 65—78.—1949a. Remarks on a theory of the evolution of the tetrapod middle ear. *J. Laryngol. a. Otol.*, vol. 63, pp. 580—595.—1956. The pattern of dermal bones in primitive vertebrates. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 127, pp. 389—411.—1959. A note on the labyrinthodont middle ear. *Ann. a. Mag. Nat. Hist.*, (13), vol. 2, pp. 24—28.
- Quenstedt F. A., von. 1850. Die Mastodontosaurier im grünen Keupersandstein Württembergs sind Batrachier. Tübingen, 34 S.
- Reinhach W. 1950. Über den schallleitenden Apparat der Amphibien und Reptilien. *Z. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, Bd. 114, SS. 449—486.—1950a. Phylogenetische Wandlungen am Wisceralschädel der niederen Wirbeltiere. *Fortschr. Wiss.*, Bd. 26, SS. 208—211. Remane A. 1936. Die Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge. In: *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere* von L. Bolk, E. Göppert u. a., Bd. 4, SS. 1—206. Berlin. Ribbing L. 1938. Die Muskeln und Nerven der Extremitäten. In: *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere* von L. Bolk, E. Göppert u. a., Bd. 5, SS. 543—682. Berlin. Romer A. S. 1922. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 46, pp. 517—606.—1935. Early history of Texas Redbeds vertebrates. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, vol. 46, pp. 1597—1658.—1939. An amphibian graveyard. *Sci. Monthly*, vol. 49, pp. 337—339.—1940. Review of «Die fossilen Amphibien» by O. Kuhn. *J. Paleontol.*, vol. 14, pp. 389—391.—1940a. Mirror image comparison of upper and lower jaws in primitive tetrapods. *Anat. Rec.*, vol. 77, pp. 175—179.—1941. Notes on the crossopterygian hyomandibular and brancinae. *J. Morphol.*, vol. 69, pp. 141—160.—1941a. Earliest land vertebrates of this continent. *Sci.*, (n. s.), vol. 94, pp. 279—281.—1945. Vertebrate paleontology, 2d ed. Chicago, 687 p.—1947. Review of the Labyrinthodontia. *Bull. Mus. Compar. Zool.*, vol. 99, pp. 1—368.—1956. The early evolution of land vertebrates. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, vol. 100, pp. 157—167.—1957. Origin of the amniote egg. *Sci. Monthly*, vol. 85, pp. 57—63. Romer A. S., Byrne F. 1931. The pes of *Diadectes*. *Palaeobiologica*, vol. 4, pp. 26—39. Romer A. S., Edinger T. 1942. The endocranial casts and brains of living and fossil Amphibia. *J. Compar. Zool.*, vol. 77, pp. 355—389. Romer A. S., Witter R. V. 1941. The skin of the rhabditomous amphibian *Eryops*. *Amer. J. Sci.*, vol. 239, pp. 822—824.
- Sarazin P., Sarazin S. 1887—1890. *Ergebnisse naturwissenschaftliche Forschungen auf Ceylon*. Bd. 2. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Ceylonischen Blindwühle *Ichthyophis glutinosus* L. Wiesbaden. Save-Söderbergh G. 1934. Some points of view concerning the evolution of the vertebrates and the classification of this group. *Arkiv Zool.*, (A), Bd. 26, pp. 1—20.—1935. On the dermal bones of the head in labyrinthodont stegocephalians and primitive Reptilia, with special reference to Eotriassic stegocephalians from East Greenland. *Mémoires. Grönland*, Bd. 98, N. 3, SS. 1—211.—1936. On the morphology of Triassic stegocephalians from Spitzbergen, and the interpretation of the endocranium in the Labyrinthodontia. *Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl.*, (3), Bd. 16, N. 1, SS. 1—181.—1944. New data on the chondrocranium of Triassic Labyrinthodontia. *Arkiv Zool.*, (A), Bd. 36, SS. 1—9.—1945. Notes on the trigeminal musculature in the non-mammalian tetrapods. *Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal.*, (4), vol. 13, pp. 5—56. Schaeffer B. 1941. The morphological and functional evolution of the tarsus in amphibians and reptiles. *Bull. Amer. Mus.*

Nat. Hist., vol. 78, pp. 395–472. Scheuchzer A. J. 1726. Homo diluvii testis. Zurich, 24 S. Schmalhausen I. I. 1959. The origin of the Amphibia. Proc. XV Internat. Congr. Zool., pp. 455–458. Schwartz H. 1908. Über die Morphogenie der Wirbelsäule der Tetrapoden. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, SS. 345–329. Schwartz W. 1935. Das Handgelenk der Amphibien. Morphol. Jahrb., Bd. 75, SS. 634–648. Semon R. 1901. Über das Verwandtschaftsverhältnis der Dipnoer und Amphibien. Zool. Anz., Bd. 24, SS. 180–188. Stadtmüller F. 1936. Krania und Wisceralskelett der Stegocephalen, Amphibien und Sauropsiden. In: «Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere» von L. Bolke, E. Göppert u. a., Bd. 4, SS. 501–687. Berlin. Steiner H. 1921. Hand und Fuss der Amphibien. Anat. Anz., Bd. 53, SS. 513–542. Stensiö E. A. 1947. The sensory lines and dermal bones on the cheek in fishes and amphibians. Kgl. Svenska Vetenskapsakad. Handl. (3), vol. 24, N. 3, SS. 1–196. Sushkin P. P. 1927. On the modification of the mandibular and hyoid arches and their relations to the braincase in the early Tetrapoda. Paleontol. Z., Bd. 8, SS. 263–321. Szarski H. 1961. Pochodzenie płazów. Warszawa, 158 p.—1962. The origin of the Amphibia. Quart. Rev., vol. 37, pp. 189–241.

Tumarkin A. 1948. On the evolution of the auditory perylimbic system. J. Laryngol. a. Otol., vol. 62, pp. 691–701.—1949. On the evolution of the auditory conducting apparatus. A new theory based on functional considerations. J. Laryngol. a. Otol., vol. 63, pp. 119–216.—1955. On the evolution of the auditory conducting apparatus: a new theory based on functional considerations. Evolution, vol. 9, pp. 221–243.

Vogt C. 1854. *Archegosaurus* und alle Labyrinthodonten sind Amphibien, nicht Reptilien. Neues Jahrb. Mineral., Geogn., u. Petrefaktenkunde, SS. 676–677. V. V. igit E. 1935. Die Erhaltung von Epithelzellen mit Zellkernen, von Chromatophoren und Corium in fossiler Froschnaut aus der mittelmiozänen Braunkohle des Geiselsteins. Nova Acta Leopold., (N. F.), Bd. 3, SS. 339–360.—1937. Weichteile an Fischen, Amphibien und Reptilien aus der eoziänen Braunkohle des Geiselsteins. Nova Acta Leopold., (N. F.), Bd. 5, SS. 113–142.

Watson D. M. S. 1913. On the primitive tetrapod limb. Anat. Anz., vol. 44, pp. 24–27.—1914. The early evolution of the Amphibia. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., 1913, 532 p.—1917. The evolution of the tetrapod shoulder girdle and fore-limb. J. Anat., vol. 52, pp. 1–63.—1919. The structure, evolution and origin of the Amphibia. The corders: Rhachitomi and Stereospodii. Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 209, pp. 1–73.—1919a. Notes on Mr. Kesteven's paper on the pterygoids in Amphibia and reptiles and the parasphenoid. J. Anat., vol. 55, pp. 239–240.—1926. The evolution and origin of the Amphibia. Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 214, pp. 169–257.—1951. Paleontology and modern biology. New Haven, 216 p. Werner F. 1931. Amphibia. In: «Handbuch der Zoologie» von W. Kükenthal, Bd. 6, H. 2, Lief. 1–2, 208 S. Berlin. Westoll T. S. 1938. Ancestry of the tetrapods. Nature, vol. 141, pp. 127–128.—1942. Relationships of some primitive tetrapods. Nature, vol. 150, pp. 121–122.—1943. The origin of the tetrapods. Biol. Rev., vol. 18, pp. 78–98.—1943a. The origin of the primitive tetrapod limb. Proc. Roy. Soc. London, (B), vol. 131, p. 373–393.—1943b. The hyomandibular of *Eusthenopteron* and the tetrapod middle ear. Proc. Roy. Soc. London, (B), vol. 131, pp. 393–414.—1950. Some aspects of growth studies in fossils. Proc. Roy. Soc. London, (B), vol. 137, pp. 490–509. Williston S. W. 1913. The primitive structure of the mandible in amphibians and reptiles. J. Geol., vol. 21, pp. 625–627.

Zittel K. A. 1890. Handbuch der Paläontologie. Bd. 2. München, 900 S.—1930. Text-book of paleontology. 2nd ed., vol. 2. London, 646 p.

Labyrinthodontia

Амалицкий В. П. 1921. Dinosauridae. Северо-Двинские раскопки проф. В. П. Амалицкого, вып. 1. Петрогр., 16 стр.

Быстров А. П. 1935. Некоторые данные о структуре и росте накладных костей стегоцефалов. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. 14, вып. 4, стр. 583–610.—1951. Диназавры из верхнеремских отложений на р. Волге. Вopr. палеонтолог., т. 1, стр. 7–9. Быстров А. П., Ефремов И. А. 1940. *Benthosaurus sustini* Efr.—лабиринтодонт из эотриаса р. Шарженки. Тр. Палеонтолог. ин-та АН СССР, т. 10, вып. 1, стр. 1–152.

Вьюшкова Б. П. 1955. О фауне перхнеремских наземных позвоночных с реки Малая Кинель. Тр. Палеонтолог. ин-та АН СССР, т. 49, стр. 176–189.—1957. Тулыкозавр—новая палеонтологическая загадка. «Природа», № 9, стр. 112–113.

Ефремов И. А. 1928. К фауне пермотриаса Волго-Двинского водораздела. Тр. III всерос. съезда зоологов, анатом. и гистол., 1927, стр. 116–117.—1928a. Об условиях нахождения остатков лабиринтодонт в верховских отложениях горы Большое Богдо Астраханской губ. Тр. Геол. музея АН СССР, т. 3, стр. 9–14.—1928b. Местонахождение стегоцефалов на северо-востоке Европейской части СССР. Докл. АН СССР, № 1, стр. 15–20.—1930. Остатки стегоцефалов с р. Камы. Тр. Геол. музея АН СССР, т. 6, стр. 173–179.—1932. Материалы по пермтриасовым лабиринтодонт. Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, т. 1, стр. 57–67.—1937. О стратиграфическом подразделении континентальной перми и триаса СССР по фауне наземных позвоночных. Докл. АН СССР, нов. сер., т. 16, № 2, стр. 121–126.—1937a. О лабиринтодонтах СССР. III. *Melosaurus uralsensis* Н. von Meyer. Тр. Палеонтолог. ин-та АН СССР, т. 8, вып. 1, стр. 7–17.—1937b. О лабиринтодонтах СССР. IV. Заметки об утратяных формах *Zugosaurus* и *Chalosaurus*. Тр. Палеонтолог. ин-та АН СССР, т. 8, вып. 1, стр. 17–27.—1939. Первый представитель древнейших четвероногих из Сибири. Докл. АН СССР, т. 23, № 1, стр. 107–110.—1939a. О развитии пермской фауны тетрапод СССР и разделение континентальной перми на стратиграфические зоны. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, стр. 272–289.—1940. О лабиринтодонтах из эотриасовых отложений бассейна Верхней Волги. Тр. Палеонтолог. ин-та АН СССР, т. 10, вып. 2, стр. 6–23.—1940a. Новые находки эотриасовых лабиринтодонт в Примитиве. Тр. Палеонтолог. ин-та АН СССР, т. 10, вып. 2, стр. 23–31.—1941. Краткий обзор фауны пермских и триасовых тетрапод СССР. «Сов. геология», № 5, стр. 96–103.—1952. О мине Е. М. Локтевича «Стратиграфия перхнеремских отложений Камского Приуралья». Изв. АН СССР, сер. геол., № 2, стр. 147–151.—1953. Ветер находка пермского земноводного в Тулусском бассейне Сибири. Докл. АН СССР, т. 91, № 4, стр. 943–946. Ефремов И. А., Кузьмин Ф. М. 1932. Пермтриас северной части Русской платформы и его местонахождение лабиринтодонт. Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, т. 1, стр. 207–215.

Залесский Ю. М. 1947. Первая находка брахиозавра на Урале. «Природа», № 11, стр. 79–80.

Конжукова Е. Д. 1953. Нижнеремская фауна наземных позвоночных Северного Приуралья (бассейн р. Иты). Докл. АН СССР, т. 89, № 4, стр. 723–726.—1955. Пермские и триасовые лабиринтодонт Поволжья

и Приуралья. Тр. Палеонтол. ин-та, т. 49, стр. 5—88.—1955а. *Platypus stuckenbergi* Traut.—археозавридный лабиринтодонт нижних зон верхней перми Приуралья. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 49, стр. 89—127.—1956. Итинская фауна нижней перми Приуралья. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 62, стр. 5—50.—1963. Находка филоспондиальных в нижней перми СССР. Палеонтол. ж., № 4, стр. 141. Кузьмин Ф. М. 1928. Находка ископаемых позвоночных на р. Юг. Геол. вестн., т. 7, вып. 4—6, стр. 5—10.—1933. Местонахождение лабиринтодонт в пестроцветной толще северной части Окско-Двинского вала. Тр. Палеозол. ин-та АН СССР, т. 2, стр. 283—287.—1935. Нижнетриасовые стегоцефалы Окско-Двинского вала. Ежегодн. Русск. палеонтол. о-ва, т. 10, стр. 39—48.—1938. Прimitивные черты в структуре черепа поздних стегоцефалов. «Проблемы палеонтология», т. 4, стр. 9—45.

Новожилов Н. И. 1940. Об остатках амфибий из пермских медистых песчаников Каргалинских рудников Западного Приуралья. Изв. АН СССР, стр. биол., № 3, стр. 420—425.

Очев В. Г. 1958. К вопросу о сопоставлении средних и верхне-триасовых отложений Чкаловского и Башкирского Приуралья. Научн. докл. высш. школы. Геол.-геогр. а., № 3, стр. 99—103.—1958а. Новые данные по фауне триасовых позвоночных Оренбургского Приуралья. Докл. АН СССР, т. 122, № 3, стр. 485—488.

Пантелеев Ф. П. 1947. Об открытии нижнетриасовых лабиринтодонт на Донской луке. Докл. АН СССР, т. 58, № 9.

Рябинин А. Н. 1916. Ядро черепа *Melosaurus uralensis* H. von Meyer. Изв. Геол. ком-та, т. 35, № 6, стр. 615—626.—1925. *Trematosuchus jakobovi* nov. sp. из нижнетриасовых отложений окрестностей г. Рыбинска. Изв. Геол. ком-та, т. 45, стр. 519—528.—1928. Находка остатков морских лабиринтодонт из нижнего триаса Уссурийского края. Вестн. Геол. ком-та, т. 3, № 9—10.—1930. *Wellgusaurus angustifrons* nov. gen., nov. sp. из нижнего триаса Восточного края. Ежегодн. Русск. палеонтол. о-ва, т. 8, стр. 49—71.

Сушкин П. П. 1923. К морфологии черепа стегоцефалов. Тр. I Всероссий. съезда зоолог., анатом. и гистол., стр. 133—134.

Шнишкин М. А. 1960. О новом семействе триасовых лабиринтодонт Yarengiidae. Палеонтол. ж., № 1, стр. 97—106.—1960а. Новый триасовый трематозаврид *Inflectosaurus amplius*. Палеонтол. ж., № 2, стр. 130—148.—1961. Новые данные о *Tupilacosaurus*. Докл. АН СССР, т. 136, № 4, стр. 938—941. Шмальгаузен И. И. 1956. Некоторые данные об образе жизни древнейших стегоцефалов (Ichthyostegidae). Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 21, стр. 401—418.

Яковлев Н. Н. 1916. Триасовая фауна позвоночных из пестроцветной толщи Вологодской и Костромской губерний. Геол. вестн., т. 2, вып. 4, стр. 157—165.

Amalitzky V. P. 1924. On the Dvynosauridae, a family of labyrinthodonts from the Permian of Russia. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (9), vol. 13, pp. 50—64. Amnol L. 1889. Die permischen Amphibien der Rheinplaz. Münch. 119 S. Andrews C. W. 1912. *Batrachops huxleyi* in South Africa. Zoologist, (4), vol. 16, pp. 115—116. Augusta J. 1936. Ein Stegocephalen Bauchpanzer aus dem mährischen Perm und Bemerkungen zu den Bauchpanzern der Gattung *Melanerpeton* Fr. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B., SS. 453—464.—1936a. Die Stegocephalen aus dem unteren Perm der Boskovicer Fürche in Mähren. Trav. Inst. géol., paléontol. Univ. Charles, pp. 1—64.—1937. O novém výskytu *Melanerpeton* v českém permu a několi k poznámek k jejich zeměpisnému roz-

šífen Příroda (Brno), Bd. 30, N 6, SS. 1—4.—1938. Bemerkungen zu den Stegocephalen *Melanerpeton pusillum* Fr. und *Branchiosaurus umbrinosus* Fr. aus dem böhmischen Perm. Věst. Královské české společnosti nauk. Trída mat.-přirodověd., 1937, N 4, SS. 1—15.—1939. Příspěvek k poznání ontogenetického vývoje stegocephala *Branchiosaurus umbrinosus* Fr. ze spodnopermských vápenců z Olivětina u Brumova v čechách. Věstn. Královské české společnosti nauk. Trída mat.-přirodověd., 1938, N 13, SS. 1—10.—1940. O Stegocephalu *Branchiosaurus salamandroides* Fr. ze svrchního karbonu z Třemošné u Plzně. Věstn. Královské české společnosti nauk. Trída mat.-přirodověd., 1939, N 16, SS. 1—6.

Baird D. 1957. Rhachitomosus vertebrae in the loxomand amphibian *Megaloccephalus*. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 68, p. 1690. Baur G. 1886. Der älteste Tarsus (Archegosaurus). Zool. Anz., Bd. 9, SS. 104—106.—1896. The Stegocephalia: a phylogenetic study. Anat. Anz., Bd. 11, SS. 657—673.—1897. *Archegosaurus*. Amer. Naturalist, vol. 31, pp. 975—980. Boonstra L. D. 1940. Two new rhachitome Labyrinthodontiers. Tyskr. wetenskap. kuns., (N. F.), Bd. 1, SS. 195—198. Boule M., Glaudeud P. 1893. Le *Calibachton*, nouveau reptile du Permien d'Autun. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 117, pp. 646—648. Branca W. 1887. *Weissia bavarica* gen. nov., sp. nov. ein neuer Stegocephale aus dem unteren Rothliegenden. Jahrb. Kgl. preuss. Geol. Landesanst., Bd. 7, SS. 22—39. Branson E. B. 1905. Structure and relationships of American Labyrinthodontidae. J. Geol., vol. 13, pp. 568—610. Branson E. B., Mehl M. G. 1928. Auditory organ of some Labyrinthodonts. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 39, p. 301.—1928a. Triassic vertebrate fossils from Wyoming. Sci., (n. s.), vol. 67, pp. 325—326.—1929. Triassic amphibians from the Rocky Mountain region. Univ. Missouri Stud., vol. 4, pp. 155—255. Broili F. 1899. Ein Beitrag zur Kenntnis von *Eryops megacephalus* Cope. Palaeontographica, Bd. 46, SS. 61—84.—1904. Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas. Palaeontographica, Bd. 51, SS. 1—120.—1905. Beobachtungen an *Cochleosaurus bohemicus* Fritsch. Palaeontographica, Bd. 52, SS. 1—16.—1906. Ein Stegocephalenrest aus den bayerischen Alpen. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 568—671.—1908. Über *Sclerocephalus* aus dem Gaskohle von Nürnberg und das Alter dieser Ablagerungen. Jahrb. Kais. kgl. Geol. Reichsanst., Bd. 58, SS. 49—70.—1908a. Über die rhachitomos Wirbel der Stegocephalen. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 60, Monatsber., SS. 235—240.—1913. Über zwei Stegocephalenreste aus dem lexanischen Perm. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 96—100.—1913a. Unser Wissen über die ältesten Tetrapoden. Fortsch. Naturwiss., Forschung., Bd. 8, SS. 51—93.—1915. Über *Capitosaurus arenaceus* Münster. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 569—575.—1917. Unpaare Elemente im Schädel von Tetrapoden. Anat. Anz., Bd. 49, SS. 561—576.—1926. Über *Sclerocephalus häuseri* Goldfuss. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Abt., SS. 199—222.—1927. Ein Stegocephalenrest aus dem Hauptmuschelkalk von Pöppelauer (Unterfranken). Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B., SS. 18—21. Broili F., Schröder J. 1937. Beobachtungen an Wirbeltieren der Karroformation. XXV. Über *Micropholis* Huxley. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Abt., SS. 19—38.—1937a. Beobachtungen an Wirbeltieren der Karroformation. XXVI. Über *Lydekkerina* Broom. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Abt., SS. 39—57.—1937b. Beobachtungen an Wirbeltieren der Karroformation. XXVII. Über einen *Capitosauriden* aus der Cynognathus-Zone. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Abt., SS. 97—117. Broom R. L. 1903. On a new Stegocephalian (*Batrachosuchus browni*) from the Karroo beds of Alwal North, South Africa. Geol. Mag., (4), vol. 49, pp. 499—501.—1904. On a new South African Labyrinthodont (*Cyclotosaurus*

albertyni). Rec. Albany Mus., vol. 1, pp. 178—180.—1909. Notice on some new South African fossil amphibians and reptiles. Ann. South Afric. Mus., vol. 7, pp. 270—278.—1912. Note on the temnospondylous stegocephalian *Rhinesuchus*. Trans. Geol. Soc. South Africa, vol. 14, pp. 79—81.—1913. On a new South African stegocephalian (*Phrynosuchus whitii*). Ann. South Afric. Mus., vol. 12, pp. 6—17.—1913a. On the structure of the mandible in the Stegocephalia. Anat. Anz., Bd. 45, SS. 73—78.—1913b. Studies on the Permian temnospondylous stegocephalians of North America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 563—596.—1915. On the Triassic stegocephalians *Brachyops*, *Bothriceps* and *Lydekkerina*, gen. nov. Proc. Zool. Soc. London, pp. 363—368.—1930. Notes on some labyrinthodonts in the Transvaal Museum. Ann. Transvaal Mus., vol. 14, pp. 1—10.—1948. A contribution to our knowledge of the vertebrates of the Karroo beds of South Africa. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, vol. 61, pp. 677—629.—1950. A new small labyrinthodont from the Karroo beds of South Africa. Ann. Transvaal Mus., vol. 21, pp. 251—252. Brown B. 1933. A new genus of Stegocephalia from the Triassic of Arizona. Amer. Mus. Novitates, N 640, pp. 1—4. Bulman O. M. B. 1928. Additional notes on some branchiosaurs from Oederheim. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (10), vol. 1, pp. 250—255. Bulman O. M. B., Whittard W. F. 1926. On *Branchiosaurus* and allied genera (Amphibia). Proc. Zool. Soc. London, pp. 533—579. Burmeister H. 1849. Die Labyrinthodonten aus dem bunten Sandstein von Bernburg. I. Abt. Trematosaurus. Berlin, 71 S.—1850. Die Labyrinthodonten aus dem saarbrückner Steinkohlengebirge. 3. Abt. *Archegosaurus*. Berlin, 74 S. Bystron A. P. 1938. *Doinsosaurus* als neotriestische Form der Stegocephalien. Acta Zool., Bd. 19, SS. 209—235.—1939. Blutgefäßsystem der Labyrinthodonten. Acta Zool., Bd. 20, SS. 125—155.

Cabrera A. 1944. Sobre un estegocéfal de la provincia de Mendoza. Notas Museo La Plata; Paleontol., t. 9, pp. 421—429. Case E. C. 1900. The vertebrates from the Permian bone bed of Vermilion county, Illinois. J. Geol., vol. 8, pp. 698—729.—1903. New or little known vertebrates from the Permian of Texas. J. Geol., vol. 11, pp. 394—403.—1907. Additional description of the genus *Zatrachys* Cope. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 23, pp. 665—668.—1908. Description of vertebrate fossils from the vicinity of Pittsburgh, Pennsylvania. Ann. Carnegie Mus., vol. 4, pp. 234—241.—1910. New of little known reptiles and amphibians from the Permian of Texas. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 28, pp. 163—181.—1911. Revision of the Amphibia and Pisces of the Permian of North America. Publs. Carnegie Inst. Washington, N 146, pp. 1—179.—1915. The Permian-Carboniferous red beds of North America and their vertebrate fauna. Publs. Carnegie Inst. Washington, N 207, pp. 1—176.—1917. The environment of the amphibian fauna at Linton, Ohio. Amer. J. Sci., (4), vol. 44, pp. 124—136.—1920. On a very perfect thoracic shield of a large labyrinthodont in the geological collections of university of Michigan. Occasion Pap. Mus. Zool., Univ. Michigan, N 82, pp. 1—3.—1922. New reptiles and stegocephalians from the Upper Triassic of Western Texas. Publs. Carnegie Inst. Washington, N 321, pp. 1—84.—1924. Some new specimens of Triassic vertebrates in the Museum of geology of the university of Michigan. Pap. Michigan Acad. Sci., vol. 4, pp. 419—424.—1926. Environment of tetrapod life in the late Paleozoic of regions other than North America. Publs. Carnegie Inst. Washington, N 375, pp. 1—211.—1931. Description of a new species of *Buettneria* with a discussion of the brachiacae. Contribs. Mus. Paleontol., Univ. Michigan, vol. 3, pp. 187—206.—1932. A collection of stegocephalians from Curry county, Texas. Contribs. Mus. Paleontol., Univ. Michigan, vol. 4, pp. 1—56.—1935. Description of a collection of associated skeletons of

Trimerorhachis. Contribs. Mus. Paleontol., Univ. Michigan, vol. 4, pp. 227—245. Case E. C., Willis J. S. W. 1913. A description of *Aspidosaurus novomexicanus*. Publs. Carnegie Inst. Washington, N 181, pp. 7—9. Chrypsloff G., Kampe A. 1958. Fund eines *Branchiosaurus* cf. *amblystomus* Credner im Gebiet Löbejün bei Halle. Geologie, Bd. 7, SS. 960—964. Colbert E. H. 1948. Triassic life in the South-Western United States. Trans. N. Y. Acad. Sci., (2), vol. 10, pp. 229—235.—1955. Scales in the Permian amphibian *Trimerorhachis*. Amer. Mus. Novitates, N 4740, pp. 1—17. Colbert E. H., Imbrie J. 1956. Triassic metoposaurid amphibians. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 110, pp. 401—452. Colbert E. H., Romer A. S. 1962. The Mesozoic tetrapods of South America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 99, pp. 237—254. Cope E. D. 1866. Observations on extinct vertebrates of the Mesozoic Red Sandstone. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, pp. 208—221.—1868. Two Batrachians from North Carolina. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, pp. 211—212.—1869. Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. Trans. Amer. Philos. Soc., vol. 14, pp. 1—252.—1871. Supplement to the «Synopsis of the extinct Batrachia and Reptilia of North America». Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 12, pp. 41—52.—1871a. Observations on the extinct Batrachian fauna of the Carboniferous of Linton, Ohio. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 12, p. 177.—1871b. Observations on *Sauropsis remex* and *Osteocephalus amphimus*. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, p. 53.—1873. On a some new Batrachia and fishes from the coal-measures of Linton, Ohio. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, vol. 12, pp. 340—343.—1874. Supplement to the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. Trans. Amer. Philos. Soc., vol. 15, pp. 261—278.—1875. Synopsis of the extinct Batrachia from the Coal-measures. Rept. Geol. Surv. Ohio, vol. 2, Paleontol., pp. 349—411.—1875a. The extinct Batrachia of Ohio. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, p. 16.—1876. On some extinct reptiles and Batrachia. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, p. 357.—1877. A continuation of researches among the Batrachia of the Coal-measures of Ohio. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 16, pp. 573—579.—1877a. Description of extinct Vertebrata from the Permian and Triassic formations of the United States. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 17, pp. 182—193.—1878. Description of the extinct Batrachia and Reptilia from the Permian formation of Texas. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 17, pp. 505—530.—1880. Second contribution to the history of the Vertebrata of the Permian formation of Texas. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 19, pp. 38—58.—1881. The Permian formation of New Mexico. Amer. Naturalist, vol. 15, pp. 1020—1021.—1882. Third contribution to the history of the Vertebrata of the Permian formation of Texas. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 20, pp. 447—474.—1883. Fourth contribution to the history of the Vertebrata of the Permian formation of Texas. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 20, pp. 628—636.—1884. The Batrachia of the Permian period of North America. Amer. Naturalist, vol. 18, pp. 26—39.—1885. Second continuation of researches among the Batrachia of the Coal-measures of Ohio. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 22, pp. 405—408.—1888. On the intercurrent of terrestrial vertebrates. Trans. Amer. Philos. Soc., vol. 16, pp. 243—253.—1888a. Systematic catalogue of the species of vertebrates found in the beds of Permian epoch of North America. Trans. Amer. Philos. Soc., vol. 16, pp. 285—297.—1888b. On the shoulder girdle and extremities of *Eryops*. Trans. Amer. Philos. Soc., vol. 16, pp. 362—367.—1895. A batrachian armadillo. Amer. Naturalist, vol. 29, p. 998.—1896. Permian land vertebrates with carapaces. Amer. Naturalist, vol. 30, p. 936. Cope E. D., Matthew W. D. 1915. Hitherto unpublished plates of Tertiary mammals and Permian vertebrates. Amer. Mus. Nat. Hist., monogr. ser., N 2, pls. III, VII, VIII, X—XIII,

XVI. Corroy G. 1928. Les vertébrés du Trias de Lorraine et le Trias Lorrain. Ann. Paléontol., t. 17, pp. 83—136.
Credner H. 1882. Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. III. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 34, SS. 213—237.—1883. Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. IV. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 35, SS. 275—307.—1885. Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. V. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 37, SS. 694—736.—1886. Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. VI. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 38, SS. 576—632.—1890. Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. IX. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 42, SS. 240—277.—1891. Die Urvierrüssler (Eotetrapoda) des sächsischen Rothliegenden. Naturwiss. Wochenschr., SS. 4—52.—1893. Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. X. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 45, SS. 639—704.—1893a. Zur Histologie der Fallenzähne paläozoischer Stegocephalen. Abh. Kgl. Sächs. Ges. Wiss., math.-phys. Kl., Bd. 20, SS. 545—551.

Das Gupta H. C. 1929. Batrachian and reptilian remains found in the Panchet beds at Deoli, Bengal. J. a. Proc. Asiatic Soc. Bengal, (n. s.), vol. 24, pp. 473—479.
Davis J. W. 1884. On the occurrence of remains of labyrinthodonts in the Yoredale rocks of Wensleydale. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., 1883, p. 578. Dawson J. W. 1860. On a terrestrial mollusk, a chilognathous myriapod and some new species of reptiles from the Coal-measures of Nova Scotia. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 16, p. 288.—1863. Air-breathers of the Coal-period. Montreal, 81 pp.—1863a. Notice of a new species of *Dendropleuron* and of the dermal covering of certain Carboniferous reptiles. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 19, pp. 469—473.—1870. Notes on some amphibian remains from the Carboniferous and Devonian of Canada. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 26, pp. 166—167.—1882. On the results of recent explorations of the erect trees containing animal remains in the Coal-formation of Nova Scotia. Philos. Trans. Roy. Soc. London, vol. 173, pp. 621—654. Deichmüller J. V. 1884. Nachträge zur Dyas. III. Über *Branchiosaurus petrolei* Gaudry sp. aus der unteren Dyas von Aulur, Oberhof und Niederhässlich. Mitt. Kgl. Mineral., Geol. u. prähist. Mus. Dresden, H. 6, SS. 5—17. Dempster W. T. 1935. The brain case and endocranial air of *Eryops megacephalus* Cope. J. Compar. Neurol., vol. 62, pp. 171—186. Douthitt H. 1917. *Eryops*, *Eryopsoides* gen. nov. from the New Mexican Permian. Kansas Univ. Sci. Bull., vol. 10, pp. 239—244. Drevermann F. 1914. Über einen Schädel von *Trematosaurus*. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., S. 627.—1920. Über einen Schädel von *Trematosaurus brauni* Burmeister. Senckenbergiana, Bd. 2, SS. 83—110. Duntorp R. 1910. The fossil Amphibia in the Kilmarnock Museum previous to the fire of 1909. Trans. Geol. Soc. Glasgow, vol. 14, pp. 60—64.

Eaton T. H., Stewart P. L. 1960. A new order fishlike Amphibia from the Pennsylvanian of Kansas. Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist., vol. 12, pp. 217—240.
Eidinger T. 1937. *Capitosaurus*-Gaumen und Unterkiefer aus süddeutschen Haupt-Buntsandstein Senckenbergiana, Bd. 19, SS. 181—192. Efremov I. A. 1929. *Benthosaurus sushkini*, ein neuer Labyrinthodont der permianischen Ablagerungen der Scharshenga Flusses, Nord-Düna Gouvernement. Bull. Acad. Sci. URSS, Cl. Math.-Nat., SS. 757—770.—1932. Über die Labyrinthodonten der UdSSR. II. Permische Labyrinthodonten des früheren Gouvernements Wjatka. Tr. Paleozoolog. iuzp. AH CCCP, t. 2, sp. 117—164.—1940. Kurze Übersicht über die Formen der Perm- und der Trias-Tetrapodenfauna der UdSSR. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 372—383.

Eichwald 1848. On *Zygosauros lucius* from the Permian of Russia. Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, t. 21, p. 169.—1848a. Über die Saurier des kupferführenden Zechsteins Russlands. Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, t. 21, pp. 163—201.—1852. Nachschrift über den *Zygosauros lucius*. Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, t. 25, pp. 479—482.—1860. Lethaeae Rossicae ou paléontologie de la Russie. Stuttgart, t. 1, pp. 1620—1633. Embleton D., Attey T. 1874. On the skull and other bones of *Loxomma allmanni*. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 14, pp. 38—63. Emery C. 1897. Die fossilen Reste von *Archegosauros* und *Eryops* und ihre Bedeutung für die Morphologie des Gliedmassenskeletts. Anat. Anz., Bd. 14, SS. 201—208. Etheridge R. 1866. On the discovery of several new labyrinthodont reptiles in the Coal-measures of Ireland. Geol. Mag., (1), vol. 3, pp. 4—5.

Fraas E. 1889. Die Labyrinthodonten des schwäbischen Trias. Paleontographica, Bd. 36, SS. 1—158.—1896. Die schwäbischen Trias-Saurier. Stuttgart, 18 S. 1901. *Labyrinthodon* aus dem Buntsandstein von Teinach. Jahresh. Vereins Vaterl. Naturh. Württemberg, Bd. 57, SS. 318—320.—1913. Neue Labyrinthodonten aus der schwäbischen Trias. Paleontographica, Bd. 60, SS. 275—294. Fritsch A. 1876. Über die Fauna der Gaskohle des Pilsener und Rakonitzer Beckens. Sitzungsber. Kgl. böhmisch. Ges. Wiss., SS. 70—79.—1880. Neue Übersicht der in der Gaskohle und den Kalksteinen der Permformation in Böhmen vorgefundenen Tierreste. Sitzungsber. Kgl. böhmisch. Ges. Wiss., 1879, SS. 184—195.—1883—1902. Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Bd. 1—4. Prague.

Gaudry A. 1866. Note sur le reptile découvert à Muse. Compt. Rend. Acad. Sci. Aut., p. 341.—1867. Mémoire sur le reptile découvert par M. Frossard à Muse. Nouvelles arch. Mus. Hist. Nat. Paris, t. 3, pp. 22—40.—1868. Sur l'*Actinodon frossardi*. Bull. Soc. géol. France, (2), t. 25, p. 576.—1875. Sur la découverte de Batraciens dans le terrain primaire. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 3, pp. 300—306.—1875a. Sur la découverte de batraciens proprement dits dans le terrain primaire. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 80, pp. 441—443.—1879. Les reptiles de l'époque Permienne aux environs d'Autun. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 7, pp. 62—76.—1883. Les enchainements du monde animal dans les temps géologiques. Fossiles primaires. Paris, 319 p.—1884. Nouvelle note sur les reptiles Permien. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 13, pp. 44—51.—1887. L'*Actinodon*. Nouvelles Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, (2), t. 10, pp. 1—32.—1888. Les vertébrés fossiles des environs d'Autun. Mém. Soc. Hist. Nat. Autun, t. I, pp. 1—90. Geinitz H. B., Deichmüller J. V. 1882. Nachträge zur Dyas. II. Mitt. Kgl. Mineral.-geol. u. prähist. Mus. Dresden, H. 5, SS. 1—46.—1882a. Die Saurier der unteren Dyas von Sachsen. Paleontographica, Bd. 29, SS. 1—46. Goldfuss G. A. 1847. Beiträge zur vorwärtigen Fauna des Steinkohlengebirges. Bonn, 28 S.—1847a. Über das älteste und mit Bestimmtheit erkannten Reptilien. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., S. 400. Gregory W. K. 1911. The limits of *Eryops* and the origin of paired limbs from fins. Sci., (n. s.), vol. 33, pp. 508—509.—1917. Second report of the committee on the nomenclature of the cranial elements in the Permian Tetrapoda. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 28, pp. 973—986. Gross W. 1934. Die Typen des mikroskopischen Knochenbaues bei fossilen Stegocephalen und Reptilien. Z. Anat., Bd. 103, SS. 731—764.

Hancock A., Attey T. 1868. Notes on the remains of some reptiles and fishes from the shales of the Northumberland Coal-field. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 1, pp. 266—278, 346—378.—1870. On the occurrence of *Loxomma allmanni* in the Northumberland Coal-field.

- Ann. a. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 5, pp. 374–379.—1871. Description of a considerable portion of a mandibular ramus of *Anthracosaurus russelli*, with notes on *Loxomma* and *Archichthys*. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 7, pp. 73–83. Hartmann-Weinberg A. P. 1939. *Melosaurus wralensis* H. von Meyer, an Upper Permian archegosauroid. *Probla. paleontol.*, t. 5, esp. 7–31. Hartmann-Weinberg A. P., Kusmin T. M. 1936. Untertriadische Stegocephalen der Oka-Zina Antiklinale. II. *Capitosaurus volgensis* nov. sp. *Probla. paleontol.*, t. 1, esp. 35–61.—1936a. Untertriadische Stegocephalen der UdSSR. *Lyrocephalus acutirostris* nov. sp. *Probla. paleontol.*, t. 1, esp. 63–84. Houghton S. H. 1915. On a new species of *Trematosaurus* (*T. sobeyi*). Ann. South Africa Mus., vol. 12, pp. 47–51.—1915a. On the genus *Rhinesuchus* Broom, with notes on the described species. Ann. South Africa Mus., vol. 12, pp. 65–77.—1925. Descriptive catalogue of the Amphibia of the Karroo-system. Ann. South Africa Mus., vol. 22, pp. 227–261.—1927. On Karroo vertebrates from Nyasaland. Trans. Geol. Soc. South Africa, vol. 29, pp. 69–83.—1932. On a collection of Karroo vertebrates from Tanganyika territory. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 88, pp. 634–671. Hay O. P. 1900. Description of some vertebrates of Carboniferous age. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 39, pp. 96–123. Heyler D. 1954. Révision de quelques Branchiosaurus du Premier d'Aulun. Diplôme d'études supérieures. Faculté des Sciences, Paris, 1954.—1957. Révision des Branchiosaurus de la région d'Aulun. Ann. paléontol., t. 43, pp. 45–111. Hoepen E. C. N., van. 1911. Korte, voorlopige beschrijving van te Senekal gevonden Stegocephalen. Ann. Transvaal Mus., Bd. 3, SS. 102–106.—1915. Stegocephalia of Senekal. Ann. Transvaal Mus., vol. 5, pp. 124–149.—1917. Note on *Myrionodon* and *Platycranium*. Ann. Transvaal Mus., vol. 6, p. 217. Hofker J. 1928. *Archegosaurus decheni* Goldf. Palaeontol. Hung., Bd. 2, fasc. 2, SS. 109–130. Hooton N. 1959. *Acroplopus vorax*, a new and unusual labyrinthodont amphibian from the Kansas Permian. J. Paleontol., vol. 33, pp. 161–178. Huene F. 1910. Neubeschreibung des permischen Stegocephalen *Dasypops bucklandi* (Lloyd) aus Kenilworth. Geol. u. paläontol. Abhandl., (n. f.), Bd. 8, SS. 325–338.—1912. Beiträge zur Kenntnis des Schädels von *Eryops*. Anat. Anz., Bd. 41, SS. 98–104.—1913. The skull elements of the Permian Tetrapoda in the American Museum of Natural History. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 315–386.—1920. *Gonioglyptus*, ein altriasischer Stegocephale aus Indien. Acta Zool., Bd. 1, SS. 433–464.—1921. Reptilian and Stegocephalian remains from the Triassic of Pennsylvania in the Cope collection. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 44, pp. 561–574.—1921a. Über einen wohl erhaltenen Gaumen von *Trematosaurus brauni*. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 502–504.—1922. Beiträge zur Kenntnis der Organisation einiger Stegocephalen der schwäbischen Trias. Acta Zool., Bd. 3, SS. 395–460.—1925. Die südafrikanische Karroo-Formation als geologisches und faunistisches Lebensbild. Fortsch. Geol. u. Paläontol., Bd. 12, SS. 1–124.—1926. Notes on the age of the continental Triassic beds in North America, with remarks on some fossil vertebrates. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 69, N 18, pp. 1–10.—1931. Beitrag zur Kenntnis der Fauna der südafrikanischen Karroo-Formation. Geol. u. Paläontol. Abhandl., (n. f.), Bd. 18, SS. 157–228.—1932. Ein neuer Stegocephalen-Fund aus dem oberhessischen Buntsandstein. Paläontol. Z., Bd. 14, SS. 200–229.—1940. The tetrapod fauna of the Upper Triassic Maleri beds. Palaeontol. Indica, (n. s.), vol. 32, pp. 1–42.—1940a. Die Saurier der Karroo-, Gondwana- und verwandten Ablagerungen im faunistischer, biologischer und phylogenetischer Hinsicht. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 83, Abt. B, SS. 246–437.—1942. Die Fauna terrestrischer Wirbeltiere der oberen Trias im Zentralen Indien. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 249–255.—1954. Die natürliche Artgliederung der Stammesentwicklung der Tetrapoden. Paläontol. Z., Bd. 28, SS. 178–188.—1959. Neues über *Tupilodactylus*. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh., SS. 230–233. Huxley T. H. 1859. On some amphibian and reptilian remains from South Africa and Australia. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 15, pp. 642–658.—1859a. On *Dasypops bucklandi* (Labyrinthodon bucklandi Lloyd). Mem. Geol. Surv. U. Kingdom, pp. 52–56.—1862. On new Labyrinthodonts from the Edinburgh Coal-field. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 18, pp. 291–296.—1865. On a collection of vertebrate fossils from the Panchet rocks near Ranigum, Bengal. Palaeontol. Indica, (4), vol. 1, pp. 1–24.—1867. Description of the vertebrate remains from the Jarroo Colliery, County of Kilkenny, Ireland. Trans. Roy. Irish Acad., vol. 24, pp. 351–369.—1869. On a new Labyrinthodont from Bradford. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 25, pp. 309–311.
- Jaeger G. F. 1833. [*Mastodonsaurus giganteus*] Bull. Soc. géol. France, t. 3, p. 86.—1850. Über die Übereinstimmung des *Pugopterius latus* Agassiz mit dem *Archegosaurus decheni*. Abh. math.-phys. Kl. Kgl. bayer. Akad. Wiss., SS. 879–887. Jaekel O. 1894. Über die sogenannten Faltenzähne und komplizierte Zahnbildungen überhaupt. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, SS. 146–153.—1896. Über die Körperform und Hautbedeckung von Stegocephalen. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, SS. 1–8.—1896a. Die Organisation von *Archegosaurus*. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 48, SS. 505–521.—1903. [*Trematosaurus*]. In: „Lethaea geognostica“ von F. Frech, Teil 2, Bd. 1, SS. 13–14.—1914. Über die Wirbeltierfunde in der oberen Trias von Halberstadt. Paläontol. Z., Bd. 1, SS. 155–215.—1922. Neues über Hemispondylia. Paläontol. Z., Bd. 5, SS. 1–25. Jarvik E. 1948. Note on the Upper Devonian vertebrate fauna of East Greenland and on the age of the ichthyostegid Stegocephalians. Arkiv Zool., Bd. 41, N 13, SS. 1–8.—1952. On the fish-like tail in the ichthyostegid Stegocephalians, with descriptions of a new Stegocephalian and a new Crossopterygian from the Upper Devonian of East Greenland. Medd. Grönland, Bd. 114, N 12, SS. 1–90.—1955. Ichthyostegalia. Traité de paléontologie, ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 53–66. Paris. Jordan H. 1849. Ergänzende Bemerkungen zu der Abhandlung von Goldfuss über die Gattung *Archegosaurus*. Verhandl. Nat.-hist. Vereins Preuss. Rheinl., Bd. 6, SS. 76–81.
- Kesteven H. L. 1919. The pterygoids in Amphibia and Reptilia and parasphenoid. J. Anat., vol. 53, pp. 223–238. Kitching J. W. 1957. A new small Stegospondylus Labyrinthodont from the Triassic beds of South Africa. Paleontol. Afric., vol. 5, pp. 67–82. Knipe H. R. 1912. Evolution in the Past. Amphibians of the Carboniferous. Philadelphia, p. 59. Kuhn O. 1932. Labyrinthodonten und Parasuchier aus dem mittleren Keuper von Elbrach in Oberfranken. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 69, Abt. B, SS. 94–144.—1933. Labyrinthodontia. Fossilium Catalogus. I: Animalia. Pt. 61, 114 S.—1936. Weitere Parasuchier und Labyrinthodonten aus dem Blassensandstein des mittleren Keuper von Elbrach. Palaeontographica, Abt. A, Bd. 8, SS. 61–98.—1939. Ein neuer Thachitomer Stegocephale aus dem unteren Rothliegenden. Paläontol. Z., Bd. 21, SS. 126–131.—1939a. Beiträge zur Keuperfauna von Halberstadt. Paläontol. Z., Bd. 21, SS. 259–286.—1940. Ein neuer Panzerlurch-Schädel aus dem oberen Keuper von Halberstadt. Forschungen u. Fortsch., Bd. 16, SS. 79–80.—1942. Über *Cyclotosaurus hemphrichi* Kuhn und einige weitere Tetrapodenreste aus dem Keuper von Halberstadt. Beitr. Geol. Thüringen, Bd. 6, SS. 181–197. Kunisch H. 1885. Über den Unterkiefer von *Mastodonsaurus silesiacus*. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 37, SS. 528–

533.—1890. Labyrinthodontenreste des oberschlesischen Muschelkalks. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 42, SS. 377—385.
Kusmin T. M. 1937. Untertriadische Stegocephalen der Okaznina Antiklinale. III. *Volgasaurus kalajoi* gen. et sp. nov. Пробл. палеонтол., т. 2—3, стр. 621—648.

Langston J. W. 1949. Permian amphibians from the Abio formation of New Mexico. Bull. Geol. Soc. America, vol. 60, p. 1903.—1953. Permian amphibians from New Mexico. Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. Sci., vol. 29, pp. 349—416. Lehman J. P. 1954. La position systématique des Intaschuides. Compt. rend. Soc. géol. France, pp. 233—234.—1955. Les stégocéphales du Nord-Ouest de Madagascar. Compt. rend. Acad. Sci. Paris, t. 241, pp. 82—84.—1955a. Rhachtomi. Phyllospindyl. Traité de paléontologie, éd. J. Piveteau, t. 5, pp. 67—125, 227—249. Paris.—1957. Les Stégocéphales sahariens. Ann. paléontol., t. 43, pp. 139—146.—1961. Les Stégocéphales du Trias de Madagascar. Ann. paléontol., t. 47, pp. 91—108; Leidy J. 1856. Notices of remains of extinct vertebrate animals discovered by Prof. E. Emmons. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, vol. 8, pp. 255—256. Leonardi P. 1959. Un osso nasale di *Melopsaurus* nei tufi a Pachicardie dell'Alpe di Suissi (Dolomiti occidentali). Riv. Ital. Paleontol., t. 58, pp. 145—157. Le Roy J. J. 1874. Bijdrage tot de kennis van het genus *Archegosaurus*. Diss., Univ. Leiden.—1875. Notiz über *Archegosaurus dechensis* Goldf. *A. latirostris* Jordan. Niederl. Arch. Zool., Bd. 2, SS. 89—98. Lloyd G. 1950. On a new species of *Labyrinthodon* from the New Red Sandstone of Warrickshire. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., 1949, p. 56. Lohest M. 1888. Découverte du plus ancien amphibien connu et de quelques fossiles remarquables dans le Fammennien supérieure de Mohave. Ann. Soc. géol. Belgique, t. 15, p. 120. Longman H. A. 1941. A Queensland fossil amphibian. Mem. Queensl. Mus., vol. 12, pp. 29—32. Lowy J. A. 1949. A labyrinthodont from the Trias of Bear Island. Spitzbergen. Nature, vol. 163, p. 1002. Lucas F. A. 1901. Vertebrates from the Trias of Arizona. Sci., (n. s.), vol. 14, p. 376.—1904. A new batrachian and a new reptile from the Trias of Arizona. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 27, pp. 193—195. Lydekker R. 1879. Fossil Reptilia and Batrachia. Paleaentol. Indica, (4), vol. 1, pt. 3, pp. 1—36.—1880. A sketch of the history of the fossil Vertebrata of India. J. Asiatic Soc. Bengal, vol. 49, pp. 8—40.—1881. Note on some Gondwana vertebrates. Rec. Geol. Surv. India, vol. 14, p. 174.—1881. On some Gondwana labyrinthodonts. Rec. Geol. Surv. India, vol. 15, pp. 24—28.—1883. Synopsis of fossil Vertebrata of India. Rec. Geol. Surv. India, vol. 16, pp. 64—88.—1883a. Note on the Bijori labyrinthodont. Rec. Geol. Surv. India, vol. 16, p. 93.—1885. The Labyrinthodont from the Bijori group. Paleaentol. Indica, (4), vol. 1, pt. 4, pp. 1—16.—1885a. The Reptilia and Amphibia of the Maieri and Denwa groups. Paleaentol. Indica, (4), vol. 1, pt. 5, pp. 1—38.—1887. The fossil Vertebrata of India. Rec. Geol. Surv. India, vol. 20, pp. 68—69, 80.—1889. Note on the occurrence of a species of *Bothriiceps* in the Karroo-System of South Africa. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (6), vol. 4, p. 475.—1890. Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Nat. Hist.). Pt. 4. London, 295 p.—1890a. On two species of Labyrinthodonts. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 46, pp. 289—294.—1891. On a Labyrinthodont skull from the Kilkenny Coal-measures. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 47, pp. 343—347. Lyell C. D. Dawson J. W. 1853. On the remains of the reptile (*Dendropteron acadianum*) and a land shell discovered in the interior of an erect fossil trees in the Coal-measures of Nova Scotia. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 9, pp. 58—63.

Maggi L. 1898. Placche osteodermiche interparietali degli Stegocephali e rispondenti centri ossificazione interparietali dell'omo. Rend. Reale Ist. lombardo Sci. e Lett.,

(2), t. 31, pp. 211—228. Makovsky A. 1876. Über einen neuen Labyrinthodonten: *Archegosaurus austriacus* nov. sp. Sitzungsber. math.-naturwiss. Kl. Kais. Akad. Wiss. Wien, Bd. 73, Abt. I, SS. 155—166. Mathew W. D. 1911. The amphibians of the great Coal Swamps. Amer. Mus. J., vol. 11, pp. 197—200. Mehl M. G. 1913. A description of *Chenoprosopus milleri* gen. et sp. nov. Publs. Carnegie Inst. Washington, N. 181, pp. 11—16.—1926. *Trematops thomasi*, a new amphibian species from the Permian of Oklahoma. J. Geol., vol. 34, pp. 466—474. Meyer H. 1851. Über den *Archegosaurus* der Steinkohlenformation. Paleaentographica, Bd. 1, SS. 209—215.—1855. Zur Fauna der Vorwelt. Die Saurier des Muschelkalks, mit Rücksicht auf die Saurier aus buntem Sandstein und Keuper. Frankfurt am Main, 167 S.—1856. Über *Osteophorus roemeri*. In: "Über Fisch- und Pflanzen-führende Mergelschiefer des Rothliegenden bei Klein-Neudorf" von F. Roemer. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 9, SS. 51—84.—1856a. Über *Osteophorus roemeri*. Neues Jahrb. Mineral., Geogn., Geol. u. Petrefaktenkunde, S. 824.—1857. Reptilien aus der Steinkohlenformation in Deutschland. Paleaentographica, Bd. 6, SS. 59—219.—1858. Nachtrag zu den Reptilien aus der Steinkohlenformation in Deutschland, insbesondere zu *Archegosaurus latirostris*. Paleaentographica, Bd. 6, SS. 219—220.—1958a. Labyrinthodonten aus dem bunten Sandstein von Bernburg. Paleaentographica, Bd. 6, SS. 221—245.—1860. *Osteophorus roemeri* aus dem Rothliegenden von Klein-Neudorf in Schlesien. Paleaentographica, Bd. 7, SS. 99—104.—1860a. *Melopsaurus uraleis* aus dem permischen System des westlichen Urals. Paleaentographica, Bd. 7, SS. 90—98.—1861. Über *Archegosaurus*. Erwiderung auf die Ausführungen von Quenstedt. Neues Jahrb. Mineral., Geogn., Geol. u. Petrefaktenkunde, S. 71—72.—1866. Reptilien aus den Keuper-Sandstein- und west-uralischen Gesteinen Orenburg. Paleaentographica, Bd. 15, SS. 97—130. Meyer H., Plieninger T. 1844. Beiträge zur Paläontologie Württemberg's, enthaltend die fossilen Wirbeltierreste aus dem Triasgebirge mit besonderer Rücksicht auf die Labyrinthodonten des Keupers. Stuttgart, 132 S. Miall L. C. 1874. Report of the Committee etc. on the Labyrinthodonts of the Coal-measures. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., 1873, pp. 225—249.—1874a. On the remains of Labyrinthodontia from the Keuper Sandstone of Warwick. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 30, pp. 417—435.—1874b. Note on the occurrence of a Labyrinthodont in the Yoredale Rocks of Wensleydale. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 30, p. 175.—1875. Tabular view of the classification of the Labyrinthodontia. Geol. Mag., (2), vol. 1, p. 513.—1875. Report of the committee on the structure and classification of the Labyrinthodonts. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., 1874, pp. 149—192.—1875a. Sur les Labyrinthodontes du terrain houiller. J. Zool. Paris, t. 4, pp. 19—37. Miner R. W. 1925. The pectoral limb of *Eryops* and other primitive tetrapods. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 51, pp. 145—312. Minoprio J. L. 1958. Posición estratigráfica de los estegocéfalos de Mendoza y principales fósiles correlacionados en terrenos circunvecinos. Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba, t. 40, p. 293.—319. Moodie R. L. 1908. The ancestry of caudate Amphibia. Amer. Naturalist, vol. 42, pp. 361—373.—1908a. The lateral line system in extinct Amphibia. J. Morphol., vol. 19, pp. 511—540.—1908b. The clasping organs of extinct and recent Amphibia. Biol. Bull., vol. 44, pp. 249—259.—1908a. The dawn of quadrupeds in North America. Popul. Sci. Monthly, vol. 72, pp. 558—566.—1909. A contribution to a monograph of the extinct Amphibia of North America. J. Geol., vol. 17, pp. 38—82.—1909a. New or little known forms of Carboniferous Amphibia in the American Museum of Natural History. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 26, pp. 347—357.—1910. The Amphibia of the Mazon Creek shales. Sci., (n. s.), vol. 31, pp. 233—234.—1910a. A new Labyrinthodont from Kansas. Sci., (n. s.),

vol. 32, p. 721.—19106. The alimentary canal of a Carboniferous salamander. Amer. Naturalist, vol. 44, pp. 367—375.—1911. The temnospondyl Amphibia and a new species of *Eryops* from the Permian of Oklahoma. Kansas Univ. Sci. Bull., vol. 5, pp. 233—253.—1911a. The Carboniferous quadrupeds. Those of Kansas, Ohio, Illinois and Pennsylvania in their relation to the classification of the so called Amphibia and Stegocephalia. Trans. Kansas Acad. Sci., pp. 239—247.—1912. The Pennsylvanian Amphibia of the Mazon Creek, Illinois, shales. Kansas Univ. Sci. Bull., vol. 6, pp. 323—359.—1915. The scaled Amphibia of the Coal-measures. Sci., (n. s.), vol. 41, pp. 463—464.—1915a. A Coal-measures amphibian with an osseous tarsus. Amer. J. Sci., (4), vol. 39, pp. 509—512.—1915b. A list of the described species of fossil Amphibia. Kansas Univ. Sci. Bull., vol. 9, pp. 11—28.—1915c. The migrations and geographic distribution of fossil Amphibia. Amer. J. Sci., (4), vol. 40, pp. 186—189.—1915d. A further contribution to a knowledge of the lateral line system in extinct Amphibia. J. Compar. Neurol., vol. 25, pp. 317—328.—1916. The Coal-measures Amphibia of North America. Public Carnegie Inst. Washington, N 238, 222 p., Moustafa Y. S. 1952. The type of *Paryoxys ferriculatus* Cope. Bull. Inst. Egypte, vol. 33, p. 301.—1952a. Amphibian mass death in the Permian. Bull. Inst. Egypte, vol. 33, pp. 301—304. Müller A. 1864. Über das Vorkommen von Saurier-Resten im bunten Sandstein bei Basel. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Palaeontol., SS. 334—338.

Newberry J. S. 1856. Description of several new genera and species of fossil fishes from the Carboniferous strata of Ohio. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, vol. 8, pp. 96—100. Nielsen E. 1954. *Tupilakosaurus heilmanni* nov. gen. et nov. sp., an interesting Batrachomorph from the Triassic of East Greenland. Med. Grønland, Bd. 72, SS. 1—32.—1955. *Tupilakosaurus*. In: «Traité de paléontologie», ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 224—226. Paris. Nilsson T. 1934. Vorläufige Mitteilung über einen Stegocephalenfund aus dem Rhät Schönsens. Geol. Fören i Stockholm Förhandl., Bd. 56, SS. 428—442.—1937. Ein Plagiosauridae aus dem Rhät Schönsens. Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Stegocephalengruppe Brachyopoidei. Acta Univ. Lund., (N. F.), Bd. 34, N 2, SS. 1—75.—1942. *Sassenisaurus*, a new genus of Eotriassic Stegocephalians from Spitzbergen. Bull. Geol. Instn Univ. Upsala, vol. 30, pp. 91—102.—1943. Über einige postkraniale Skelettreste der triassischen Stegocephalen Spitzbergens. Bull. Geol. Instn Univ. Upsala, Bd. 30, SS. 227—272.—1946. On the genus *Peltoscepus* Wiman and the classification of the Triassic Stegocephalians. Kgl. Svenska Vetenskapskad. Handl., (3), Bd. 23, N 3, SS. 1—55.—1946a. New find of *Gerrothorax rhaeticus* Nilsson, a plagiosaurid from the Rhaetic of Scania. Acta Univ. Lund., (N. F.), Bd. 42, N 10, SS. 1—42.

Olson E. C. 1941. The Family Trematopsidae. J. Geol., vol. 49, pp. 149—176.—1947. Fresh- and brackish-water vertebrate bearing deposits of the Pennsylvanian of Illinois. J. Geol., vol. 54, pp. 281—305.—1948. A preliminary report on vertebrates from the Permian Vale formation of Texas. J. Geol., vol. 56, pp. 186—198.—1951. Vertebrates from the Choza formation, Permian of Texas. J. Geol., vol. 59, pp. 178—181.—1952. The evolution of a Permian vertebrate chronofauna. Evolution, vol. 6, pp. 181—196.—1953. Integrating factors in amphibian skulls. J. Geol., vol. 61, pp. 557—568.—1954. Notes on the stratigraphic and geographic ranges of certain genera of Permian vertebrates. J. Geol., vol. 62, pp. 610—611.—1955. Fauna of the Vale and Choza: 10. *Trimerorhachis*, including a revision of Pre-Vale species. Fieldiana, Geol., vol. 10, pp. 225—274.—1956. Fauna of the Vale and Choza: 11. *Lysorophus*, Vale and Choza *Diplocaulus*, *Cacops* and *Eryopsidae*.

Fieldiana, Geol., vol. 10, pp. 313—322.—1956a. Fauna of the Vale and Choza: 12. A new trematopid amphibian from the Vale formation. Fieldiana, Geol., vol. 10, pp. 323—328.—1958. Fauna of the Vale and Choza: 14. Summary review and integration of the geology and the faunas. Fieldiana, Geol., vol. 10, pp. 397—448. Olson E. C., Broom R. L. 1937. New genera and species of tetrapods from the Karroo beds of South Africa. J. Paleontol., vol. 11, pp. 613—619. Owen R. 1841. On the microscopical structure of certain fossil teeth. Ann. a. Mag. Nat. Hist., vol. 7, pp. 211—212.—1842. On the teeth of a species of the genus *Labyrinthodon*. Trans. Geol. Soc. London, (2), vol. 6, pp. 503—513.—1842a. Description of parts of the skeleton and teeth of the genus *Labyrinthodon*, with remarks on *Chirotherium*. Trans. Geol. Soc. London, vol. 6, pp. 515—543.—1853. Notes on the above described fossil remains (*Dendroperon*). Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 9, pp. 66—67.—1853a. Notice of a Batrachoid fossil in British Coal shale. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 9, pp. 67—70.—1954. On a fossil reptilian skull embedded in a mass of Picton coal from Nova Scotia. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 10, pp. 207—208.—1854a. Description of the cranium of a Labyrinthodont reptile (*Brachyops laticeps*) from Mangali, Central India. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 10, pp. 473—474.—1855. Additional remarks on the skull of the *Baphetes planiceps*. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 11, pp. 9—10.—1862. Description of specimens of fossil Reptilia discovered in the Coal Measures of the South Joggins, Nova Scotia. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 18, pp. 238—244.—1876. Descriptive and illustrated catalogue of the fossil Reptilia of South Africa in the collection of the British Museum. London, pp. 67—70.—1884. On a Labyrinthodont amphibian (*Rhytidosteus capensis*) from the Trias of the Orange Free State, Cape of Good Hope. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 40, pp. 333—339.

Panchen A. L. 1959. A new armoured amphibian from the Upper Permian of East Africa. Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 242, pp. 207—281. Parrington F. R. 1948. Labyrinthodonts from South Africa. Proc. Zool. Soc. London, vol. 118, pp. 426—448. Peabody F. E. 1948. Reptile and Amphibian trackways from the Lower Triassic Moenkopi formation of Arizona and Utah. Univ. Calif. Publ. Biol. Dept. Geol. Sci., vol. 27, pp. 295—420.—1958. An embolomere Amphibian in the Garnett fauna (Pennsylvanian) of Kansas. J. Paleontol., vol. 32, pp. 571—573. Pfannenstiel M. 1932. Gehirnkapsel und Gehirn fossiler Amphibien, eine anatomisch-biologische Studie. Monogr. Geol. Palaeontol., (2), Bd. 6, SS. 1—85.—1932a. Der kinetische Schädel karbonischer Stegocephalen. Fortsch. Geol. Palaeontol., Bd. 11, SS. 278—305. Piveteau J. 1926. Paléontologie der Madagascar. XIII. Amphibiens et Reptiles Permians. Ann. paléontol., t. 15, pp. 55—179.—1928. Etudes sur quelques amphibiens et reptiles fossiles. II. Ann. paléontol., t. 17, pp. 23—47.—1946. Présence d'un amphibien labyrinthodonte dans le Trias inférieur du Nord de Madagascar. Compt. Rend. Soc. géol. France, pp. 314—315. Piveteau J., Dechaseaux C. 1955. Trematopsidae. Stereospondyli. Traité de paléontologie, ed. J. Piveteau, t. 5. Paris, pp. 126—135, 136—172. Price I. L. 1948. Um arilho labyrinthodonte da formação Pedra de Fogo, Estado do Maranhão. Bol. Divisão geol. e mineral, N 124, pp. 1—32.

Qualen von Wangerheim. 1853. Über einen westfälischen Kupfersandstein entdeckten Schädel des *Zygosaurus lucius*. Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, t. 25, p. 472.—1861. Bemerkungen zum *Archegosaurus*. Neues Jahrb. Mineral., Geogn., Geol. und Petrefaktenkunde, SS. 294—300. Quenstedt F. A. 1861. Bemerkungen über *Archegosaurus*. Neues Jahrb. Mineral., Geogn., Geol. u. Petrefaktenkunde, SS. 204—300.

Reis O. M. 1912. Über einige im Unter- und Oberrotliegenden des östlichen Pfälzer Sattelfelundene Tierreste. Geogn. Jahresh. Bd. 25, S. 237. Robinson P. 1958. Some new vertebrate fossils from the Panchet series of West Bengal. Nature, vol. 128, pp. 1722-1723. Roepke W. 1923. Der Schädelbau von *Capitosaurus nasutus*. Geol. Archiv, Königsberg, Bd. 1, SS. 65-79. 1930. *Mesosaurus walleri* nov. gen., nov. sp., ein neuer Stegocephalus aus dem unteren Muschelkalk von Nietleben bei Halle Leopoldina, Bd. 6, SS. 587-599. Romer A. S. 1924. Pectoral limb musculature and shoulder-girdle structure in fish and tetrapod. Anat. Rec., vol. 27, pp. 119-143. 1928. Vertebrate faunal horizons in the Texas Permian-Carboniferous red beds. Bull. Univ. Texas, N 2801, pp. 67-108. 1930. The Pennsylvanian tetrapods of Linton, Ohio. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 59, pp. 77-147. 1939. Notes on brachiosaurids. Amer. J. Sci., vol. 237, pp. 748-761. 1945. The late Carboniferous vertebrate fauna of Kounova (Bohemia) compared with that of the Texas redbeds. Amer. J. Sci., vol. 243, pp. 417-442. 1952. Late Pennsylvanian and early Permian vertebrates of the Pittsburgh West-Virginian region. Ann. Carnegie Mus., vol. 33, pp. 47-112. Romer A. S., Witter R. V. 1942. *Edops*, a primitive rhabdotomian amphibian from the Texas red beds. J. Geol., vol. 50, pp. 925-960. 1960. Rusconi C. 1948. Nuevo reptil estegocéfalo del Triásico de Mendoza. Rev. Mus. Hist. nat. Mendoza, vol. 2, pp. 203-206. 1948a. Nuevos laberintodontes del Triásico de Mendoza. Rev. Mus. Hist. nat. Mendoza, vol. 2, pp. 225-229. 1950. Presencia de laberintodontes en varias regiones de Mendoza. Rev. Mus. Hist. Nat. Mendoza, vol. 4, pp. 3-8. 1950a. Notas sobre faunas Paleozoicas de Mendoza. An. Soc. Cient. Argent., vol. 149, pp. 155-177. 1951. Laberintodontes Triásicos y Permicos de Mendoza. Rev. Mus. Hist. Nat. Mendoza, vol. 5, pp. 33-158. 1954. Las pesas Tipos del Museo de Mendoza. Rev. Mus. Hist. Nat. Mendoza, vol. 7, pp. 82-154. 1956. Mares y organismos extinguidos de Mendoza. Rev. Mus. Hist. Nat. Mendoza, t. 9, pp. 2-88.

Säve-Söderbergh G. 1932. Notes on the Devonian stratigraphy of East Greenland. Medd. Grönland, Bd. 94, N 4, SS. 1-40. 1932a. Preliminary note on Devonian stegocephalians from East Greenland. Medd. Grönland, Bd. 94, N 7, SS. 1-107. 1937. On the dermal skulls of *Lyrocephalus*, *Aphaneramma* and *Benthosaurus*, labrintodontes from the Triassic of Spitzbergen and N. Russia. Bull. Geol. Instn Univ. Upsala, vol. 27, pp. 189-208. Sawin H. J. 1941. The cranial anatomy of *Eryops megacephalus*. Bull. Mus. Compar. Zool., vol. 88, pp. 407-463. 1945. Amphibians from the Dockum Triassic of Howard County, Texas. Univ. Texas Publ., N 4401, pp. 361-399. Schmidt M. 1907. Labyrinthodontenreste aus dem Hauptkonglomerat von Altensteig im württembergischen Schwarzwald. Jahresh. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 63, N 2, SS. 1-10. 1931. Labyrinthodonten und Reptilien aus den thüringischen Lettenkohlschichten. Geol. u. paläontol. Abhandl., (N. F.) Bd. 18, SS. 229-276. Schönfeld G. 1911. *Brachiosaurus tener* Schönfeld. Ein neuer Stegocephalus aus dem Rothliegenden des nordwestlichen Sachsen. Sitzungsber. und Abhandl. Naturwiss. Ges. Isis Dresden, 1911, SS. 19-43. Schroeder H. 1913. Ein Stegocephalus-Schädel von Helgoland. Jahrb. Kgl. Preuss. geol. Landesanst., Bd. 33, SS. 232-267. Seeley H. G. 1876. On the posterior portion of a lower jaw of *Labyrinthodon* (*L. laevis*) from the Trias of Sidmouth. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 32, pp. 278-284. 1907. Evidence of a mandible of a new labyrinthodont from the Upper Karroo beds of Cape Colony (*Ptychosphenodon browni*). Geol. Mag., (5), vol. 4, pp. 433-436. 1908. A large labyrinthodont tooth from the Upper Karroo beds of Wonderboom, near Burgersdorp. Geol. Mag., (5), vol. 5, pp. 241-243. Seidlitz W. 1917.

1919. Über die vordiluviale Wirbeltierfauna Mittelthüringens. Jenaische Z. Naturwiss., Bd. 55, SS. 3-22. 1920. *Trematosaurus fuchsi*, ein Labyrinthodont aus dem thüringischen Buntsandstein. Palaeontographica, Bd. 63, SS. 87-96. Sera G. L. 1920. L'omologia dei centri di origine del malare dei Primali colle ossa postorbitali degli Stegocephali. Riv. ital. paleontol., t. 26, pp. 10-17. Sinclair W. J. 1917. A new labyrinthodont from the Triassic of Pennsylvania. Amer. J. Sci., (4), vol. 43, pp. 319-321. Spinar Z. 1953. The stegocephalian *Melanerpeton pusillum* A. Fritsch. Bull. Intern. Acad. Tchèque Sci. Prague, vol. 51, pp. 73-91. Staeschke K. 1934. Ein neuer Stegocephalientend von Helgoland. Jahrb. Preuss. geol. Landesanst., Bd. 54, SS. 388-395. Stappenbeck R. 1905. Über *Stephanospondylus* nov. gen. und *Phanerosaurus* H. von Meyer. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 57, SS. 361-437. Sternberg C. W. 1941. An incomplete *Buettneria* skull from the Dockum beds of Texas. J. Paleontol., vol. 15, p. 424.

Steen M. 1931. The British Museum collection of Amphibia from the Middle Carboniferous of Linton, Ohio. Proc. Zool. Soc. London, 1930, pp. 849-891. 1934. The amphibian fauna from the South Joggins, Nova Scotia. Proc. Zool. Soc. London, pp. 465-504. 1937. On *Acanthostoma vorax* Crenier. Proc. Zool. Soc. London, (B), vol. 107, pp. 491-500. 1938. On the fossil Amphibia from the Gas Coal of Nyfany and other deposits in Czechoslovakia. Proc. Zool. Soc. London, (B), vol. 108, pp. 205-283. Stehlik A. 1924. New Stegocephali from Moravian Permian formation and additions to the knowledge of Stegocephali from Nyfany. Acta Soc. Sci. Nat. Moraviae, vol. 1, pp. 199-283. Stephens W. J. 1886. Note on a labyrinthodont fossil from Cockatoo Island, Port Jackson. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, (2), vol. 1, pp. 931-940. 1887. On the Bilolea Labyrinthodont (second notice). Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, (2), vol. 1, pp. 1113-1121. 1887a. On some additional labyrinthodont fossils from the Hawkesbury sandstones of New South Wales (*Platyceps wilkinsoni*, and two unnamed specimens). Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, (2), vol. 1, pp. 1175-1192. 1887b. On some additional labyrinthodont fossils from the Hawkesbury Sandstone of New South Wales. Second note on *Platyceps wilkinsoni*. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, (2), vol. 2, pp. 156-158. Stickler L. 1899. Über den mikroskopischen Bau der Faltenzähne von *Eryops megacephalus*. Paläontographica, Bd. 46, SS. 85-94. Stock T. 1882. Notice of some discoveries recently made in Carboniferous vertebrate paleontology. Nature, vol. 27, p. 22. Storrrie J. 1893-1894. Notes of a tooth of a species of *Mastodonsaurus*. Rept Trans. Cardiff Nat. Soc., vol. 26, pp. 105-106. Sushkin P. P. 1923. Notes on *Deinosaurus*. Compt. rend. Acad. Sci. USSR, pp. 11-13. 1936. Notes on the Pre-Jurassic Tetrapoda of the USSR. III. *Deinosaurus* Amalitzki, a perennibranchiate stegocephalian from the Upper Permian of North Dvina. Tr. Paleontol. in-tya AH CCCP, t. 5, crp. 43-91. Swinton W. E. 1927. A new species of *Capitosaurus* from the Trias of the Black Forest. Ann. and Mag. Nat. Hist., (9), vol. 20, pp. 177-186. 1955. A neorhynchomian amphibian from Madagascar. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (12), vol. 9, pp. 60-64.

Tewari A. P. 1960. Note on a new species of *Archegosaurus* from the Lower Gondwanas of Rishn Spur (Kashmir). Current Sci., vol. 29, pp. 144-145. Thevenin A. 1905. Sur la découverte d'amphibiens dans le terrain houiller de Commenge. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, vol. 141, pp. 1288-1289. 1906. Amphibiens et reptiles du terrain houiller de France. Ann. paleontol., t. 1, pp. 145-163. 1910. Les plus anciens quadrupèdes de France. Ann. Paleontol., t. 5, pp. 1-64. Tilton J. L. 1926. Permian vertebrates from West Virginia. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 37, pp. 385-395. Trauttschold H.

1884. Die Reste permischer Reptilien des paläontologischen Kabinetes der Universität Kasan. Nouv. Mem. Soc. imp. naturalistes Moscou, t. 15, pp. 1—39. Trusheim F. 1937. Ein neuer Stegocephalrest aus dem Buntsandstein Mainfrankens. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B., pp. 249—259. Twelvvetrees W. H. 1880. On a labyrinthodont skull (*Platypops richardi*, Twelvvetr.) from the Upper Permian cupiferous strata of Kargalinsk near Orenburg. Bull. Soc. imp. naturalistes Moscou, t. 55, pp. 117—122. Twelvvetrees W. H., Pettit W. F. 1900. Note on humeri of Tasmanian labyrinthodonts. Pap. a. Proc. Roy. Soc. Tasmania, 1898—99, pp. 27—31.

Vaughn P. P. 1958. On the geologic range on the labyrinthodont amphibian *Eryops*. J. Paleontol., vol. 32, pp. 918—922.

Wadia D. N., Swinton W. E. 1928. *Actinodon risienensis* nov. sp. in the Lower Gondwanas of Vihri district, Kashmir. Rec. Geol. Surv. India, vol. 61, pp. 141—145. Wagner H. 1935. Der Nachweis von *Mastodonsaurus* im Bernburger Buntsandstein. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 74, Abt. B., SS. 469—480.—1935a. Das individuelle Wachstum von *Trematosaurus brauni* und der Nachweis von *Mastodonsaurus* im Bernburger Buntsandstein. Halle, 70 S. Watson D. M. S. 1913. On *Micropholis stowi* Huxley, a temnospondylous amphibian from South Africa. Geol. Mag., (5), vol. 10, pp. 340—346.—1916. On the structure of the brain case in certain Lower Permian tetrapods. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 35, pp. 611—636.—1916. A review of van Hoen's «Stegocephalia of Senekale». Geol. Mag., (6), vol. 3, pp. 83—87.—1917. A sketch classification of the Pre-Jurassic tetrapod vertebrates. Proc. Zool. Soc. London, pp. 167—186.—1921. On *Eugyrinus wildi* (A. S. W.), a brachiosaur from Lancashire Coal-Measures. Geol. Mag., vol. 58, pp. 70—74.—1929. The Carboniferous Amphibia of Scotland. Paleontol. Hung., vol. I, pp. 219—252.—1940. The origin of frogs. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, vol. 60, pp. 195—231.—1956. The Brachyopid labyrinthodonts. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., vol. 2, pp. 317—391.—1958. A new labyrinthodont (*Paracyclotosaurus*) from the Upper Trias of New South Wales. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., vol. 3, pp. 235—262.—1962. The evolution of the Labyrinthodontia. Philos. Trans. Roy. Soc. London, B, vol. 245, pp. 219—265. Weiss C. E. 1877. [*Protitron petrolei* von Friedrichroda in Thüringen]. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 29, S. 202. Welles S. P. 1946. Moenkopi vertebrates. News Bull. Soc. Vertebr. Paleontol., N 17, pp. 22—23.—1947. Vertebrates from the Upper Moenkopi formation of Northern Arizona. Univ. Calif. Publ., Bull. Dept. Geol. Sci., vol. 27, pp. 241—289. Wepfer E. 1922. Ein neues Vorkommen von *Mastodonsaurus* im badischen oberen Buntsandstein. Palaeont. Z., Bd. 4, SS. 113—118.—1922a. Das *Mastodonsaurus*-Leichenfeld im oberen Buntsandstein von Kappel, Amt Villingen in Baden. Jahresber. u. Mitt. oberhess. geol. Vereins. (N. F.), Bd. 11, SS. 78—86.—1923. Der Buntsandstein des badischen Schwarzwalds und seine Labyrinthodonten. Monogr. Geol. u. Paläontol., (2), Bd. I, 101 SS.—1923a. *Cyclotosaurus papilio* nov. sp. aus der Grenzregion Muschelkalk-Lettenkohle des nördlichen Baden. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stegocephalen-hinterhauptes. Mitt. badisch. geol. Landesanst., Bd. 9, SS. 367—390. Whittard W. F. 1928. On the structure of the palate and mandible of *Archegosaurus decheni*, Goldfuss. Ann. d. Mag. Nat. Hist., (10), vol. I, pp. 255—264.—1930. The structure of the *Branchiosaurus flagifer*, sp. nov. and further notes on *Branchiosaurus amblystomus Credner*. Ann. d. Mag. Nat. Hist., (10), vol. 5, pp. 500—513. Williston S. W. 1897. A new labyrinthodont from the Kansas Carboniferous. Kansas Univ. Quart., vol. 6, pp. 209—210.—1899. Notes on the coraco-scapula of *Eryops*. Cope. Kansas Univ. Quart., vol. 8, pp. 185—186.—1909.

New or little known Permian vertebrates: *Trematops*, new genus. J. Geol. vol. 17, pp. 636—658.—1910. *Dissorophus* Cope. J. Geol., vol. 18, pp. 526—536.—1910a. New Permian reptiles: *Rhachitomus* vertebrae. J. Geol., vol. 18, pp. 585—600.—1910b. *Cacops*, *Desmospondylus*: new genera of Permian vertebrates. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 21, pp. 249—284.—1911. American Permian vertebrates. Chicago, 145 p.—1912. Evolutionary evidences. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 23, pp. 257—262.—1914. *Brotliellus*, a new genus of amphibians from the Permian of Texas. J. Geol., vol. 22, pp. 49—56.—1914a. Restorations of some American Permian-carboniferous amphibians and reptiles. J. Geol., vol. 22, pp. 57—70.—1914b. The osteology of some American Permian vertebrates. J. Geol., vol. 22, pp. 364—419.—1915. *Trimerorhachis* a Permian temnospondyl amphibian. J. Geol., vol. 23, pp. 246—255.—1916. The skeleton of *Trimerorhachis*. J. Geol., vol. 24, pp. 291—297.—1916a. Synopsis of the American Permian-Carboniferous tetrapoda. Contribs Walker Mus., vol. 4, pp. 193—236.—1918. The osteology of some American Permian vertebrates. Contribs Walker Mus., vol. 2, pp. 87—112. Willis L. J. 1916. The structure of lower jaw of Triassic labyrinthodonts. Proc. Birmingham Nat. Hist. a. Philos. Soc., vol. 14, pp. 5—20. Wilson J. A. 1941. An interpretation of the skull of *Buettneria*, with special reference to the cartilages and soft parts. Contribs Mus. Paleontol. Univ. Michigan, vol. 6, pp. 71—141.—1948. A small amphibian from the Triassic of Howard county, Texas. J. Paleontol., vol. 22, pp. 359—361. Wiman C. 1910. Ein paar Labyrinthodontenreste aus der Trias Spitzbergens. Bull. Geol. Instn Univ. Upsala, Bd. 9, SS. 34—40.—1914. Ueber das Hinterhaupt der Labyrinthodonten. Bull. Geol. Instn Univ. Upsala, Bd. 12, SS. 1—8.—1915. Ueber die Stegocephalen aus der Trias Spitzbergens. Bull. Geol. Instn Univ. Upsala, Bd. 13, SS. 1—34.—1916. Neue Stegocephalenfunde aus dem Posidonioyaschiefer Spitzbergens. Bull. Geol. Instn Univ. Upsala, Bd. 13, SS. 209—222.—1917. Ueber die Stegocephalen *Tertrema* und *Lonchorhynchus*. Bull. Geol. Instn Univ. Upsala, Bd. 14, SS. 229—240. Woodward A. S. 1904. On two new labyrinthodont skulls of the genera *Capitosaurus* and *Aphaneramma*. Proc. Zool. Soc. London, Pt. 2, pp. 170—176.—1905. Permian-Carboniferous plants and vertebrates from Kashmir. II. Fishes and labyrinthodonts. Paleontol. Indica, (n. s.), vol. 2, pp. 10—13.—1908a. On a mandible of *Labyrinthodont leptogonatus* Owen. Rent Brit. Assoc. Advanc. Sci., 1907, pp. 298—300.—1909. On a new labyrinthodont from oil shale at Airly, New South Wales. Rec. Geol. Surv. New South Wales, vol. 8, pp. 317—319. Wymann J. 1858. On some remains of batrachian reptiles discovered in the Coal formation of Ohio. Amer. J. Sci., (2), vol. 25, pp. 158—164.

Yakovlev N. 1923. La faune Triassique des vertébrés de la série des roches bigarrées des gouvernements de Volodga et de Kostroma. Zap. Ross. mineral. o-va, (2), t. 51, стр. 337—360.

Salientia

Богачев В. В. 1927. Фауна отложений диатомита в Алашском бассейне. Изв. Азерб. ун-та, отл. естеств. и мед., т. 6, стр. 121—126.—1938. Фауна диатомитовых иллитовых отложений в Закавказье. Тр. Азерб. фил. АН СССР, т. 9/39, стр. 61—89. Бурчак А. Г. Брамович Н. О. 1936. Ресурсы *Pelobates fuscus* с карстовой пещеры на Караби-Яллы (Крым). 36. праш. Зоол. музею, № 16, стр. 129—134.

Пидопличко И. Г. 1951. О ледниковом периоде, вып. 2, Киев, изд-во АН УССР, 264 стр.—1954. О ледниковом периоде, вып. 3, Киев, изд-во АН УССР, 220 стр.

Риббинн А. Н. 1928. Ископаемая лягушка из Закавказья. Ежегодн. Русск. палеонтол. о-ва, т. 7, стр. 87—98.

Смирнов В. П. 1939. Amphibia из черноморских сванцев Северного Кавказа. Тр. Узб. ун-та, т. 13, вып. 4, стр. 128—139.

Татаринов К. А. 1959. Остатки чесночниц (Pelobatidae, Amph.) в четвертичных отложениях Западной Подолии. Наук. зап. Наук.-природол. музей АН УРСР, т. 7, стр. 32—35. Терентьев П. В. 1950. Лягушка. Серия «Лабораторные животные». М., изд-во «Сов. наука», 345 стр. Тоначевский В. А. 1957. Позвоночные плащеносных и антропогенных отложений долины Нижнего Днепра и реки Молочной. Автореф. канд. диссерт. Киев, 28 стр.

Ahl E. 1931. Anura. III. Polypodidae. Das Tierreich. Lief. 55. Berlin, 462 S. Auffenberg W. 1956. Remarks on some Miocene anurans from Florida, with description of a new species of *Hyla*. Breviora, N 52, 11 p.—1957. A new species of *Bufo* from the Pliocene of Florida. Quart. J. Florida Acad. Sci., vol. 20, pp. 14—20.

Bayer F. 1882. O zkamenělých žabách českého útvaru třetihornho. Vesmír, Praha, Bd. II, SS. 243—246. Biebrer V. 1881. Über zwei neue Batrachier der böhmischen Braunkohlenformation. Sitzungsber. math.-naturwiss. Kl. Kais. Akad. Wiss. Wien, Bd. 82, SS. 102—124. Bolkaý St. J. 1913. Additions to the fossil herpetology of Hungary from the Pannonian and Praegacial period. Mitt. Jahrb. Kgl. ungar. geol. Reichsanst., Bd. 21, SS. 215—230.—1919. Osnowe uogrodne osteologie anurskich Batrachia. Glasnik Zemal. muzeja Bosni Hercegovini, Bd. 31, SS. 277—358. Boulenger G. A. 1891. On the occurrence of *Discoglossus* in the Lower Miocene of Germany. Ann. z. Mag. Nat. Hist., (6), vol. 8, p. 83. Brattstrom B. H. 1958. The phylogeny of the Salientia based on skeletal morphology. Syst. Zool., vol. 6, pp. 70—74.

Camp C. L. 1917. An extinct toad from Rancho la Brea. Univ. Calif. Publs. Bull. Dept. Geol., vol. 10, pp. 287—292. Cope E. D. 1865. Sketches of the primary groups of Batrachia Salientia. Nat. Hist. Rev., (n. s.), vol. 5, pp. 97—120.

Fejérváry G. J. 1916. Beiträge zur Kenntnis von *Rana mehelyi* Bolkaý. Mitt. Jahrb. Kgl. ungar. geol. Reichsanst., Bd. 23, SS. 131—155.—1917. Anoures fossiles des couches préglaciaires de Püspökröföld in Hongrie. Földt. közlöny, t. 47, pp. 5—38.—1921. Kritische Bemerkungen zur Osteologie, Phylogenie und Systematik der Anuren. Arch. Naturgesch., Bd. 87, Abt. A, H. 3, SS. 1—30.—1923. Ascapidae, a new family of the tailless batrachians. Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung., t. 20, pp. 178—181. Fraas E. 1933. *Rana danubina* H. von Meyer var. *rara* O. Fraas aus dem Obermiozan von Steinheim. Jahresh. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg, SS. 105—110.—1939. *Rana hauffiana* nov. sp. aus den Dysodischiefen des Randecker Maars. Jahresh. Vereins Vaterl. naturk. Württemberg, Bd. 65, SS. 1—7. Friant M. 1944. Caractères anatomiques d'un Batracien Oligocène de la Limagne, le *Prodiscoglossus vertizoni* nov. gen., nov. sp. Compl. Rend. Acad. Sci. Paris., t. 219, pp. 561—562.—1960. Les batraciens Anoures. Caractères ostéologiques des *Discoglossidae* d'Europe. Acta Zool., vol. 41, pp. 113—139.

Gaupp E. 1896—1904. Anatomie des Frosches. Abt. 1 (1896), 229 SS.; Abt. 2 (1899), 548 SS.; Abt. 3 (1904), 961 SS. Gregory J. T. 1950. Tetrapods of Pennsylvania nodules from Mazon Creek, Illinois. Amer. J. Sci., vol. 248, pp. 833—873. Griffiths I. 1953. On the nature of the fronto-parietal in Amphibia Salientia. Proc. Zool. Soc. London, vol. 123, pp. 781—792.—1954. On the «otic element» in Amphibia Salientia. Proc. Zool. Soc.

London, vol. 124, pp. 35—50.—1963. The phylogeny of the Salientia. Biol. Rev., vol. 38, pp. 241—292.

Haughton S. H. 1931. On a collection of fossil frogs from the Clays at Banke. Trans. Roy. Soc. South Africa, vol. 19, pp. 233—249. Hecht M., Hoffstetter R. 1962. Note préliminaire sur les amphibiens et les squamates du Landenien Supérieur et du Tongrien de Belgique. Bull. Inst. roy. sci. nat. Belg., t. 38, N 39, 30 pp. Hinsche F. 1941. Untersuchungen zum funktionellen Aufbau der Anuren mit besonderer Berücksichtigung der eoänen Gesellschaften. Nova Acta Leopold., (N. F.), Bd. 10, SS. 313—342. Hodler E. 1949. Zur Entwicklung der Anurenwertsäule. Eine morphologisch-entwicklungsphysiologische Studie. Rev. Suisse Zool., Bd. 56, SS. 327—330.—1949a. Untersuchungen über die Entwicklung von Sacrairibel und Urostyl bei den Anuren. Ein Beitrag zur Deutung des anuren Amphibientypus. Rev. Suisse Zool., Bd. 56, SS. 747—790.

Jameson D. L. 1958. Life history and phylogeny in the Salientia. Syst. Zool., vol. 6, pp. 75—78.

Kuhn O. 1938. Anura. Fossilium catalogus, I: Animalia, pt. 84, 26 S.—1941. Die eoänen Anura aus dem Geiselstal nebst einer Übersicht über die fossilen Gattungen. Nova Acta Leopold., (N. F.), Bd. 10, SS. 345—370.

Marsh O. C. 1887. *Eobatrachus agilis* in the Jura of North America. Amer. J. Sci., (3), vol. 33, p. 328. Metcalf M. M. 1930. A fossil frog, *Indobatrachus* Noble, from the Eocene of South Western India. Sci., (n. s.), vol. 72, pp. 602—603. Meyer H. von. 1860. Frösche aus Tertiär. Palaeontographica, Bd. 7, SS. 123—182. Moodie R. L. 1912. An American Jurassic frog. Amer. J. Sci., (4), vol. 34, pp. 286—288.—1914. The fossil frogs of North America. Amer. J. Sci., (4), vol. 38, pp. 531—536.

Nevo A. 1956. Fossil frogs from a Lower Cretaceous beds in Southern Israel. Nature, vol. 178, pp. 1191—1192. Nicholson G. E. 1916. The structure of the vertebral column in the Anura, *Phaneroglossa*, and its importance as a basis of classification. Proc. Linn. Soc. London, vol. 128, pp. 80—92. Nieden F. 1923. Anura. I. Subordo Aglossa und *Phaneroglossa*. Das Tierreich, Bd. 46, SS. 1—584. Berlin.—1926. Anura. II. Engystomatidae. Das Tierreich, Bd. 49, SS. 1—110. Berlin. Noble G. K. 1922. The phylogeny of the Salientia. I. The osteology and the thigh musculature, their bearing on classification and phylogeny. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 46, pp. 1—87.—1924. A new spadefoot toad from the Oligocene of Mongolia with a summary of the evolution of the Pelobatidae. Amer. Mus. Novitates, N 132, pp. 1—15.—1925. The evolution and dispersal of the frogs. Amer. Naturalist, vol. 59, pp. 265—271.—1928. Two new fossil Amphibia of zoogeographic importance from the Miocene of Europa. Amer. Mus. Novitates, N 303, pp. 1—13.—1930. The fossil frogs of the Intertrappean beds of Bombay, India. Amer. Mus. Novitates, N 401, pp. 1—13.

Parker H. W. 1929. Two fossil frogs from the Lower Pliocene of Europe. Ann. z. Mag. Nat. Hist., (10), vol. 4, pp. 270—281.—1934. A monograph of the family Microhylidae. Brit. Mus. (Nat. Hist.). London, 208 p.—1940. The Australian frogs of the family Leptodactylidae. Novitates Zool., vol. 42, pp. 1—106. Palerson N. F. 1955. The skull of the toad *Hemipha carvalhoi* Mir.-Rib., with remarks on other Pipidae. Proc. Zool. Soc. London, vol. 125, pp. 223—252. Piveteau J. 1927. Etudes sur quelques amphibiens et reptiles fossiles. Ann. Paléontol., t. 16, 44 p.—1937. Paléontologie de Madagascar. 23. Un Amphibien du Trias inférieur. Essai sur l'origine et l'évolution des Amphibiens Anoures. Ann. Paléontol., t. 26, pp. 135—178.—1955. Anoures. In «Traité de paléontologie» ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 250—274. Paris. Pusey H. K. 1938. Structural changes in the anuran mandibular arch.

during metamorphosis, with special reference to *Rana temporaria*. Quart. J. Microscop. Sci., (n. s.), vol. 80, pp. 479–552.—1943. On the head of the Liopelmid frog, *Ascapus truei*. I. The chondrocranium, jaws, arches and muscles of a partly-grown larva. Quart. J. Microscop. Sci., vol. 84, pp. 334–415.

Reig O. A. 1957. Los Anuros del Matildense. Acta Geol. Lilloana, t. 1, pp. 231–297.—1958. Proposiciones para una nueva macrostratificación de los Anuros. Physis. Buenos Aires, t. 21, pp. 109–118.—1959. Primeros datos descriptivos sobre los Anuros del Eocretácico de la provincia sobre de Salta (Argentina). Rev. Asoc. Ameghiana, t. 1, N. 4, pp. 3–8. Reinbach W. 1939. Untersuchungen über die Entwicklung des Kopfskeletts von *Calyptocephalus* Jayl. Jenaische Z. Naturwiss., Bd. 72, SS. 211–234.—1951. Die vordere quadrato-kraniale Kommissur bei den Anuren. Verhandl. Anat. Ges. Jena, 1950, Bd. 97, SS. 111–118. La Rivers I. L. 1953. A Lower Pliocene frog from Western Nevada. J. Paleontol., vol. 27, pp. 77–81.

Schaeffer B. 1949. Anurans from the early Tertiary of Patagonia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 93, pp. 41–68.

Sedra S. M. 1950. The metamorphosis of the jaws and their muscles in the toad, *Bufo regularis* Reuss, correlated with the changes in the animals feeding habits. Proc. Zool. Soc. London, vol. 120, pp. 406–442.—1952. On the morphology of the supraorbital system and the mandibular arch of *Bufo lentiginosus*. Proc. Egypt. Acad. Sci., vol. 7, pp. 128–132. Seters W. H., van 1922. Le développement du chondrocrâne d'*Alytes obstetricans* avant la métamorphose. Arch. biol., t. 32, pp. 373–491. Stipanović P. N., Reig O. A. 1955. Breva noticia sobre el hallazgo de Anuros en el denominado «complejo porfirico» la Patagonia extraandina. Rev. Asoc. geol. Argentina, t. 10, pp. 215–233.

Taylor E. H. 1936. Una nueva fauna de batracios anuros del Plioceno medio de Kansas. Ann. Inst. Biol. Univ. nac. Mexico, vol. 7, pp. 513–529.—1938. A new Anuran Amphibian from the Pliocene of Kansas. Kansas Univ. Sci. Bull., vol. 25, pp. 407–419.—1941. New anuran from the Middle Miocene of Nevada. Kansas Univ. Sci. Bull., vol. 27, pp. 61–69.—1942. Extinct toads and frogs from the Upper Pliocene deposits of Meade county, Kansas. Kansas Univ. Sci. Bull., vol. 28, pp. 199–235. Tihen J. A. 1951. Anurans remains from the Miocene of Florida, with the description of a new species of *Bufo*. Copeia, pp. 230–235.—1960. On *Neoscaphiopus* and other Pliocene Pelobatid frogs. Copeia, pp. 89–94.

Vidal L. M. 1902. Nota sobre la presencia del tramo Kimmeridgense en el Montsec (Lérida) y hallazgo de un batracio en sus hileras. Mem. Real Acad. Cienc. y art. Barcelona, (3), t. 4, pp. 263–274.

Walker C. F. 1938. The structure and systematic relationships of the genus *Rhinophrynus*. Occasion. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan, N. 372, pp. 1–11. Watson D. M. S. 1940. The origin of the frogs. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, vol. 60, pp. 195–231. Weitzel K. 1938. *Prolepodytes wagneri* nov. gen., nov. sp., ein Frosch aus dem Mitteleozän von Messel. Notizbl. Hessisch. geol. Landesanst. Darmstadt, (5), Bd. 19, SS. 42–46. Wettstein-Westersheim O. 1955. Die Fauna des miozänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March (CSR). Amphibia (Anura) et Reptilia. Sitzungsber. Österreich. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Abt. I, Bd. 164, SS. 805–815. Wolterstorff W. 1887. Über fossile Fische, insbesondere das Gattung *Palaeobatrachus*. 2. Jahresber. u. Abhandl. Naturwiss. Vereins Magdeburg, SS. 1–81.—1929. Über fossile Fische aus der Papierkühle von Burghohl (Laa-

cher See). Jahrb. Preuss. geol. Landesanst., 1928, Bd. 49, SS. 918–932.

Zweifel R. 1956. Two pelobatid frogs from the Tertiary of North America and their relationships to fossil and recent forms. Amer. Mus. Novitates, N 1762, pp. 1–45.

Batrachosauria

Амалыцкий В. П. 1921. Seymouridae. Северо-Двинские раскопки проф. В. П. Амалыцкого, вып. II. Петрогр., 14 стр.

Быстров А. П. 1940. Микроструктура папириных элементов *Kottassia prima* Amal. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, стр. 125–127.

Вьюшников Б. П. 1952. О находках нижнепермских наземных позвоночных в Центральном Казахстане. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 27, № 6, стр. 89.—1957. Новые котлассоморфы из татарских отложений Европейской части СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 68, стр. 89–107.—1957. Новые необыкновенные животные из отложений татарского яруса Европейской части СССР. Докл. АН СССР, т. 113, № 1, стр. 183–186.

Гартман-Вейнберг А. П. 1935. Кожиные покровы русских Сеймуриформ. Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, т. 4, стр. 53–67.

Ефремов И. А. 1951. Открытие нежнепермских четвероногих в Северном Казахстане. Докл. АН СССР, т. 78, № 4, стр. 721–724.

Рябинин А. Н. 1911. Об остатках стегоцефалов из Каргалинских рудников Оренбургской губернии. Изв. Геол. ком-та, т. 30, № 1, стр. 4–40.

Татаринов Л. П. 1964. Местонахождение дискозавриид на г. Сарыташан. Палеонтол. ж., № 2.

Шпильер З. В. 1953. Ревизия некоторых моравских дискозавриидов (*Labyrinthodontia*). Rozpr. Českoslov. ústavu geol., t. 15, стр. 1–129.

Амалыцкий В. П. 1924. On a new Cotylosauria of the family Seymouridae from the Permian of North Russia. Ann. and Mag. Nat. Hist., (9), vol. 13, pp. 64–77. Ammon L. 1889. Die permischen Amphibien der Rheinpfalz. Munich, 119 S. Atthey T. 1876. On *Anthracosaurus russelli* (Huxley). Ann. a. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 18, pp. 146–167.—1877. On *Pteropoda cornuta* H. et A. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 20, pp. 369–377. Augusta A. 1935. Über angebliche Schuppen des Panzers des Stegocephalenart *Discosaurus moravicus* Stehlik aus dem mährischen Perm. Zbl. Mineral., Geol., u. Paläontol., Abt. B, SS. 403–411.—1936. Kritische Bemerkungen zum Auftreten der Gattung *Discosaurus* Credner im mährischen Perm. Zbl. Mineral. Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 26–31.—1936a. Die Stegocephalen aus dem unteren Perm der Boskovicer Fürche in Mähren. Trav. Inst. Geol.-paleont. Univ. Charles, Praha, SS. 1–64.—1937. O larválních stadiích některých stegocephalů z českého permu. Časop. Národní. Mus. Praha, SS. 1–7.—1947. The lower Permian fauna and flora of a new locality behind the saw-mill of the «Antoniin» Mine at Zvěřov in Moravia. Věstn. státn. geol. ústav. Českoslov. Republ., t. 22, SS. 187–224.—1948. Dnešní stav našich znalostí o stegocephalech z moravského spodního permu. Přírodověd. sborn. Ostravského kraje, t. 9, SS. 82–101.

Baily W. H. 1884. Some additional notes on *Anthracosaurus edgii* (Bailey sp.), a large Sauro-Batrachian from the lower Coal-Measures, Jarrow Colliery, near Castlecomer, county Kilkenny. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., 1883, pp. 496–497. Barkas T. P. 1868. On the fauna of the

Low Main Coal-shale, Northumberland. Geol. Mag. (1), vol. 5, pp. 445-497.—1873. Illustrated guide to the fish, amphibian, reptilian, and supposed mammalian remains of the Northumberland Carboniferous strata. London, 117 p. Bröili F. 1904. Stammreihen. Anat. Anz., Bd. 25, SS. 577-587.—1904a. Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas. Palaeontographica, Bd. 51, SS. 1-120.—1908. Über *Sclerocephalus* aus der Gaskohle von Nürschan. Jahrb. Kais.-kgl. geol. Reichsanst., Bd. 58, SS. 49-70.—1924. Ein Cotylasauros aus der oberkarbonischen Gaskohle von Nürschan in Böhmen. Sitzungber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., SS. 3-11.—1927. Über den Zahnbau von *Seymouria*. Anat. Anz., Bd. 63, SS. 185-188. Broom R. 1913. Studies on the Permian temnospondylous stegocephalians of North America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 563-596.—1922. On the persistence of the mesopterygoid in certain reptilian skulls. Proc. Zool. Soc. London, pp. 455-460. Bystrow A. P. 1944. *Kotlassia prima* Amalitzky. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 55, pp. 379-416.

Case E. C. 1900. The vertebrates from the Permian Bone bed of Vermilion county, Illinois. J. Geol., vol. 8, pp. 698-729.—1902. On some vertebrate fossils from the Permian beds of Oklahoma. Repts. Geol. & Nat. Hist. Surv. Oklahoma, vol. 2, pp. 62-68.—1911. A revision of the Cotylasauros of North America. Publ. Carnegie Inst. Washington, N 145, pp. 1-121.—1911a. Revision of the Amphibia and Pisces of the Permian of North America. Publ. Carnegie Inst. Washington, N 146, pp. 1-148.—1915. The Permian-Carboniferous Red beds of North America and their vertebrate fauna. Publ. Carnegie Inst. Washington, N 207, pp. 1-176. Cope E. D. 1875. On the fossil remains of *Peptilia* and fishes from Illinois. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, pp. 404-411.—1875a. Synopsis of the extinct Batrachia from the Coal-Measures. Rept. Geol. Surv. Ohio, vol. 2, Palaeontol., pp. 345-411.—1877. On the vertebrates of Bone beds in Eastern Illinois. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 17, pp. 53-64.—1877a. Descriptions of extinct Vertebrata from the Permian and Triassic formations of the United States. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 17, pp. 182-193.—1880. The structure of the Permian *Ganocephala*. Amer. Naturalist, vol. 14, pp. 383-384.—1884. Fifth contribution to the knowledge of the fauna of the Permian formation of Texas. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 22, pp. 28-30.—1884a. The Batrachia of Permian period of North America. Amer. Naturalist, vol. 18, pp. 26-39.—1886. Systematic catalogue of the species of vertebrates found in the beds of Permian Epoch of North America. Trans. Amer. Philos. Soc., vol. 16, pp. 285-297.—1896. Second contribution to the history of the Cotylasauros. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 35, pp. 122-139. Cope E. D., Matthew W. D. 1915. Hitherto unpublished plates of Tertiary mammals and Permian vertebrates. Amer. Mus. Nat. Hist., Monogr. ser. N 2, pls. III-XVI. Credner H. 1883. Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. IV. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 35, SS. 275-300.—1890. Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. IX. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 42, SS. 240-277.—1891. Die Urvierfüssler (Eotetrapoda) des sächsischen Rothliegenden. Naturwiss. Wochenschrift, Bd. 5, SS. 4-32.—1893. Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. X. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 45, SS. 639-704.

Eremov J. A. 1940. Kurze Übersicht über die Formen der Perm- und der Trias-Tetrapodenfauna der UdRSS. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 372-383. Embleton D. 1889. On a spinal column of *Loxomma almani* Huxley. Nat. Hist. Trans. Northumberland, vol. 8, pp. 349-356.

Fischer de Waldheim G. 1847. Notice sur quelques sauriens de l'Oolithe du Gouvernement du Simbirsk. Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, t. 20, pp. 362-370. Fritsch A. 1876. Über die Fauna der Gaskohle des Pilsener und Rakonitzer Beckens. Sitzungsber. Kgl. böhmisch. Ges. Wiss., SS. 70-79.—1895. Über neue Wirbeltiere aus der Permformation böhmens, nebst einer Übersicht der aus derselben bekannt gewordenen Arten. Sitzungsber. Kgl. böhmisch. Ges. Wiss., math.-naturwiss. Kl., SS. 1-17.—1901. Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation böhmens. Bd. 1-4, Prague, 1879-1901.

Hancock A. et Atthey T. 1868. Notes on the remains of some reptiles and fishes from the shales of the Northumberland Coal-field. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 1, pp. 266-278; 346-378.—1869. On a new Labyrinthodont Amphibian from the Northumberland Coal-field and on the occurrence in the same locality of *Anthracosaurus russelli*. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 4, pp. 182-189.—1871. Description of a considerable portion of a mandibular ramus of *Anthracosaurus russelli*, with notes on *Loxomma* and *Archichthys*. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 7, pp. 73-83. Huene F. 1913. The skull elements of the Permian Tetrapoda in the American Museum of Natural History. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 315-386.—1925. Wirbeltierfaunen des permischen Festlandes in Europa und ihre Zusammenhänge. Tübingen naturwiss. Abhandl., N 9, SS. 1-47. Huxley T. 1859. On some amphibian and reptilian remains from South Africa and Australia. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 15, pp. 642-658.—1862. On new labyrinthodonts from the Edinburgh Coal-field. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 18, pp. 291-296.—1863. Description of *Anthracosaurus russelli*, a new labyrinthodont from the Lanarkshire Coal-field. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 19, pp. 56-68.—1867. On a collection of fossil Vertebrata, from the Jarroo Colliery, county of Kilkenny, Ireland. Trans. Roy. Irish Acad., vol. 24, pp. 351-369.—1869. On a new labyrinthodont from Bradford. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 25, pp. 309-311.

Jaekel O. 1902. Über *Gephyrostegus bohemicus* nov. gen., nov. sp. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 54, SS. 127-132.—1911. Die Wirbeltiere. Berlin, 252 S.

Kuhn O. 1933. Labyrinthodontia. Fossilium catalogus. I: Animalia, Pars 61, 114 S.—1959. Die Ordnungen der fossilen "Amphibien" und "Reptilien". Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh., SS. 337-347.

Lane H. H. 1932. A new stegocephalian from the Pennsylvanian of Arkansas. Kansas Univ. Sci. Bull., vol. 20, pp. 313-317. Langston W. 1953. Permian amphibians from New Mexico. Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. Sci., vol. 29, pp. 349-416.—1953a. The first embolomorous amphibians from New Mexico. J. Geol., vol. 61, pp. 68-71. Lehman J. P. 1955. *Anthracosaurus*. In: "Traité de paléontologie", ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 173-224. Paris. Lydekker R. 1890. Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Nat. Hist.), pt. 4. London, 295 p.—1890a. On two new species of labyrinthodonts. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 46, pp. 289-294.

Marsh O. C. 1862. Discovery of a new enalisaurian remains in the Coal formation of Nova Scotia. Amer. J. Sci., (2), vol. 34, pp. 1-16.—1863. Description of the remains of a new Enalisaurian from the Coal formation of Nova Scotia. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 19, pp. 52-56. Moodie R. L. 1909. Carboniferous air-breathing vertebrates of the United States National Museum. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 37, pp. 11-28.—1911. A new labyrinthodont from the Kansas Coal-measures. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 39, pp. 489-495.—1912. The Pennsylvanian Amphibia of the Mazon Creek (Illinois) shales. Kansas Univ. Sci. Bull., vol. 6, pp. 323-359.—1916. The Coal-meas-

tures Amphibia of North America. Publs. Carnegie Inst. Washington, N 238, pp. 1—222.

Nopcsa R. 1926. Osteologie reptilium fossilium et recentium. Fossilium catalogus. I. Animalia. Pars 27, 391 p.

Olson E. C. 1947. The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. Fieldiana, Geol., vol. 11, pp. 2—53.—1947a. Fresh- and brackish-water vertebrate-bearing deposits of the Pennsylvanian of Illinois. J. Geol., vol. 54, pp. 281—305.—1951. Vertebrates from the Choza formation, Permian of Texas. J. Geol., vol. 59, pp. 178—181.—1951a. Fauna of Upper Vale and Choza. I. A new family of the Parareptilia. Fieldiana, Geol., vol. 10, pp. 89—97.—1952. The evolution of a Permian vertebrate chronofauna. Evolution, vol. 6, pp. 181—196. Owen R. 1876. On *Petrophryne granulata* Owen, a labyrinthodont reptile from the Trias of South Africa. Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, t. 50, pp. 147—153.

Pearson H. S. 1924. *Solenodonsaurus* Broili, a Seymouriamorph reptile. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (9), vol. 14, pp. 338—343. Pfannenstiel M. 1932. Gehirnkapsel und Genirn fossiler Amphibien. Monogr. Geol. u. Paläontol., (2), Bd. 6, SS. 1—85.—1932a. Der kinetische Schädel karbonischer Stegocephalen. Fortschr. Geol. u. Paläontol., Bd. 11, SS. 278—305.

Romer A. S. 1925. Permian amphibian and reptilian remains described as *Stephanospondylus*. J. Geol., vol. 33, pp. 447—463.—1928. A skeletal model of the primitive reptile *Seymouria*. J. Geol., vol. 36, pp. 248—260.—1930. The Pennsylvanian tetrapods of Linton. Ohio. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 59, pp. 77—147.—1935. Early history of Texas redbeds vertebrates. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 46, pp. 1597—1658.—1945. The late Carboniferous vertebrate fauna of Kounova (Bohemia), compared with that of the Texas redbeds. Amer. J. Sci., vol. 234, pp. 417—442.—1946. The primitive reptile *Limnoscelus* restudied. Amer. J. Sci., vol. 244, pp. 149—188.—1956. Osteology of the reptiles. Chicago, 772 p.—1957. The appendicular skeleton of the Permian embolomorph amphibian *Archeria*. Contribs. Mus. Paleontol., Univ. Michigan, vol. 13, pp. 103—159. 1958. An embolomorph jaw from the Mid-Carboniferous of Nova Scotia. Breviora, N 87, pp. 1—8.—1963. The larger embolomorph amphibians of the American Carboniferous. Bull. Mus. Compar. Zool., vol. 128, pp. 415—454.

Spinar Z. 1950. Krytolebec *Melanerpeton longicaudatum* J. Augusta. Rozpr. CSAV, vol. 59, N 29, pp. 1—26.—1951. Několik nových poznatků o rodu *Phaerpeton* Romer, 1947. Sbor. Ústřed. ústavu geol., vol. 18, pp. 1—10.—1952. Revision on some Moravian Discosauriscidae. Rozpr. Ústřed. ústavu geol., vol. 15, 160 p. Steen M. C. 1934. The amphibian fauna from the South Joggins, Nova Scotia. Proc. Zool. Soc. London, pp. 465—504.—1938. On the fossil Amphibia from the Gas Coal of Nyřany and other deposits in Czechoslovakia. Proc. Zool. Soc. London, (B), vol. 108, pp. 205—283. Stehlik A. 1924. New stegocephali from Moravian Permian formation. Acta Soc. Sci. Nat. Moraviae, vol. 1, pp. 199—283. Stovall J. W. 1948. A new species of embolomorph amphibians from the Permian of Oklahoma. J. Geol., vol. 56, pp. 75—79. Sushkin P. P. 1925. On the representatives of the Seymouriamorphs, supposed primitive reptiles from the Upper Permian of Russia, and on their phylogenetic relations. Occasion. Pap. Boston Soc. Nat. Hist., vol. 5, pp. 179—181.—1928. Notes on the Pre-Jurassic Tetrapoda from Russia. III. On Seymouriamorphae from the Upper Permian of North Dvina. Palaeontol. Hung., vol. 1, 1926, pp. 323—344.

Thomson J., Yoing J. 1870. On new forms of *Pteropax* and other Carboniferous labyrinthodonts, and other *Megalichthys*, with notes on their structure by prof.

Yoing. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., 1869, pp. 101—102. Tilton J. L. 1926. Permian vertebrates from West Virginia. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 37, pp. 385—395.

Watson D. M. S. 1912. The larger Coal-measures Amphibia. Mem. a. Proc. Manchester Literary a. Philos. Soc., vol. 57, pp. 1—14.—1914. On a femur of reptilian type from the Lower Carboniferous of Scotland. Geol. Mag., (6), vol. 1, pp. 347—348.—1916. On the structure of the brain-case in certain Lower Permian tetrapods. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 35, pp. 611—636.—1919. On *Seymouria*, the most primitive known reptile. Proc. Zool. Soc. London, 1918, pp. 267—301.—1929. The Carboniferous Amphibia of Scotland. Palaeontol. Hung., vol. 1, 1926, pp. 219—252.—1942. On Permian and Triassic tetrapods. Geol. Mag., vol. 79, pp. 81—116.—1954. On *Bolosaurus* and the origin and classification of reptiles. Bull. Mus. Compar. Zool., vol. 111, pp. 297—449. Westoll T. S. 1950. Discussion in appendice a D. M. S. Watson.—«L'évolution des Amphibiens et son mécanisme». Paleontol. et Transform. Paris, p. 52.—1951. The vertebrate-bearing strata of Scotland. Rept. 18th Intern. Geol. Congr. London, 1948, pt. 11, pp. 5—21. White T. E. 1939. Osteology of *Seymouria baylorensis* Broili. Bull. Mus. Compar. Zool., vol. 85, pp. 325—409. Williston S. W. 1911. Restoration of *Seymouria baylorensis* Broili, an American Cotylosaur. J. Geol., vol. 19, pp. 232—237.—1911a. American Permian vertebrates. Chicago, 145 p.—1914. Restorations of some American Permian-Carboniferous amphibians and reptiles. J. Geol., vol. 22, pp. 57—70.

Leptospondyli

Воробьева Э. И. 1962. Рызодонитные кистеперые рыбы Главного девонского поля. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 84.

Broili F. 1904. Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas. Paleontographica, Bd. 51, SS. 1—120.

Case E. C. 1910. New or little known reptiles and amphibians from the Permian (?) of Texas. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 28, pp. 163—181.—1911. Revision of the Amphibia and Pisces of the Permian of North America. Publs. Carnegie Inst. Washington, N 146, pp. 1—148.—1917. The environment of the amphibian fauna of Linton, Ohio. Amer. J. Sci., (4), vol. 44, pp. 124—136. Cope E. D. 1871. Observations on the extinct Batrachian fauna of the Carboniferous of Linton. Ohio. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 12, pp. 177—185.—1875. Synopsis of the extinct Batrachia from the Coal-measures. Rept. Geol. Surv. Ohio, vol. 2, Paleontol., pp. 349—411.—1897. On new Paleozoic Vertebrata from Illinois, Ohio and Pennsylvania. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 36, pp. 71—90. Credner H. 1880. Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. IX. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 42, SS. 240—277.—1890a. Die Urvierrüssler (Eotetrapoda) des sächsischen Rothliegenden. Naturwiss. Wochenschrift, Bd. 5, SS. 471—475, 483—484, 491—497, 507—509.

Dawson J. W. 1860. On a terrestrial mollusk, a chilognotous myriapod and some new species of reptiles from the Coal-Measures of Nova Scotia. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 16, p. 268.—1896. Synopsis of the air-breathing animals of the Palaeozoic in Canada. Proc. and Trans. Roy. Soc. Canada, vol. 12, pp. 71—88. Dechseaux C. 1955. Leptospondyli. In: «Traité de paléontologie», ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 275—305. Paris.

Fritsch A. 1875. Über die Fauna der Gaskohle des Pilzener und Rakonitzer Beckens. Sitzungsber. Kgl. Böhmisch. Ges. Wiss., SS. 70—79.—1883—1901. Fauna der Gaskohle der Kalksteine der Permformationen

Böhmens. Bd. 1-4, Prag.—1895. Über neue Wirbeltiere aus der Permformation Böhmens, nebst einer Übersicht über aus derselben bekannt gewordenen Arten. Sitzungsber. Kgl. böhmisch. Ges. Wiss., math.-naturwiss. Kl., SS. 1-17.

Gregory J. T. 1950. Tetrapods of Pennsylvanian nodules from Mazon Creek, Illinois. Amer. J. Sci., vol. 248, pp. 833-873.

Huene F. 1913. The skull elements of the Permian Tetrapoda in the American Museum of Natural History. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 315-386.—1948. Ein Versuch, die paläozoischen Urodeloidea zu entwirren. Neues Jahrb. Mineral., Geol., u. Paläontol., Monatsh., Abt. B, 1945-1948, SS. 111-126. Huxley T. H. 1867. A description of vertebrate remains from the Jarrow Colliery, county of Kilkenny, Ireland. Trans. Roy. Irish. Acad., vol. 24, pp. 351-369.

Jarvik E. 1962. Les porolépiformes et l'origine des urodèles. Colloq. internat. Centre nat. rech. scient., N 104, pp. 87-101.

Kuhn O. 1938. Stegocephalia (Labyrinthodontia exclusiv.). Fossilium catalogus: I. Animalia. Pars 8, 40 p.

Moodie R. L. 1912. The Mazon Creek, Illinois, shales and their amphibian fauna. Amer. J. Sci., (4), vol. 34, pp. 277-285.—1916. The Coal-measures Amphibia of North America. Publs. Carnegie Inst. Washington, N 238, pp. 1-222.

Romer A. S. 1930. The Pennsylvanian tetrapods of Linton, Ohio. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 59, pp. 77-147.—1945. The late Carboniferous vertebrate fauna of Kounova (Bohemia), compared with that of the Texas redbeds. Amer. J. Sci., vol. 243, pp. 417-442.—1952. Fossil vertebrates of the tri-state area. II. Late Pennsylvanian and early Permian vertebrates of the Pittsburgh-West Virginia region. Ann. Carnegie Mus., vol. 33, pp. 47-110.

Schwartz H. 1908. Ueber die Wirbelsäule und die Rippen holospondyler Stegocephalen (Leptospondyli Zittl.). Beitr. Paläontol. u. Geol. Österr.-Ungarns, Bd. 21, SS. 63-107. Steen M. C. 1931. The British Museum collection of Amphibia from the Middle Coal-measures of Linton, Ohio. Proc. Zool. Soc. London, 1930, pp. 849-891.—1934. The amphibian fauna from the South Joggins, Nova Scotia. Proc. Zool. Soc. London, pp. 465-504.—1938. On the fossil Amphibia from the Gas Coal of Nýřany and other deposits in Czechoslovakia. Proc. Zool. Soc. London, (B), vol. 108, pp. 205-283.

Nectridia

Andrews C. W. 1895. Note on a specimen of *Keratodon galvani* Huxley, from Staffordshire. Geol. Mag., (4), vol. 2, pp. 81-84.

Broili F. 1902. Ein Beitrag zur Kenntnis von *Diplocaulus*, Cope. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 536-541.

Douthitt H. 1917. The structure and relationships of *Diplocaulus*. Contr. Walker Mus., vol. 2, pp. 3-41.

Hancock A., Atthey T. 1869. On a new labyrinthodont amphibian from the Northumberland Coal-field. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 4, pp. 182-189.—1869a. [On *Urocordylus reticulatus*] Nat. Hist. Trans. Northumberland, vol. 3, pp. 310-319.—1870. Description of a labyrinthodont amphibian, a new generic form obtained in the Coal shales of Newsham: *Batrachiderpeton lineatus*. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 6, pp. 56-65; Nat. Hist. Trans. Northumberland, vol. 4, pp. 208-218. Huene F.

1912. Der Unterkiefer von *Diplocaulus*. Anat. Anz., Bd. 42, SS. 372-474.

Jaekel O. 1903. Ueber *Ceraterpeton*, *Diceratosaurus* und *Diplocaulus*. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Bd. 1, SS. 109-134.

Mehl M. G. 1921. A new form of *Diplocaulus*. J. Geol. vol. 29, pp. 48-50. Moodie R. L. 1912. The Pennsylvanian Amphibia of the Mazon Creek, Illinois, shales. Kansas Univ. Sci. Bull., vol. 6, pp. 323-359.—1912a. The skull structure of *Diplocaulus magnicornis* Cope and the amphibian order *Diplocaulia*. J. Morphol., vol. 23, pp. 31-39.

Olson E. C. 1951. *Diplocaulus*. A study in growth and variation. Fieldiana, Geol., vol. 11, pp. 89-128.—1952. Fauna of the Upper Vale and Choza: 6. *Diplocaulus*. Fieldiana, Geol., vol. 10, pp. 147-160.—1956. Fauna of the Vale and Choza. 11. *Lysorophus*: Vale and Choza; *Diplocaulus*, *Cacops* and *Eryopidae*: Choza. Fieldiana, Geol., vol. 10, pp. 313-322.

Piveteau J. 1925. Sur la morphologie et la position systématique du genre *Sauravus*. Bull. Soc. géol., France, (4), t. 25, pp. 89-96.

Thevenin A. 1910. Les plus anciens quadrupèdes de France. Ann. Paléontol., t. 5, pp. 1-64.

Watson D. M. S. 1913. *Batrachiderpeton lineatum*, Hancock et Atthey, a Coal-measure stegocephalian. Proc. Zool. Soc. London, 1913, pp. 949-952. Williston S. W. 1906. The skull and extremities of *Diplocaulus*. Trans. Kansas Acad. Sci., vol. 22, pp. 122-134. Woodward A. S. 1897. On new specimens of the stegocephalian *Ceraterpeton galvani* from the Coal-measures Castlecomer, Kilkenny, Ireland. Geol. Mag., (4), vol. 4, pp. 293-298.

Aistopoda

Gregory J. T. 1948. A new limbless vertebrate from the Pennsylvanian of Mazon Creek, Illinois. Amer. J. Sci., vol. 246, pp. 636-663.

Turnbull W. D. 1958. The type of *Phlegethontia linealis* Cope. J. Paleontol., vol. 32, pp. 245-246. Turnbull W. D., Turnbull P. E. 1955. A recently discovered *Phlegethontia* from Illinois. Fieldiana, Zool., vol. 37 pp. 523-539.

Lysorophia

Broili F. 1908. Systematische und biologische Bemerkungen zu der permischen Gattung *Lysorophus*. Anat. Anz., Bd. 33, SS. 290-297. Broom R. L. 1918. Observations on the genus *Lysorophus* Cope. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (9), vol. 2, pp. 232-239.

Case E. C. 1908. Notes on the skull of *Lysorophus tricarinatus*. Cope. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 24 pp. 531-539.

Finney M. 1912. The limbs of *Lysorophus*. J. Morphol., vol. 23, pp. 664-667.

Huene F. 1913. Ueber *Lysorophus* aus dem Perm von Texas. Anat. Anz., Bd. 43, SS. 389-396. Huene F., Bock W. 1954. A small amphibian skull from the Upper Triassic of Pennsylvania. Bull. Wagner Free Inst. Sci., vol. 29, pp. 27-34.

Moodie R. L. 1909. Vertebrate paleontology. The *Lysorophidae*. Amer. Naturalist, vol. 43, pp. 116-119.

Olson E. C. 1939. The fauna of the *Lysorophus* pockets in the Clear Fork Permian, Baylor county, Texas. J. Geol., vol. 47, pp. 389-397.—1956. Fauna of the Vale and Choza: 11. *Lysorophus*: Vale and Choza; *Diplocaulus*,

Cacops and *Eryopidae*: Choza. *Feldiana*, Geol., vol. 10, pp. 313–334.

Soillas W. S. 1920. On the structure of *Lysorophus*, as expressed by serial sections. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, (B), vol. 209, pp. 481–527.

Williston S. W. 1908. *Lysorophus*, a Permian Urodele. *Biol. Bull.*, vol. 15, pp. 229–240. Wintrebert P. 1922. La voûte palatine de *Lysorophus*. *Compt. Rend. Soc. biol.*, t. 87, pp. 928–930.

Urodela

Воронцова М. Н., Лизнер Л. П. 1952. Тритон и аксолотль. М., Изд-во «Сов. наука», 295 стр.

Лебединна Н. С. 1960. Развитие костей небной дуги хвостатых амфибий. Докл. АН СССР, т. 131, стр. 1206–1208. 1960а. Развитие парасфеноида хвостатых амфибий. Докл. АН СССР, т. 133, стр. 1476–1479.

Чернов С. А. 1959. Происхождение современной герпетологической фауны Средней Азии. Тр. Ин-та зоол. и паразит. АН Тадж. ССР, т. 98, сер. «Фауна Таджикской ССР», т. 18. Пресмыкающиеся, стр. 179–195.

Шмальгаузен П. И. 1956. Развитие аппарата звукопередачи у хвостатых земноводных семейства Hynobiidae. Зоол. ж., т. 35, стр. 419–433. 1956а. Морфология аппарата звукопередачи хвостатых земноводных. Зоол. ж., т. 35, стр. 1023–1042. 1958. Слезно-носовой проток и septomaxillare хвостатых амфибий. Зоол. ж., т. 37, стр. 570–583.

Adams L. A. 1926. *Necturus*. New York, 72 p. Auffenberg W. 1958. A new family of Miocene Salamanders from the Texas Coastal Plain. *Quart. J. Florida Acad. Sci.*, vol. 21, pp. 169–176.

Baker C. L. 1945. The natural history and morphology of the Amphiuma. J. Tennessee Acad. Sci., vol. 20, pp. 55–91. Bishop S. C. 1943. *Handbook of Salamanders*. New York, 555 p. Bolkey S. J. 1928. Die Schädel der Salamandrin, mit besonderer Rücksicht auf ihre systematische Bedeutung. Z. Anat. und Entwicklungsgesch., Bd. 86, SS. 259–319.

Cook H. J. 1917. The first recorded amphibian from the Miocene of Nebraska. *Bull. Geol. Soc. America*, vol. 28, p. 213. Corpe E. 1868. A review of the species of the Ambystomidae. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 1867, pp. 166–211. 1869. A review of the species of the Plethodontidae and Desmognathidae. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, pp. 93–118. 1876. On some extinct reptiles and Batrachia from the Judith River and Fox Hills beds of Montana. *Proc. Amer. Acad. Nat. Hist. Sci. Philadelphia*, p. 355.

Dollo L. 1889. Note sur le Batracien de Bernissart. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique*, t. 3, pp. 85–93. Dunn E. R. 1922. The sound-transmitting apparatus of salamanders and the phylogeny of the Caudata. *Amer. Naturalist*, vol. 56, pp. 418–427. 1926. The salamanders of the family Plethodontidae. N. Y., 441 p.

Eaton T. H. 1933. The occurrence of streptostyly in the Ambystomidae. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, vol. 37, pp. 521–526. Edgeworth F. H. 1923. On the quadrate in *Cryptobranchius*, *Menopoma* and *Hynobius*. J. Anat., vol. 57, pp. 238–244. Emerson E. T. 1905. General anatomy of *Typhlomolge rathbuni* Stejneger. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, vol. 32, pp. 43–76. Engler E. 1929. Untersuchungen zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Brustschulterapparates der Urodelen. *Acta Zool.*, Bd. 10, SS. 143–229. Erasmus D. d. 1915. La faune e l'età del cal-

cari a litioliti di Pietraroia (Prov. di Benevento). *Palaeontogr. Ital.*, t. 21, pp. 59–112.

Fox H. 1954. Development of the skull and associated structures in the Amphibia with special reference to the urodeles. *Trans. Zool. Soc. London*, vol. 128, pp. 241–304. 1959. A study of the development of the head and pharynx of the larval urodele *Hynobius* and its bearing on the evolution of the vertebrate head. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, (B), vol. 242, pp. 151–205. Francis E. T. 1934. The anatomy of the salamanders. Oxford, 381 p. Frank R. 1955. *Palaeotricha oligocenica*, new genus and species, on Oligocene salamander from Oregon. *Breviora*, N. 45, pp. 1–12. Freytag J. E. 1939. Morphologische Untersuchungen an Ambystomidenextrimitäten. Abhandl. u. Ber. Mus. Nat. u. Heimatk. Magdeburg, Bd. 7, SS. 69–78. 1959. Zur Anatomie und systematische Stellung von *Ambystoma schmidti* Taylor, 1938 und verwandten Arten. *Vierteljahresschr. naturforsch. Ges. Zürich*, Bd. 104, SS. 79–89.

Goin C. J., Auffenberg W. 1955. The fossil salamanders of the family Sirenidae. *Bull. Mus. Compar. Zool.*, vol. 113, pp. 497–514. 1957. A new fossil salamander of the genus *Siren* from the Eocene of Wyoming. *Copeia*, pp. 83–85. Grobmann A. B. 1959. The anterior cranial elements of the salamanders *Pseudotriton* and *Gyrinophilus*. *Copeia*, pp. 60–63.

Hecht M. K. 1957. A case of parallel evolution in salamanders. *Proc. Zool. Soc. India*, Mookerjee Mem. Vol., pp. 283–292. Herre W. 1934. Phylogenie und Zoogeographie der Salamandrin. *Verhandl. Dtsch. Zool. Ges.*, Bd. 36, SS. 158–164. 1935. Die eocene Molchfauna des Geiseltales. *Verhandl. Ges. dtsch. Naturforsch. u. Ärzte*, Bd. 93, SS. 55–57. 1935a. Die Schwanzlurche der miocänen (oberoligocenen) Braunkohle des Geiseltales und die Phylogenie der Urodelen unter Einschluss der fossilen Formen. *Zoologica*, Stuttgart, Bd. 33, SS. 1–85. 1935b. Über *Oligosoma spinosa* Navás, einen fossilen Schwanzlurche aus dem spanischen Tertiär. *Palaeontol. Z.*, Bd. 17, SS. 91–105. 1939. Studien an asiatischen und nordamerikanischen Salamandrin. Abhandl. u. Ber. Mus. Nat. u. Heimatk. Magdeburg, Bd. 7, SS. 79–98. 1944. *Palaeopteroideles hauffi* nov. gen., nov. sp., ein fossiler Schwanzlurche aus dem Miozän-Süddeutschlands. *Zool. Anz.*, Bd. 134, SS. 1–17. 1949. Neue Tatsachen zur Stammesgeschichte der Schwanzlurche. *Zool. Jahrb.*, Abt. Syst., Bd. 78, SS. 217–226. 1950. Der derzeitige Stand unseres Wissens über die fossilen Urodelen, zugleich einige kritische Bemerkungen über *Boomerangia salamandriniformis* von Huene. *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol.*, Monatsch., SS. 19–25. 1955. Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March (CSR). *Amphibia* (Urodela). Fossile Urodelen aus dem Miozän des Wiener Beckens und ihre Stammesgeschichtliche Bedeutung. Sitzungsber. *Osterr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl.*, Abt. I, Bd. 164, SS. 783–803. Herre W., Lunau H. 1950. Neue fossile Schwanzlurche aus dem Burdigalium. *Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol.*, Monatsch., SS. 247–252. Hilton W. A. 1947. The hyobranchial apparatus of Salamandridae. J. Entomol. a. Zool., vol. 39, pp. 68–72. 1948. The carpus and tarsus of Salamandridae. J. Entomol. a. Zool., vol. 40, pp. 1–13. 1948a. The vertebrae of salamanders. J. Entomol. a. Zool., vol. 40, pp. 47–65. Huene F. 1941. Die Tetrapodenfährten im loskanischen Tertiär und ihre Bedeutung. *Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Beil.-Bd. 86, Abt. B, SS. 1–34. 1948. Ein echter Urodele aus dem unteren Dogger. *Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Monatsch., Abt. B, 1945–1948, SS. 33–39. Huxley T. H. 1874. On the structure of the skull and of the heart of *Menobranchius lateralis*. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 186–204.

Kuhn O. 1938. Urodela. Fossilium catalogus. I: Animalia. Pt. 84, 19 S.

Lapage E. O. 1928. The septomaxillary. I. In the amphibia Urodela. J. Morphol., vol. 45, pp. 443—458. Laube G. C. 1898. Andriasreste aus der böhmischen Braunkohlenformation. Abhandl. Dtsch. naturwiss.-med. Vereins Böhmen, «Lotos», Bd. 1, H. 3, SS. 21—32.—1909. Neue Andriasreste aus den Tonen von Preschen bei Bilin. Abhandl. Dtsch. Naturwiss.-Med. Vereins Böhmen, «Lotos», Bd. 17, H. 6, SS. 120—125. Liebus A. 1929. Neue Andriasreste aus dem böhmischen Tertiär. Paläontol. Z., Bd. 11, SS. 102—120. Luna H. 1950. Ein neuer fossiler Wassermolch der Gattung *Trilurus* aus dem Miozän Süddeutschland. Verhandl. Dtsch. zool. Ges., 1949, SS. 67—70.

Meyer H. 1845. Zur Fauna von Vorwelt. Fossile Säugetiere, Vögel und Reptilien aus dem Molasse-mergel von Oningen. Frankfurt am Main, 52 S.—1860. Salamandrin aus der Braunkohle am Rhein und in Böhmen. Palaeontographica, Bd. 7, SS. 47—73. Mösch C. 1881. Der japanische Riesensalamander und der fossile Salamander von Oningen. Neujahresbl. Naturforsch. Ges., SS. 1—42.

Noble G. K. 1927. The plethodontid salamanders; some aspects of their evolution. Amer. Mus. Novitates, N 249, pp. 1—26.—1928. Two new fossil Amphibia of zoogeographic importance from the Miocene of Europe. Amer. Mus. Novitates, N 303, pp. 1—13.

Osawa G. 1901. Beiträge zur Anatomie des japanischen Riesensalamanders. Mittell. Med. Fak. Kais. Japan. Univ. Tokio, Bd. 5, SS. 221—427.

Parker W. K. 1885. On the structure and development of the skull in the urodeles. Trans. Zool. Soc. London, vol. 11, pp. 171—214. Peabody F. B. 1954. Trackways of an ambystomid salamander from the Paleocene of Montana. J. Paleontol., vol. 28, pp. 79—83. Peterson O. A. 1926. The fossil of the Frankstown Cave, Blair county, Pennsylvania. Ann. Carnegie Mus., vol. 16, pp. 249—314.

Reed H. D. 1920. The morphology of the sound-transmitting apparatus in caudate Amphibia. J. Morphol., vol. 33, pp. 325—374. Reese A. M. 1906. Anatomy of *Cryptobranchius alleganiensis*. Amer. Naturalist, vol. 40, pp. 287—326. Ryke P. A. J. 1950. Contributions to the cranial morphology of the asiatic urodele *Onychodactylus japonicus*. Ann. Univ. Stellenbosch, (A), vol. 6, pp. 3—21.

Städtmüller F. 1925—1949. Studien am Urodelenschädel. I—III. Z. Anat. u. Entwicklungsgesch., Abt. I, Bd. 75 (1925), SS. 149—225; Bd. 90 (1929), SS. 144—152; Bd. 114 (1949), SS. 449—456. Steiner H. 1950. Die Differenzierung der paläarktischen Salamandrin während des Pleistozäns. Rev. Suisse Zool., Bd. 57, SS. 590—603.

Taylor E. H. 1941. Extinct toads and salamanders from Middle Pliocene beds of Wallace and Sherman counties, Kansas. Bull. Kansas Univ. Geol. Surv., N 38, pp. 177—196. Taylor E. H., Hesse C. J. 1943. A new salamander from the Upper Miocene beds of San Jacinto county, Texas. Amer. J. Sci., vol. 241, pp. 185—193. Teegmeyer M. J. 1957. Studien zur Entwicklung und Gestalt der Urodelenwirbel. Z. wiss. Zool., Bd. 160, SS. 95—163. Thénius L. 1954. Über das Vorkommen von Riesensalamandern (Cryptobranchidae, Amphibia) im Unterpliozän (Pannon) des Wiener Beckens. Paläontol. Z., Bd. 28, SS. 172—177. Tihen J. A. 1955. A new Pliocene species of *Ambystoma*, with remarks on other fossil Ambystomids. Contris Mus. Paleontol., Univ. Michigan, vol. 12, pp. 229—244. Tschudi J. J. 1837. Über den Homo dilu-

vii testis, *Andrias scheuchzeri*. Neues Jahrb. Mineral., Geogn., Geol. u. Petrefaktenkunde, SS. 545—547.—1859. Classification der Batrachier, mit Berücksichtigung der fossilen Tiere dieser Abteilung der Reptilien. Mém. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat., t. 2, art. 3, pp. 1—100.

Wahlert G. 1953. Verlauf und Wesen der stammgeschichtlichen Entwicklung der Schwanzlurche. Verhandl. Dtsch. zool. Ges., SS. 525—529. Wiedersheim R. 1877. Das Kopfskelett der Urodeln. Leipzig, 187 S. Westphal F. 1958. Die tertiären und rezenten eurasischen Riesensalamander (Genus *Andrias*, Urodela, Amphibia). Palaeontographica, Abt. A, Bd. 110, SS. 20—92. Wintrebret P. 1910. Sur le déterminisme de la métamorphose chez les batraciens. 18. L'origine des Urodeles. Compt. Rend. Soc. Biol., t. 69, pp. 172—174.

Apoda

Brunner G. 1954. Das Fuchslotch bei Siegmundbrunn (Oberfr.). Eine mediterrane Riss-Würm-Fauna. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol. Abhandl., Bd. 100, SS. 83—110.—1957. Die Breitenberghöhle bei Gösswein (Oberfr.). Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsch., SS. 352—378.

Dunn E. R. 1942. The American Caecilians. Bull. Mus. Compar. Zool., p. 439.

Werner F. 1931. Apoda (=Gymnophiona). Schleichenlurche. In: «Handbuch der Zoologie» von W. Kükenthal, Bd. 6, H. 2, Lief. 2, SS. 143—200. Berlin. Wiedersheim R. 1879. Die Anatomie der Gymnophionen. Jena, 101 S.

Microsauria

Татарников Л. П. 1959. Происхождение пресмыкающихся и некоторые принципы их классификации. Палеонтол. ж., № 4, стр. 65—84.

Baur G. 1897. Über die systematische Stellung der Microsaurier. Anat. Anz., Bd. 14, SS. 148—151. Branson E. B. 1911. Notes on the osteology of the skull of *Parietichius*. J. Geol., vol. 19, pp. 135—139. Broili F. 1904. Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas. Palaeontographica, Bd. 51, SS. 1—120.—1913. Über zwei Stegocephalenreste aus dem texanischen Perm. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Bd. 1, SS. 96—100. Broom R. L. 1913. On the cotylosaurian genus *Pantylus* Cope. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 527—532.

Case E. C. 1910. New or little known reptiles and amphibians from the Permian (?) of Texas. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 28, p. 177.—1911. A revision of the Cotylosauria of North America. Pubs. Carnegie Inst. Washington, N 145, 121 p.—1911a. Revision of the Amphibia and Pisces of the Permian of North America. Pubs. Carnegie Inst. Washington, N 146, 148 p.—1923. Description of a nearly complete skeleton of *Ostodolepis brevispinatus* Williston. Contris Mus. Paleontol., Univ. Michigan, vol. 3, pp. 81—108. Cope E. D. 1871. Observations on the extinct batrachian fauna of the Carboniferous of Linton, Ohio. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 12, 177 p.—1875. Synopsis of the extinct Batrachia from the Coal-measures. Rept. Geol. Surv. Ohio, vol. 2, Paleontol., pp. 351—411.—1897. On a new Paleozoic Vertebrate from Illinois, Ohio and Pennsylvania. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 36, pp. 71—90. Credner H. 1881—1893. Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. I—X. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 33 (1881), SS. 298—330, 576—603; Bd. 34 (1882), SS. 213—237; Bd. 35 (1883), SS. 275—

300; Bd. 37 (1885), SS. 694—736; Bd. 38 (1886), SS. 576—632; Bd. 40 (1888), SS. 490—558; Bd. 41 (1889), SS. 319—342; Bd. 42 (1890), SS. 240—277; Bd. 45 (1893), SS. 639—704.

Dawson J. W. 1863. Air-breathers of the Coal period. Amer. J. Sci., (2), vol. 36, pp. 430—432.—1882. On the results of recent explorations of erect trees containing animal remains in the Coal formation of Nova Scotia. Philos. Trans. Roy. Soc. London, vol. 173, pp. 621—659.—1895. Synopsis of the air-breathing animals of the Paleozoic in Canada up to 1894. Proc. a. Trans. Roy. Soc. Canada, vol. 12, pp. 71—88.

Fritsch A. 1883—1901. Die Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Bd. I—IV, Prag.

Gregory J. T. 1948. The structure of *Cephalerpeton* and affinities of the Microsauria. Amer. J. Sci., vol. 246, pp. 550—568.—1950. Tetrapods of the Pennsylvanian nodules from Mazon Creek, Illinois. Amer. J. Sci., vol. 248, pp. 833—873. Gregory J. T. Peabody F. E., Price L. I. 1956. Revision of the Gymnarthridae, American Permian microsaur. Bull. Peabody Mus. Nat. Hist., N 10, pp. 1—77.

Huene F. 1913. The skull elements of the Permian Tetrapoda in the American Museum of the Natural History. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 315—386.—1948. The systematic position of the Microsauria. Amer. J. Sci., vol. 246, pp. 44—45. Hummel K. 1913. *Rhynchonella dispersus* Fritsch. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 65, S. 591. Huxley T. H. 1867. Description of vertebrate remains from the Jarrow Colliery, county of Kilkeny, Ireland, Trans. Roy. Irish Acad., vol. 24, pp. 351—369.

Kuhn O. 1938. Stegocephalia (Labyrinthodontia exsulis). Fossilium catalogus. I: Animalia, Pt. 84, 60 S.—1959. Ein neuer Microsaurier aus dem deutschen Rothliegenden. Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., Monatsh., SS. 424—426.

Mehl M. G. 1912. *Pantylus cordatus* Cope. J. Geol., vol. 20, pp. 21—27. Moodie R. L. 1909. The Microsauria, ancestors of the Reptilia. Geol. Mag., (5), vol. 6, pp. 216—220.—1909a. Carboniferous air-breathing vertebrates of the U. S. National Museum. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 37, pp. 11—28.—1912. The Mazon Creek, Illinois,

shales and their amphibian fauna. Amer. J. Sci., (4), vol. 34, pp. 277—285.—1916. The Coal-measures Amphibia of North America. Publs. Carnegie Inst. Washington, N 238, pp. 1—219.

Olson E. C. 1939. The fauna of the Lysorophus pockets in the Clear Fork Permian, Baylor county, Texas. J. Geol., vol. 47, pp. 389—397.—1947. The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. Fieldiana, Geol., vol. 11, pp. 2—56.

Rieth A. 1931. Zur Entwicklung von Grabschnauzen bei wühlenden Reptilien und Insektivoren. Palaeobiologia, Bd. 4, SS. 397—404. Romer A. S. 1930. The Pennsylvanian tetrapods of Linton, Ohio. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 59, pp. 77—147.—1945. The late Carboniferous vertebrate fauna of Kounova (Bohemia), compared with that of the Texas redbeds. Amer. J. Sci., vol. 243, pp. 417—442.—1950. The nature and relationships of the Paleozoic microsaur. Amer. J. Sci., vol. 248, pp. 628—654.

Schroeder E. 1939. Ein neuartiger Amphibienrest (*Microbrachis*) aus dem saarländischen Rothliegenden. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 91, SS. 812—815. Steen M. C. 1931. The British Museum collection of Amphibia from the middle Coal-measures of Linton, Ohio. Proc. Zool. Soc. London, pp. 849—891.—1934. The amphibian fauna from the South Joggins, Nova Scotia. Proc. Zool. Soc. London, 1934, pp. 465—504.—1938. On the fossil Amphibia from the Gas Coal of Nyfany and other deposits in Czechoslovakia. Proc. Zool. Soc. London, (B), vol. 108, pp. 205—283.

Vaughn P. P. 1962. The Paleozoic microsaur as close relatives of reptiles, again. Amer. Midland Naturalist, vol. 67, pp. 79—84.

Watson D. M. S. 1929. The Carboniferous Amphibia of Scotland. Palaeontol. Hung., vol. 1, 1926, pp. 221—252. Westoll T. S. 1942. The ancestry of the captorhinomorph reptiles. Nature, vol. 149, pp. 667—668. Williamson S. W. 1908. The oldest known reptile, *Isodectes punctulatus* Cope. J. Geol., vol. 16, pp. 395—400.—1909. New or little known Permian vertebrates. *Pariotichus*. Biol. Bull., vol. 17, pp. 241—255.—1913. *Ostodolepis brevispinatus*, a new reptile from the Permian of Texas. J. Geol., vol. 21, pp. 363—366.—1916. The osteology of some American Permian vertebrates. II. Contris Walker Mus., vol. 1, pp. 165—192. Wilson J. A. 1951. Taxonomic position of *Pantylus*. Bull. Geol. Soc. America, vol. 62, pp. 1490—1491.

КЛАСС REPTILIA. РЕПТИЛИИ, ИЛИ ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Общая характеристика

Пресмыкающиеся по сравнению с земноводными являются уже типично наземными позвоночными, и это ярко отражено в их строении. Вместе с птицами и млекопитающими они относятся к высшим позвоночным — амниотам, отличающимся от низших позвоночных, или анимний, наличием у эмбриона зародышевых оболочек — амниона и аллантоиса. Размножение яйцами, защищенными твердой скорлупой и имеющими зародышевые оболочки, при помощи которых осуществляются дыхание и питание эмбриона, явилось весьма важным приспособлением позвоночных к условиям наземного существования. Развитие совершенного легочного дыхания у пресмыкающихся сделало возможной и необходимой защиту голой кожи наземных позвоночных роговым покровом. Это второй важнейший шаг позвоночных в их приспособлении к сухопутной жизни. Широкое освоение пресмыкающимися суши дало им возможность впоследствии приспособиться к обитанию в воздухе и вторично вернуться в воду, т. е. завоевать все три главные зоны жизни. Разнообразие условий существования привело и к разнообразию форм, и в этом отношении пресмыкающиеся, пожалуй, занимают первое место среди всех позвоночных. Пресмыкающиеся являются важнейшей в истории позвоночных группой, давшей начало обоим высшим классам позвоночных — птицам и млекопитающим.

Из других особенностей, отличающих рептилий от амфибий, необходимо отметить более совершенное кровообращение: у них в желудочке сердца появилась перегородка, а у высших рептилий — архозавров и, вероятно, зверо-

образных — сердце стало четырехкамерным, и артериальная кровь полностью отделилась от венозной. Температура тела у этих групп пресмыкающихся также, возможно, была уже постоянной.

В черепе большинства пресмыкающихся в височной области исчезает ряд костей и появляются височные впадины, служащиеместилищем челюстной мускулатуры, более сильной, чем у земноводных. Мозговая коробка хорошо окостеневает. Осевой скелет — позвоночник — у пресмыкающихся имеет четко выраженную дифференцировку, с обособлением шейного отдела (отсутствующего у земноводных) и других, что очень существенно в наземных условиях, требующих от животного более сложных и разнообразных движений, чем в воде. Тела позвонков становятся постепенно цельными — без отверстий для спинной струны — хорды; интерцентры, характерные для примитивных пресмыкающихся, у многих исчезают; вместо амфицельной формы сочленовных поверхностей развиваются вогнуто-выпуклые, иногда уплощенные.

Парные конечности рептилий, сохранившие пятипалый тип, отличаются от амфибиальных не только разнообразием, но и большим совершенством: развитием хорошо выраженных суставных поверхностей и большей длиной, позволившей прогрессивным группам поднять тело высоко, не волоча его по земле, что очень важно для быстрого передвижения. Большая нагрузка на скелет у сухопутных позвоночных по сравнению с водными привела к усилению не только конечностей, но и поясов, особенно тазового, кости которого срастаются иногда

попарно; крестец у пресмыкающихся включает до восьми и более позвонков. В плечевом поясе, полностью утратившем связь с черепом (что дало большую свободу движений последнему), число костей уменьшается.

Имеются и другие прогрессивные признаки в строении пресмыкающихся: более совершенное, чем у земноводных, устройство выделительной системы (развитие вторичной почки), дальнейшее развитие центральной нервной системы с появлением коры в больших полушариях, как результат общего функционального усложнения организма. У высших пресмыкающихся — архозавров и зверообразных, возможно, имела забота о потомстве, аналогично птицам и млекопитающим.

Наряду с признаками, сближающими рептилий с птицами и млекопитающими, у них сохранился и ряд примитивных признаков, по которым они стоят ближе к амфибиям. Не говоря уже о менее совершенном общем развитии центральной нервной, кровеносной и отчасти выделительной систем, у пресмыкающихся, например, относительно плохо развиты органы чувств (за исключением зрения); звукопроводящий, или слуховой аппарат состоит, как и у земноводных, из одной косточки (за исключением, быть может, зверообразных, у которых уже началось преобразование задней части челюстного аппарата в слуховой); у подавляющего большинства рептилий в черепе один затылочный бугор, или мыщелок, не развито или слабо развито вторичное небо, дающее возможность свободного дыхания во время еды, нижняя челюсть состоит из многих костей, зубы обычно не дифференцированы; у ряда примитивных форм сохраняются нёбные зубы и теменной глаз. Как и земноводные, в большинстве своем пресмыкающиеся — холоднокровные животные с непостоянной температурой тела, жители в основном теплых широт.

Морфология скелета

Наружный, или кожный, скелет пресмыкающихся представляет собой защитное образование. На брюшной стороне у большинства пресмыкающихся имеются так называемые брюшные ребра (*gastralia*), возникшие первично, вероятно, из брюшных чешуй лабиринтодонтов. Возможно, из этих же элементов и костей плечевого пояса у черепах развился брюшной щит панциря — пластрон (*plastron*). Он образован большой непарной костью, *endoplastron*, гомологичной надгрудлиннику (*episternum*) других рептилий, и четырьмя парными костями, из которых передняя пара (*epiplastron*) соответствует ключицам (*claviculae*), а

остальные гомологичны брюшным ребрам. Кожные окостенения на спине черепах сростаются с невральными отростками позвонков и ребрами, образуя спинной щит панциря — карапакс (*sapara*).

Панцирь, подобный черепашему, развит у плакодонтов и питтезавров динозавров — анкилозавров. У многих пресмыкающихся в коже развиты различного рода костные щитки и шипы (псевдозухи, крокодилы, питтезавровые динозавры, некоторые ящерицы и др.).

Внутренний скелет. Череп у большинства рептилий заметно выше и уже, чем у амфибий, тропи базального типа: глазницы разделены тонкой межглазничной перегородкой (*septum interorbital*); она обычно не окостеневает, оставаясь хрящевой или перепончатой; в целом же окостенение черепа почти полное, значительные массы хряща сохраняются лишь в обонятельном отделе. Полость среднего уха соединяется с внутренним ухом, кроме овального окна (*fenestra ovalis*), посредством тоже небольшого, затянутого перепонкой круглого окна (*fenestra rotunda*¹), улучшающего передачу звуковых колебаний в перепончатый лабиринт. Слуховая косточка у пресмыкающихся, как и у земноводных, одна: *stapes*, или *columnella auris*.

В затылочной области, вокруг затылочного отверстия (*foramen occipitale magnum*) развиваются четыре кости: основная затылочная кость (*basioccipitale*), две боковые затылочные (*exoccipitalia*) и верхняя затылочная (*supraoccipitale*). Первые три принимают участие в образовании затылочного мыщелка (*condylus occipitalis*); он обычно односторонний, иногда трехраздельный, а у териодонтов, как и у млекопитающих, двойной.

В ушном отделе с каждой стороны окостеневают передняя ушная кость (*prooticum*), верхняя ушная (*epitoticum*) и задняя ушная (*opisthototicum*, или *paroccipitale*), образующие стенку слуховой капсулы; из них вторая сростается с верхней затылочной костью, а третья (у большинства рептилий) — с боковой затылочной.

В основании черепа, впереди основной затылочной кости, развивается основная клиновидная кость, или базисфеноид (*basisphenoid*) с двумя боковыми отростками (*processi basisphenoidales*), к которым причленяются покровные крыловидные кости (*pterygoideae*). Базисфеноид может сростаться с основной затылочной и передней ушной костями (например, у ящериц). В обонятельной области

¹ У амфибий это отверстие носит название *fenestra basiscranialis* и не открывает в полость среднего уха.

окаменение обычно неполное. Клиновидно-решетчатая кость, или сфенэтмоид (*sphenethmoideum*), столь характерная для передней части мозговой коробки лабиринтодонтов, хорошо развита только у наиболее древних пресмыкающихся — котилозавров. В большинстве же случаев сфенэтмоид не сохраняется совсем, либо он распадается на отдельные окаменения. У зверообразных на его месте развивается непарная передняя клиновидная кость, или пре-сфеноид (*praesphenoideum*), и парные глазнично-клиновидные кости, или орбитосфеноиды (*orbitosphenoidea*), закладывающиеся в боковых стенках черепа между глазницами. У архозавров позади орбитосфеноидов развиваются еще боковые клиновидные кости, или латеросфеноиды (*latersphenoidea*), называемые также (не совсем правильно) алисфеноидами (*alisphenoidea*) — по аналогии с млекопитающими. У других пресмыкающихся окаменения боковой стенки черепа между глазницами выражены очень плохо или совсем отсутствуют.

Число покровных костей у низших рептилий — котилозавров — такое же, как у лабиринтодонтов, а у более высокоорганизованных групп оно несколько сокращается. Крышу черепа впереди образуют предчелюстные, или межчелюстные (*praemaxillaria*, или *intermaxillaria*) и челюстные кости (*maxillaria*). С предчелюстными и челюстными костями сверху соединяются носовые (*nasalia*). На стыке этих трех пар костей обычно располагаются ноздри. У многих пресмыкающихся (котилозавры, зверообразные, ящерицы) в полости ноздрей имеется еще небольшая покровная косточка — *septomaxillare*, выходящая иногда на поверхность черепа. Далее следует группа костей, участвующих в образовании глазниц сверху и с боков: слезные (*lacrimalia*), предлобные (*praefrontalia*), лобные (*frontalia*), задне-лобные (*postfrontalia*), и заднеглазничные (*postorbitalia*). Слезные кости примитивных пресмыкающихся имеют очень большие размеры. У некоторых групп (крокодилы, птицазавые динозавры, ящерицы, змеи) развиты надглазничные кости (*supraorbitalia*).

В задней части черепа сверху располагаются теменные кости (*parietalia*), несущие у многих пресмыкающихся теменное отверстие (*foramen parietale*) на соединительном шве между костями; позади этих костей обычно имеются заднетеменные, или межтеменные кости (*postparietalia*, или *interparietalia*), часто сливающиеся у многих форм в одну, и табличчатые кости (*tabularia*), характерные главным образом для более древних групп рептилий (котилозавры, зверообразные). Ниже теменных костей находятся верхневисочные кости

(*supratemporalia*), исчезающие у многих рептилий, и чешуйчатые (*squamosa*).

У большинства пресмыкающихся позади глазниц, с каждой стороны черепа, образуются одно или два отверстия (*fenestra temporalis*), называемые височными ямами, или впадинами. Верхнюю из этих впадин ограничивают теменная, а иногда также лобная или заднелобная кости — сверху и заднеглазничная с чешуйчатой (либо верхневисочной) — снизу. Последние две кости образуют верхнюю скуловую, или верхнюю височную, дугу и одновременно ограничивают сверху нижнюю височную впадину, замыкаемую снизу скуловой (*jugale*) и квадратноскуловой (*quadrato-jugale*), а иногда и квадратной (*quadratum*) костями, которые образуют нижнюю скуловую, или нижнюю височную, дугу (рис. 146). Развитие височных впадин в черепа пресмыкающихся (а у архозавров еще и предглазничных впадин), с одной стороны, способствовало его облегчению, а с другой — усилению мускулатуры, приводящей в движение челюсти. У различных групп это развитие происходило по-разному: у одних, наиболее примитивных (котилозавры, черепахи), височные впадины отсутствуют вовсе, у большинства пресмыкающихся имеется одна впадина (либо верхняя, либо нижняя), а у архозавров и ранних лепидозавров — две. У змей в связи с подвижностью костей черепа височные дуги редуцируются.

С нижней стороны черепа пресмыкающихся из покровных костей, образующих небную поверхность, под обонятельную область расположен парный сошник (*vomer*), несущий, как и другие кости небной поверхности, у примитивных групп — зубы, а у некоторых — закрывающийся вторичным небом и превращающийся тогда (крокодилы и др.) в перегородку между носоглоточными ходами (*ductus nasopharyngei*); внутренние ноздри, или хоаны, в этом случае отодвигаются далеко назад. С боков и позади сошника следуют небные кости (*palatina*) и крыловидные кости, или птеригониды (*pterygoidea*), а у многих пресмыкающихся еще и поперечные, или наружные крыловидные кости (*transversa*, или *ectopterygoidea*); наконец, имеется непарный парасфеноид (*parasphenoideum*), который, срастаясь с базисфеноидом, образует его длинный, направленный вперед отросток (*rostrum*), обычно не достигающий сошника.

У примитивных пресмыкающихся крыловидные кости подвижно соединяются с базисфеноидом посредством так называемого базиптеригонного сочленения и отделены от парасфеноида узкими межкрыловидными ямами (*fossae interpterygoideae*), исчезающими при

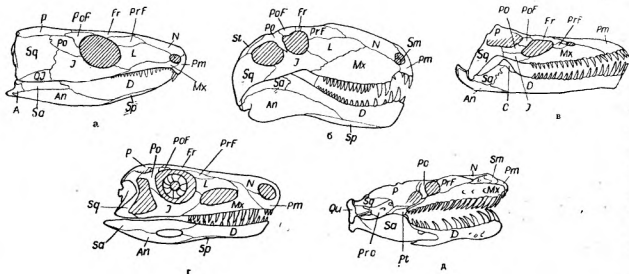


Рис. 146. Черепы различных пресмыкающихся

а — котилозавра *Crotaphytus*, б — плеврозавра *Pleurozoan*, в — плеврозавра *Pleurozoan*, г — текодонта *Thecodont*, д — змеи *Python*. А — сочленовная кость, Ан — угловая, С — венечная, Д — зубная, Л — лобная, J — скуловая, Л — слезная, Мх — челюстная, N — носовая, P — теменная, Po — передглазничная, Po — задглазничная, Prf — предлобная, Pro — переднеушная, Pt — крыловидная, Q — квадратноскуловая, Qu — квадратная, Sa — надугловная, Sm — septomaxillare, Sp — пластинчатая, Sq — чешуйчатая, St — надвисочная (Romer, 1945)

развитии неподвижного соединения крыловидных костей с базифеноидом. Между крыловидными, наружными крыловидными и небными костями бывают развиты небные, или подглазничные, отверстия (foramina suborbitalia).

Небноквадратный хрящ, служащий хрящевой основой верхней челюсти у рептилий, окостеневает в своей задней части, превращаясь в квадратную кость (quadratum), нижний конец которой образует блок для сочленения с нижней челюстью, а верхний упирается в чешуйчатую кость и либо соединяется с нею у большинства рептилий неподвижно (монимостилия), либо — у некоторых хищных форм (хищные динозавры, змеи) — подвижно (стрептостилия), что позволяет хищникам широко раскрывать пасть при заглатывании крупной добычи. Из небноквадратного хряща развивается еще верхнекрыловидная (столбчатая) кость, или эпиптеригойд (columella cranii, или epipterygoideum), соединяющий крыловидную кость с теменной.

Нижняя челюсть состоит из шести — семи костей: сочленовной (articulare) — хрящевого происхождения, и покровных: зубной (dentale), пластинчатой (spleniale), угловой (angulare), надугловой (supraangulare) и венечной (coronare), часто образующей венечный отросток (processus coronae); последняя кость — предсочленовная (praearticulare), или кожная сочленовная (goniale) — иногда

срастается с сочленовной. У некоторых пресмыкающихся (птицегазовые динозавры) развивается впереди небольшая предзубная кость (praedentale).

У высших териодонтов зубная кость резко разрастается и иногда образует самостоятельное сочленение с черепом (с чешуйчатой костью), а задние кости нижней челюсти в этом случае редуцируются.

Зубы пресмыкающихся — с одним корнем; коронка состоит из дентина, покрытого слоем эмали, обычно тонким; цемент играет незначительную роль в составе коронки. Смена зубов происходит в течение всей жизни (полифидонтизм), но у териодонтов намечается переход к ограниченной смене зубов, характерной для млекопитающих.

По способу прикрепления к челюстям различают три основных типа зубов: плевродонтные, прирастающие сбоку к внутренней поверхности челюстных костей, акродонтные, прирастающие своим основанием к краю челюстей, и текодонтные, сидящие в ячейках-альвеолах. Наиболее древние пресмыкающиеся имели слабо выраженное текодонтное прикрепление зубов (субтекодонтный тип), из которого у зверообразных, архозавров, синапозавров и ранних ихтиозавров развился настоящий текодонтный тип. Для большинства лепидозавров характерен плевродонтный тип или развившийся из него акродонтный.

Большинство пресмыкающихся обладает слабодифференцированными зубами, но у высших зверообразных они подразделяются, подобно млекопитающим, на резцы, клыки и коренные, имеющие бугорчатую поверхность. Форма зубов значительно варьирует, в зависимости от рода пищи, особенно у растительноядных пресмыкающихся. У хищных пресмыкающихся зубы обычно либо округлые, с острой конической вершиной, либо ножевидные уплощенные, с режущими краями. У крупных ящников (горгонопси, карнозавры) были развиты мощные клыки. Особое строение имеют зубы ядовитых змей: они снабжены специальным желобком или каналом для стока яда.



Рис. 147. Шейные позвонки *Ophiacodon* с интерцентрами (Williston, 1925)

У плакодонтов зубы приспособлены для раздавливания раковин моллюсков — они резко уплощены и образуют своеобразную «мостовую» на небной поверхности. Наконец, черепахи и поздние птерозавры лишены зубов вовсе.

Посткраниальный скелет. В позвоночнике пресмыкающихся по сравнению с земноводными наблюдается большая дифференцированность: он делится, как у птиц и млекопитающих, на пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой, однако обычно отдел поясничный нечетко отличается от грудного.

Как и у земноводных, различаются три основных типа позвонков: амфицельные (двояковогнутые), прощельные (вогнутые спереди) и опистоцельные (вогнутые сзади). Первые характерны главным образом для низших рептилий — котилозавров и пеликозавров, или водных форм. Иногда развиваются позвонки, переходные к платицельному типу, с уплощенной сочленовой поверхностью — платиамфицельные и даже платицельные (у зароптеригий). У примитивных пресмыкающихся тела позвонков прободены хордой, и между ними сохраняются интерцентры (intercentra), или гиоцентры (hyocentra), характерные для лабирин-

тодонтов (рис. 147). В шейной и поясничной областях к интерцентрам прикрепляются ребра, а в хвостовой — гемальные дуги, образующие гемальные отростки, или гемапофизы (hemapophyses). У более высокоорганизованных пресмыкающихся хорда во взрослом состоянии не сохраняется, а интерцентры прирастают к позвонкам или редуцируются совсем.

Невральные отростки позвонков, или неврапофизы (neurapophyses), у пресмыкающихся по сравнению с земноводными хорошо развиты (рис. 148), что усиливает подвижность туловища благодаря усиленно мускулатуре, прикрепляющейся к этим отросткам. У некоторых форм невральные отростки, с обтягивавшей их, вероятно, тонкой кожей перепонкой («парус»), выходили за обычную линию спины (пеликозавры, хищные динозавры). Функциональное значение такого образования не совсем ясно, но первоначально оно возникло, возможно, как защитное.

Невральные дуги образуют хорошо развитые сочленовые отростки для сочленения со смежными позвонками. Сочленение позвонков, как и у амфибий, осуществляется при помощи передних сочленовых отростков, или презигапофизов (praезугарофизов), и задних, или постзигапофизов (postзугарофизов), имеющих хорошо развитые сочленовые поверхности. Иногда на невральных дугах развиваются дополнительные непарные сочленовые отростки: впереди — зигосфены (zygosphenes) и сзади — гипосфены (hyposphenes), соответственно которым на смежных позвонках имеются сочленовые ямки — зигантры (zyganthra) и гипантры (hypanthra).

Бочковых отростков две пары: нижние отходящие от тела позвонка — парапофизы (parapophyses), служащие для прикрепления головки ребра (capitulum), и верхние, отходящие от невральных дуг — диапофизы (diapophyses) — для прикрепления реберного бугорка (tuberculum). Часто функционировал та или другая пара, у разных рептилий по-разному. В случае невыраженности парапофизов головки ребер прикрепляются непосредственно к фасеткам на телах позвонков (рис. 149). У примитивных пресмыкающихся головки ребер могут прикрепляться к интерцентрам.

Шейные позвонки имеют четко выраженную дифференциацию, но еще несут шейные ребра, значительно редуцированные и обычно отсутствующие на первых позвонках. Первый шейный позвонок, или атлант, атлас (atlas), представляющий собственно невральную дугу, типичен для высших позвоночных. Второй шейный позвонок, или эпистрофей (epistrophaeus), к которому прирастает тело первого

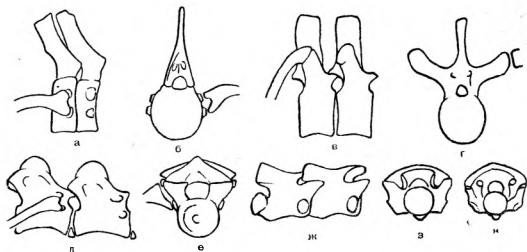


Рис. 148. Спинные позвонки различных пресмыкающихся:

а, б — икhtiозавра *Ophthalmosaurus*, в, г — плезиозавра *Cryptocleidus*, д, е — аросцелиды *Aracoscels*, ж, з, и — змеи *Centrophis* (Romer, 1945)

позвонка с образованием зубовидного отростка эпистрофея (processus odontoides) для вхождения в дугу атласа, присущ только высшим позвоночным. Такое строение первых двух позвонков обеспечивает значительно большую

сы хрящевыми, так же как и сама грудина (sternum), с которой они соединяются, образуя грудную клетку. У многих пресмыкающихся ребра двухголовчатые. Двойное соединение ребер с позвончиком, обеспечивающее более активную их подвижность, и выделение грудной области у пресмыкающихся дало им возможность более совершенного дыхания (путем сжатия и расширения грудной клетки), нежели у амфибий, и является одним из приспособлений позвоночных к условиям наземной жизни. У некоторых пресмыкающихся (например, у ринхоцефалов), как и у птиц, ребра соединяются между собой посредством крючковидного отростка (processus incinatus). Такое строение способствует упрочению грудной клетки. У пресмыкающихся, передние конечности которых редуцируются (змеи, ящеры, хищные динозавры), грудина также редуцируется. На грудину сверху налегает надгрудник (episternum), гомологичный соответствующей кости лабиринтоидов и, как и грудина, исчезающий с редукцией передних конечностей.

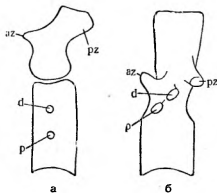


Рис. 149. Причленение ребер к позвонкам у пресмыкающихся:

а — у икhtiозавра *Ichthyosaurus*, б — у телеколонты *Phytosaurus*, аз, pz — передний и задний сочлененные отростки позвонка, d — диапофиз, p — парапофиз (Williston, 1925)

подвижность головы, чем у амфибий. У некоторых пресмыкающихся между черепом и атласом сохраняются самостоятельно еще остатки невральнй дуги проатласа (proatlas), тело которого может сливаться с атласом. Число шейных позвонков у пресмыкающихся сильно меняется от нескольких штук до нескольких десятков (например, у плезиозавров).

Грудные позвонки несут хорошо развитые ребра, нижние концы которых могут оставлять-

Поясничный отдел позвоночника у большинства пресмыкающихся выражен нечетко, и тогда грудные и поясничные позвонки, вместе взятые, называются спинными. Поясничные позвонки характеризуются отсутствием обособленных ребер, которые прирастают к боковым (поперечным) отросткам. У некоторых пресмыкающихся (анкилозавры) поясничный отдел сливается с крестцовым.

В крестцовом отделе (рис. 150) сильно видоизмененные крестцовые ребра, сливающиеся с поперечными отростками, причленяются к подвздошным костям таза. Число крестцовых

позвонков у небольших и древних пресмыкающихся невелико: два—три, а у крупных, особенно бипедальных (двуногих по способу

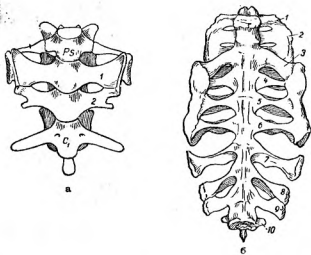


Рис. 150. Крестец пресмыкающихся:

а — ящерицы *Iguana*, б — рогатого динозавра *Triceratops*.
 C₁ — 1-й хвостовой позвонок, Ps — предкрестцовый позвонок
 1—10 — крестцовые позвонки (а — Wilbiston, 1925; б — Hatcher, Marsh, Lull, 1907)

ходжения), доходило до 10 (притом слившихся между собой), поскольку на крестец приходилась значительная тяжесть тела. У ихтиозавров, безногих ящеров и змей область крестца слабо выражена, и с тазовым поясом он не связан.

В хвостовом отделе остатки ребер, если они имеются, прирастают к поперечным отросткам. Гемальные отростки, хорошо развитые у всех пресмыкающихся, но различные по форме, прилегают к позвонкам интервертебрально. Число хвостовых позвонков у пресмыкающихся довольно велико, особенно у некоторых водных, плававших при помощи хвоста.

Конечности и их пояса. Парные конечности пресмыкающихся ярко отражают разнообразие адаптаций этого класса позвоночных. Исходным типом была пятипалая конечность лабиринтодонтов, претерпевшая в ходе эволюции пресмыкающихся значительные изменения. Так, у водных пресмыкающихся развились ластовидные конечности (ихтиозавры, завроптеригии); у рептилий, приспособившихся к жизни в воздухе (птерозавры), передние конечности преобразовались в крылья; у древесных форм (ящерицы и др.) выработались цепкие конечности; у передвигавшихся по земле (динозавров) конечности эволюционировали часто так же, как у наземных млекопитающих или бегающих птиц. Наконец, у ползающих рептилий (змей, некоторые ящерицы)

конечности испытали частичную или полную редукцию. В зависимости от изменений в строении конечностей менялось и строение их поясов. По сравнению с амфибиями — водными или полуводными — у рептилий плечевой пояс постепенно стал менее массивным и состоящим из меньшего числа костей, тогда как таз, как правило (за исключением змей и ихтиозавров), стал более мощным, особенно у форм, приспособившихся к двуногому хождению (динозавры).

У примитивных пресмыкающихся (котиловзавры и др.) в плечевом поясе сохраняется еще много хряща. Основными элементами плечевого пояса, кроме грудины (sternum), являются окостеневшие лопатка (scapula) и коракоид (coracoideum). Они соединяются между собой у большинства рептилий швом, образуя скапулоракоид (scapulocoracoideum) с сочленовной ямкой для плеча. Коракоид пронизан отверстием (рис. 151а). Вокруг лопатки и коракоида у примитивных рептилий сохраняются дополнительные хрящевые

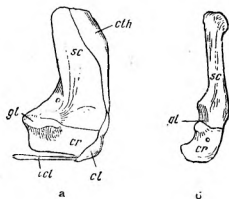


Рис. 151. Плечевой пояс пресмыкающихся:

а — котилевзавра *Diadectes*, б — ящеротазового динозавра *Morganiella*. Cl — ключица, Cr — коракоид, Clh — клейтрум, Gl — сочленовная ямка, ICl — межключица, Sc — лопатка (Romer, 1946)

элементы: надлопатка (suprascapula), прокоракоид (procoracoideum) и эпикоракоид (epicoracoideum). Прокоракоид у большинства древних рептилий окостеневает. Из покровных костей — cleithrum, характерное для низших позвоночных, у рептилий редуцируется. Другие покровные кости — ключицы (claviculae) и межключица, или надгрудник (interclavicular, или episternum) — у большинства сохраняются, отсутствуя лишь у некоторых групп (динозавры) (рис. 151а). Межключица обычно имеет ромбовидную или Т-образную форму. У водных пресмыкающихся ventральной часть плечевого пояса обычно сильно расширена за

счет разрастания коракоидов. У безногих форм (змей, некоторые ящерицы) плечевой пояс может редуцироваться совсем.

Тазовый пояс (рис. 152), как и у амфибий, состоит из трех парных костей хрящевого

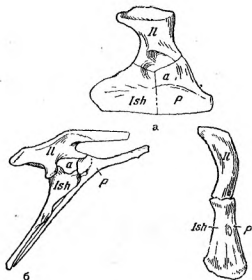


Рис. 152. Тазовый пояс пресмыкающихся: а — котилосаура *Diadectes*, б — птицазавроидного динозавра *Thescelosaurus*, в — иктиозавра *Ophiodon*. а — вертлужная впадина, И — подвздошная кость, Ish — седалищная кость, P — лобковая кость (а, б — Romer, 1945; в — Ниеме, 1956)

происхождения: подвздошной (ilium), соединяющейся с крестцом, седалищной (ischium) и лобковой (pubis), образующих обычно на стыке вертлужную, или ацетабулярную впадину (acetabulum) — для сочленения с бедром. У некоторых форм (например, динозавров) она имеет вид сквозного отверстия. В лобковой кости имеется канал для прохождения нерва (canalis obturatorius), или обтураторное отверстие (foramen obturatum). Между лобковой и седалищной костями у большинства рептилий образуется окно (fenestra ischio-pubica), или тироидное отверстие (fenestra tyroidea). У динозавров лобковая и седалищная кости расходятся под углом в стороны, благодаря чему таз приобретает характерное трехлучевое строение. У птицетазовых динозавров сильно развита лобковая кость образует впереди предлобковый отросток (praepubis), а сзади — заднелобковый отросток (postpubis). У иктиозавров и ползающих лепидозавров (змей, безногие ящерицы) тазовый пояс частично или полностью редуцирован.

Конечности у неспециализированных, главным образом более древних форм сохраняют

облик конечностей земноводных. Плечо и бедро у примитивных пресмыкающихся лежат в горизонтальной плоскости, а затем, в процессе эволюции, происходит их постепенный поворот в вертикальную плоскость путем опускания вниз дистальных концов плеча и бедра, что обеспечило более высокую постановку тела над землей и более легкое его поддержание, а вместе с тем и более легкое передвижение.

На дистальном конце плечевой кости (humerus) имеются внутреннее эпикондиллярное отверстие (foramen epicondylloideum) и наружное (foramen ectepicondylloideum), служащие для прохождения нервов и кровеносных сосудов. Эти отверстия могут присутствовать оба (например, у ринхоцефалов), либо одно из них (у большинства групп), или же может отсутствовать совсем (архозавры). Локтевая кость (ulna) обычно более длинная, чем лучевая (radius), и в верхней части имеет отросток (olecranon) для прикрепления мускула, разгибающего локоть. У примитивных пресмыкающихся olecranon не выражен.

Кисть пресмыкающихся очень сильно варьирует как по форме, так и по числу костей. У менее специализированных форм обычно имеется три ряда карпальных костей (carpalia). Проксимальный ряд состоит из radiale, intermedium и ulnare, средний — из одной или нескольких центральных косточек — centralia, а дистальный — из carpalia distalia 1—5. Кроме перечисленных костей, иногда сохраняется в проксимальном ряду также гороховидная косточка (pisiforme). У динозавров, — что, видимо, связано с бипедализмом, — число карпальных костей может сокращаться до одной — двух. Число пальцев передней конечности обычно пять, но у бипедальных форм наблюдается их сокращение до трех, а у иктиозавров — увеличение до семи — восьми (гипердактилия); соответственно уменьшается или увеличивается число фаланг (phalanges), достигающее нескольких десятков у иктиозавров (гиперфалангия). У черепах и высших зверообразных фаланговая формула, как у млекопитающих: 2, 3, 3, 3, 3. У большинства же пресмыкающихся фаланговая формула как передней, так и задней конечности: 2, 3, 4, 5, 3(4).

Бедренная кость (femur), у бипедальных форм несет посередине свола мощный выступ, так называемый четвертый трохантер, к которому прикреплялась бедренно-хвостовая мускулатура, игравшая важную роль в движении конечности. У четвероногих форм этот трохантер обычно не развит или развит слабо, так же как и у форм, вторично вернувшихся к четвероногому хождению, он редуцируется. У большинства пресмыкающихся кости голени

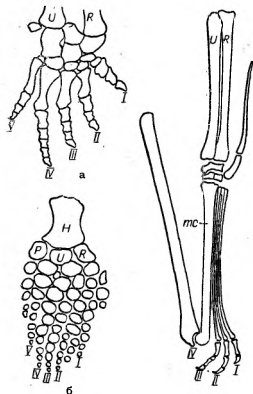


Рис. 153. Передняя конечность пресмыкающихся:

а — пеликозавра *Ophiacodon*, б — ихтиозавра *Ophthalmosaurus*, в — птерозавра *Pterodactylus*. I—V — пальцы, H — плечевая кость, U — локтевая кость, R — лучевая кость, P — гороховидная кость, mc — пястные кости (Williston, 1925)

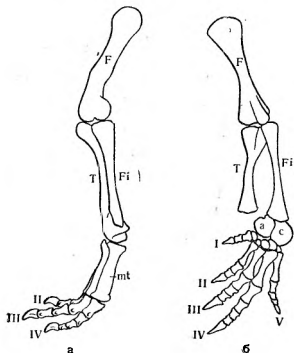


Рис. 154. Задняя конечность пресмыкающихся.

а — хищного динозавра *Tyrannosaurus*, б — пеликозавра *Cassea*

I—V — пальцы; кости: F — бедренная, T — большая берцовая, Fi — малая берцовая, а — таранная, с — пяточная, mt — плюсневые (а — Huene 1956; б — Williston, 1925)

сходны в общих чертах с костями предплечья, но у bipедальных форм большая берцовая кость (tibia) сильно развита, тогда как малая берцовая (fibula) заметно редуцируется, подобно тому, как это происходит у птиц.

Значительные изменения претерпевает стопа рептилий: у большинства в проксимальном ряду сохраняются лишь две кости: таранная (astragalus) и пяточная (calcaneus). Первая образуется за счет слияния tibiale, intermedium и centrale, а вторая гомологична fibulare. Из дистальных элементов крайние tarsalia (I и 2; 4 и 5) обнаруживают тенденцию к слиянию между собой. Одновременно у архозавров и лепидозавров развивается интертарзальное сочленение, благодаря соединению проксимального ряда тарзальных костей с костями голени (tibiotarsus), а дистального ряда — с метатарзальными костями (tarsometatarsus). Наиболее совершенно это выражено у динозавров, конечности которых имеют такое же строение, как и у птиц. У bipедальных форм число пальцев сокращается до трех (за счет редукции крайних — I и V), но фаланговая

формула, свойственная большинству рептилий, строго выдерживается.

Передняя конечность у рептилий повернута локтевым суставом назад, а задняя — коленным суставом вперед. У разных групп пресмыкающихся эволюция конечностей, в зависимости от способа передвижения, шла разными путями (рис. 153, 154). У сухопутных форм проксимальные отделы конечностей удлиняются, причем в передней конечности это удлинение происходит главным образом за счет плеча, а в задней — за счет голени. Одновременно с переходом из горизонтального положения в вертикальное у плечевой и большой берцовой костей происходит поворот нижних концов по отношению к верхним примерно на 90° — кости становятся как бы перекрученными посредине с расположением своей проксимальной и дистальной частей в двух взаимноперпендикулярных вертикальных плоскостях. Особенно заметно такое строение большой берцовой кости у bipедальных форм (динозавры), у которых она обычно длиннее бедренной, являясь основной опорной костью голени.

У водных пресмыкающихся — ихтиозавров, зауронтеригий, плакодонт и морских черепах, в отличие от наземных, развитие конечностей, преобразуемых в ласты, шло по дру-

тому пути — проксимальные отделы укорачивались, а дистальные удлиннялись или расширялись не только за счет непосредственного увеличения костей, но и благодаря гипердактилии и гиперфаналии. Еще большую специализацию претерпели конечности и пояса у птерозавров — в связи с приспособлением к полету: в передних конечностях, преобразованных в крыло, сильное развитие получает лишь один палец, натягивающий летательную перепонку, остальные сохраняются в рудиментарном виде; задние конечности также сильно редуцируются в связи с частичной или почти полной утратой ими функции передвижения. У ползающих рептилий (змей, некоторые ящерицы) конечности редуцировались полностью.

Принципы систематики

Неясность филогенетических связей между отдельными группами пресмыкающихся не дает возможности достаточно точно разработать их систематику. Поэтому в вопросах систематики пресмыкающихся нет единства — не только по объему систематических групп и их праву на существование, но и вплоть до того, что оспаривается правильность отнесения к пресмыкающимся некоторых групп, как, например, ихтиозавров, а также батрахозавров, относимых попеременно (иногда одними и теми же авторами) то к земноводным, то к пресмыкающимся. Наконец, есть тенденция (Hüene, 1920—1956) к соединению пресмыкающихся с птицами, поскольку птицы, происходящие от текодонтов, могут считаться равнозначными другим группам архозавров: текодонтам, крокодилам, динозаврам и птерозаврам.

Очень долгое время господствовал принцип систематики, основанный только на наличии и расположении височных впадин. Согласно этому принципу пресмыкающихся делили на четыре подкласса: анапид (не имеющих височной впадины), синапсид (с нижней височной впадиной), парапсид (с верхней височной впадиной) и диапсид (с двумя височными впадинами). Однако, если принять во внимание основные эволюционные направления групп пресмыкающихся, то правильность объединения в четыре указанных подкласса вызывает ряд сомнений, тем более, что нет и единых взглядов на принадлежность к этим подклассам тех или иных групп (черепахи, мезозавры и др.). Согласно предлагаемой классификации пресмыкающиеся делятся на семь подклассов: котилозавры (Cotylosauria), черепахи (Chelonibia), зверообразные (Theromorphia), ихтиозавры (Ichthyopterygia), синаптозавры (Synaplosauria), архозавры (Archosauria) и лепидозав-

ры (Lepidosauria). Эти подклассы характеризуются не только четко выраженными особенностями строения всего животного (форма тела, конечностей, зубного аппарата и т. д.), но и определенными филогенетическими взаимоотношениями друг с другом и родственными классами позвоночных, а также, как правило, определенным образом жизни (морские и наземные) и разграничением во времени существования (палеозойские и мезозойские).

Историческое развитие

Эпоха появления пресмыкающихся — верхний карбон¹ — совпадает с началом герцинского горообразования, вызвавшего осушение громадных заболоченных низменностей, что дало естественный толчок для дальнейшего приспособления растений и животных к наземным условиям существования. Спорные растения начали уступать место голосеменным, лучше приспособленным к размножению и существованию в условиях континентального климата. В животном мире пресмыкающиеся в отличие от своих предков — лабиринтодонтов — приобрели два важных преимущества: плотный роговой покров, предохраняющий тело от потери влаги, и способность размножаться на суше путем откладывания яиц, снабженных плотной обочкой и большим количеством питательного желтка. Поэтому молодое пресмыкающееся оказалось вполне готовым для жизни на суше.

Самые древние и примитивные пресмыкающиеся — котилозавры — наиболее близки по своему строению к лабиринтодонтам, но уже приспособлены к жизни на суше, утратив постоянную связь с водой (исчезновение органов боковой линии, уменьшение хвоста, хорошо развитые конечности наземного типа и т. д.).

Предками котилозавров были, вероятно, арханские амфибии каменноугольного периода, близкие к сеймуриям из подкласса батрахозавров (Batrachosauria). Большинство котилозавров сохраняет ряд примитивных признаков, свойственных амфибиям, а именно: сплошная крыша черепа, без височных впадин, темное отверстие, амфицильные позвонки, массивный плечевой пояс и слабо развитый крестец и т. д. Первые котилозавры — диадекты и каторины (верхний карбон — нижняя перм) были хищники или насекомоядные. Во второй половине пермского периода, когда котилозавры достигают широкого распространения и разно-

¹ Описанные остатки рептилий из среднего карбона недостаточно ясны и могут оказаться принадлежащими амфибиям.

образия, появляются и растительноядные формы подчас громадных размеров (парейзавры), а также мелкие насекомоядные и моллюскоядные проколюфоны — последние из котилозавров, переходящие в мезозой.

У прогрессивных котилозавров — капторини — начинается развитие в черепе височных ямок, а также появляется слабо выраженная некодонтность зубов. Эти признаки свойственны зверообразным, появляющимся также в позднекарбонную эпоху (вскоре после котилозавров), но, как и котилозавры, получающим широкое распространение в перми. Возможно, капторини являются связующим звеном между котилозаврами и зверообразными, в частности, пеликозаврами, имеющими с ними много сходства в строении черепа и зубов.

Арханские пеликозавры — офиакодонты — обладали еще уплощенным черепом со слабо выраженным венечным отростком нижней челюсти и почти недифференцированными зубами; у них также имелись и небные зубы, а в амфицельных позвонках сохранялись интерцентры и отверстие для хорды. Большинство пеликозавров — офиакодонты и сфенакодонты — были хищниками, но эдафозавры, перешедшие к полуводному образу жизни, стали растительноядными и моллюскоядными.

Расцвет пеликозавров приходится на раннепермскую эпоху. Вероятно, в конце раннепермской эпохи появляются дейноцефалы, а несколько позднее — на границе ранне- и позднепермской эпох — появляются и другие основные группы зверообразных: зверозубые и дицинодонты. Все эти группы — потомки пеликозавров; возможно при этом, что непосредственными предками териодонтов и дицинодонтов являются дейноцефалы, представляющие в этом случае промежуточное звено между низшими и высшими зверообразными. Существует мнение, что пеликозавры могли быть и предками архозавров, с которыми они сходны не только общим обликом и текодонтным строением зубов, но и некоторой тенденцией к бипедальному типу передвижения — у ряда форм задние конечности заметно длиннее передних, а у эдафозавров, например, хорошо развит четвертый трохантер бедра.

Таким образом, пеликозавры — важная в эволюционном отношении группа.

Дицинодонты представляют собой уклонившуюся ветвь — их эволюция пошла по линии развития массивного черепа, сильно расширенного в затылочной области, с редукцией зубов и одновременным превращением передних концов челюстей в клюв. Для некоторых дицинодонтов характерен мощный крестец (до восьми позвонков), который может указывать на

двуногое хождение, и фаланговая формула, свойственная млекопитающим: 2, 3, 3, 3, 3. Триасовые дицинодонты (*Stahlekeria*) достигали гигантских размеров — с крупного носорога.

Териодонты являются соединительным звеном между пеликозаврами и млекопитающими. Особенно большое сходство териодонтов и млекопитающих обнаруживается в строении черепа и зубов. В связи с преобразованием слухового аппарата у териодонтов происходит редукция квадратной кости и задних костей нижней челюсти с одновременным развитием зубной кости, несущей хорошо выраженный венечный отросток. Межвисочный отдел превращается в сагиттальный гребень. Затылочный мыщелок, как и у млекопитающих, становится двойным. Зубы дифференцируются на резцы, клыки и коренные; развивается вторичное небо. Теменное отверстие исчезает. Если считать, что теменной орган имел значение для терморегуляции, то его исчезновение позволяет предположить появление постоянной температуры тела у териодонтов. Посткраниальный скелет у териодонтов построен легко; интерцентры в позвонках исчезают; на лопатке развит акромиальный выступ (acromion), характерный для млекопитающих, конечности длинные, тело высоко поднято над землей. Фаланговая формула, типичная для млекопитающих: 2, 3, 3, 3, 3. Соответственно общему функциональному усложнению организма заметное развитие получает мозжечок.

Большинство териодонтов — хищники; некоторые из них, как, например, горгонопсии (*Inostrancevia* и др.) достигали размеров тигра и более и имели саблевидные клыки, предназначенные для закалывания крупной жертвы. В этом отношении горгонопсий можно рассматривать как биологических предшественников саблезубых кошек, также как териодонтов в целом — предшественниками ряда групп наземных млекопитающих, — и хищников в первую очередь.

Что касается непосредственных предков млекопитающих среди териодонтов, то одни считают таковыми дицинодонтов, другие иктидозавров, так как тероцефалы и горгонопсии (верхняя перья) еще слишком примитивны (последние зубы еще не имеют бугров, теменное отверстие большое, вторичное небо слабо развито или отсутствует вовсе, затылочный мыщелок одиночный, венечный отросток слабо развит и т. д.), а бауриаморфы (нижний триас), вероятно, представляют несколько уклонившуюся ветвь с сохранением ряда примитивных признаков (рудиментарный клейтрум, одиночный мыщелок, большая квадратная кость и т. д.).

У цинодонтов (верхняя перма — верхний триас?) затылочный мыщелок двойной, вторичное небо уже достаточно хорошо развито, зубная кость большая, с мощными венечными отростком, послеклыковые зубы со сложными коронками разнообразного типа. Значительные преобразования происходят в слуховой области: квадратные кости редуцированы, на чешуйчатых — хорошо выражен слуховой проход. Но в то же время в черепе еще сохраняются заднелобные кости, а у некоторых представителей и небольшое теменное отверстие. Как и у млекопитающих, у цинодонтов уже хорошо выражено прямохождение, но, например, фаланговая формула остается еще типично рептильной: 2, 3, 4, 5, 3.

Иктидозавры (верхний триас) — более высокоорганизованные формы, чем цинодонты. В черепе иктидозавров, весьма похожем на череп типичных млекопитающих, предлобные, заднелобные и заднелазничные кости исчезают и височная впадина сливается с глазницей, лобные и слезные кости редуцированы, теменные кости образуют высокий сагиттальный гребень, зубная кость сильно разрастается и может возникать непосредственное челюстное сочленение с чешуйчатой костью, хотя наряду с ним сохраняется соединение осевой части черепа с нижней челюстью посредством квадратно-артикулярного сустава. Следовательно, иктидозавры, находящиеся по высоте организации в целом уже почти на уровне млекопитающих, сохраняют и некоторые примитивные черты. Но несомненно, если иктидозавры и не прямые предки млекопитающих, то стоят к ним очень близко.

Котилозавры и зверообразные, составляющие одну из линий развития среди пресмыкающихся, являются в основном палеозойскими группами, возникшими на северных материках (С. Америка и Европа) и расселившимися оттуда на юг — по всей Гондване. Формирование и расцвет этих групп приходится на пермский период, в триасе котилозавры и зверообразные исчезают¹; уступая место мезозойским пресмыкающимся, многие из которых, и прежде всего черепахи, являются, вероятно, потомками котилозавров.

Как и котилозавры, черепахи лишены височной впадины, хотя их ушная вырезка рассматривается иногда как преобразованная впадина, и на основании этого черепах сближают с морскими пресмыкающимися, что маловероятно подобно. Непосредственной преемственности между котилозаврами и черепахами пока не

удалось установить. В то же время, в отличие от котилозавров, у черепах отсутствуют в черепе некоторые кости, например, tabulage.

Наиболее древними из известных являющиеся триасовые черепахи¹. Морфологически они сравнительно мало отличаются от всех более поздних, хотя и сохраняют еще некоторые примитивные черты (небные зубы, слабое слияние костей плечевого пояса с пластроном, отсутствие способности к втягиванию в панцирь головы, хвоста, ног и т. д.). Это свидетельствует о том, что черепахи, возможно, уже в перми четко определились как самостоятельная эволюционная ветвь, и если и имеется связь черепах с котилозаврами, то на довольно ранних стадиях эволюции пресмыкающихся. Черепахообразная рептилия *Eunotosaurus* (из пермских отложений Ю. Африки), рассматривавшаяся некоторыми авторами в качестве возможного предка черепах, скорее является формой конвергентной, нежели родственной, может быть, параллельной, но едва ли исходной, так как *Eunotosaurus* имеет черты узкой специализации (строение брюшных ребер), не повторяющиеся ни у одной из черепах.

Эволюция черепах шла очень медленно, и, например, юрские черепахи по строению скелета уже очень близки к современным. Черепахи, будучи резко отличными от всех других рептилий, являют вместе с тем и пример морфологического однообразия. Наиболее существенны различия между сухопутными и водными черепахами. Первые имеют резко выпуклый панцирь, вторые — плоский. Некоторые из водных черепах (*Archelon* и др.), перейдя к жизни в море, достигли очень крупных размеров, с одновременным преобразованием конечностей в ласты и частичной редукцией панциря (облегчение веса тела).

Черепахи, если не считать чешуйчатых, являются, пожалуй, наиболее сохранившейся группой пресмыкающихся, довольно широко распространенной еще и в настоящее время по всему Земному шару, преимущественно в теплых широтах.

Особое направление в эволюции пресмыкающихся составляют морские рептилии — ихтиозавры и синаптозавры. Связь этих групп с их предками неясна. Некоторые авторы рассматривают в качестве предков ихтиозавров группу древнейших водных рептилий — мезозавров (верхний карбон), однако между двумя этими группами, кроме приспособления к жизни воде (к тому же различного), мало общего. Другие палеонтологи считают предками

¹ Юрские иктидозавры, возможно, принадлежат к млекопитающим.

¹ Данные о находке щитков черепахи в пермских отложениях Франции не очень достоверны.

ихтиозавров амфибий или даже объединяют ихтиозавров с ними (Нюпе, 1956), основываясь на сходной складчатости эмали зубов (как у лабиринтодонтов), бороздах на челюстях, подобных каналам боковой линии и т. д. Но, скорее всего, предками ихтиозавров были котилозавры, к которым довольно близко по строению крыши черепа и другим признакам такие примитивные формы, как *Mixosaurus* и др.

Ихтиозавры (триас — мел) представляют сильно специализированных рептилий в связи с длительным приспособлением к жизни в воде (в море). Триасовые ихтиозавры еще достаточно ясно отражают их происхождение от наземных животных: они имеют низкое тело, довольно длинную шею и слабо изогнутый хвост, но юрские ихтиозавры (наиболее широко распространенные) обладают уже типично рыбообразным обликом: их тело высокое, веретеновидное, сжатое с боков, как у рыб. На спине и хвосте развились кожные плавники, а конечности преобразовались в ласты; при этом для всех ихтиозавров характерна гиперфалангия, у некоторых — и гипердактилия (до семи — восьми пальцев), увеличивавшая опорную площадь лапа. Фаланги, видимо, в связи с их слабой подвижностью в лапе, утратили хорошо развитые суставы и приобрели катушкообразную форму, типичную для водных позвоночных, но вместе с тем укорочение фаланг обеспечивало необходимую гибкость лапа. Проксимальные кости конечностей в целом испытывали укорочение, а таз сильно редуцировался, тратив свое соединение с крестцом. Тела позвоночных в связи с меньшей нагрузкой и меньшей сложностью движений в воде, при рыбообразной форме тела, стали глубоко амфицельными, как и у рыб. Рыло за счет предчелюстных удлиннилось, как у типичных рыбообразных хищников, причем ноздри относительно далеко отодвинулись назад, что возможно, указывает на обитание ихтиозавров в верхних слоях воды (такое положение ноздрей при охоте и поедании добычи — рыбы — могло облегчать выхлывание). В гландицах развились склеротические пластинки, предохранявшие глаза от давления воды и обычно характерные для животных, обитающих в воде или в воздухе. Находки хобей молодых экземпляров внутри скелетов взрослых ихтиозавров дают основание предполагать живородность, как это имеет место у некоторых других пресмыкающихся. Живородность у ихтиозавров, по-видимому, диктовалась их рыбообразным строением, исключавшим возможность выхода на сушу.

Таким образом, эволюция ихтиозавров шла в направлении адаптации к жизни в воде, причем в открытой части моря. Ихтиозавры — пре-

имущественно крупные, активные хищники — биологически были подобны акулам среди рыб или дельфинам среди млекопитающих, с которыми они обнаруживают удивительную конвергенцию в строении. Своего расцвета ихтиозавры достигли в юре. В раннемеловую эпоху число ихтиозавров резко сокращается, и до позднемеловой эпохи доживают лишь отдельные представители.

Несколько иным путем шли эволюция другой группы водных пресмыкающихся — синапторозавров, не являющихся морфологически столь однообразными, как ихтиозавры. Среди синапторозавров резко выделяются три ветви: протозавры, плакодонты и завроптеригии.

Протозавры, или ареосцелидии¹ (верхний карбон — нижний мел?) представляют собой наземных, частично, быть может, древесных рептилий ящерцеобразного облика. Они характеризуются примитивным строением неба, в котором сохраняются межптеригоидные ямы, исчезающие у плакодонтов и завроптеригий. Небные зубы, свойственные протозаврам, как большинству древних примитивных рептилий, у плакодонтов, в связи с питанием моллюсками, преобразуются в давящий аппарат, а у завроптеригий — крупных активных хищников с сильно развитыми челюстными зубами — исчезают совсем. Эволюция черепа у протозавров и двух других отрядов указывает на различные способы питания и различный образ жизни. Не меньшее отражение нашли различные адаптации синапторозавров и на строении их скелета: у протозавров он типичен для сухопутных животных, а у плакодонтов и завроптеригий — водного облика.

Плакодонты (триас) — группа, развивавшаяся конвергентно с водными черепахами: их тело покрыто костным панцирем, а конечности преобразованы в ласты. Примитивные плакодонты имели дугоносообразный облик.

Завроптеригии (триас — мел) иллюстрируют процесс превращения сухопутных пресмыкающихся в морских, причем этот процесс не шел так далеко, как у ихтиозавров. По своему облику и образу жизни завроптеригии конвергентно lastonogim среди млекопитающих. Подобно последним, завроптеригии были жителями морской прибрежной зоны, а не открытого моря, как ихтиозавры. Способ передвижения и ловли добычи у завроптеригий и ихтиозавров был, по-видимому, совершенно различным. Если ихтиозавры были очень подвижными хищниками, вероятно, ловившими свою добычу с ходу, подобно акулам, то завроптеригии, ско-

¹ Л. П. Татаринов часть протозавров относит к подкл. чешуйчатых.

рее всего, ловили свою добычу либо ныряя за ней (плеозавры), как это делают тюлени, либо подкарауливая ее (длинношеи плезиозавры); плезиозавры плавали при помощи сильно развитых ластовидных конечностей, действовавших как весла, тогда как ихтиозавры передвигались, подобно рыбам, за счет боковых изгибов своего тела, плавники же служили им в основном рулями. Пояса конечностей у плезиозавров превратились в громадные пластины, обеспечивавшие большую площадь прикрепления для мощной мускулатуры конечностей.

На первый взгляд, между протозаврами, плакодонтами и завроптеригиями мало общего, но, если обратиться к наиболее древним представителям этих групп, то на основании сходного строения крыши черепа, неба и конечностей можно, по-видимому, установить между ними родственные связи: нотозавры, с одной стороны, связаны с плакодонтами, а с другой — с пермскими протозаврами. Предками синапозавров, скорее всего, были котилозавры (капторины), хотя синапозавры имеют сходство и с ранними зверообразными (пеликозабрами) в строении височной и затылочной областей черепа, а также в наличии двух коракоедов в плечевом поясе. Уже, по-видимому, в начале своей эволюции, т. е. по крайней мере в перми, синапозавры быстро обособились в три самостоятельные группы, давшие три совершенно различных направления эволюции. Наиболее древние синапозавры — протозавры — известны только из верхнего карбона США, но уже в перми протозавры расселяются также на Европейский и Африканский континенты. Триасовые плакодонты и завроптеригии известны с достоверностью из Европы (недавно появилось указание на находку примитивных завроптеригий в перми Африки, однако последние могут оказаться протозаврами). Плакодонты в своем геологическом распространении ограничены триасом, завроптеригии получают наиболее широкое распространение в юре и мелу — в периоды великих морских трансгрессий, встречаясь в ископаемом состоянии в морских отложениях всех материков.

Следующий подкласс рептилий — архозавры, представляет наиболее широко распространенных мезозойских наземных пресмыкающихся. Их история, прежде всего, интересна тем, что они явились исходной группой для класса птиц, а также тем, что среди архозавров, с одной стороны, повторились адаптации ряда палеозойских рептилий, а с другой — появились новые адаптации, в направлении которых впоследствии эволюционировали птицы и млекопитающие. Поэтому многие архо-

завры являются биологическими предшественниками двух высших классов позвоночных.

Вопрос о происхождении архозавров пока неясен. Одни авторы считают предковой группой для них котилозавров, а другие — зозухий из подкласса лепидозавров. В качестве предков архозавров рассматриваются даже и зверообразные, в частности пеликозаавры, с которыми наиболее древние архозавры — текодонты (триас) ¹ — имеют значительное сходство как по общему облику, так и в деталях. Появление в триасе текодонтов как bipedalных форм, по-видимому, связано с развитием широких равнин (после денудации герцинских гор), покрытых низкорослой растительностью — новой зоны жизни для многих групп животных. Здесь очень важно было занимать высокий наблюдательный пункт в поисках добычи и для своевременного обнаружения опасности, — отсюда развитие двуногого хождения у хищников, унаследованного от них и растительноядными формами, отделившимися впоследствии от этих хищников.

Текодонты утратили свойственные их предкам небные зубы и темное отверстие. Весь скелет текодонтов эволюционировал в направлении облегчения его конструкции, обеспечивавшего активное передвижение: кости текодонтов сравнительно тонкие и легкие, с развитием в них полостей; в довольно крупном черепе развились две височные и предглазничные впадины, что свойственно только архозаврам. Текодонты не являются монолитной группой — они разделились двумя параллельными ветвями: одна — в виде bipedalных наземных форм, внешне похожих на ящеры, — псевдозухий, другая — в виде водных крокодилообразных рептилий — фитозавров. Однако родство этих групп легко устанавливается.

Во второй половине триаса, по-видимому, от псевдозухий произошли динозавры, а также крокодилы, летающие ящеры и птицы. Среди псевдозухий с тремя последними группами — неясно, чем с динозаврами.

Крокодилы — единственная группа архозавров, сохранившаяся до настоящего времени и при этом очень мало изменившаяся с момента своего возникновения. Ранние крокодилы — протозухи (триас) по своему строению довольно близки к псевдозухиям, как по общему облику, так и по достаточно выраженным чертам bipedalизма: задние функционально трехпалые конечности (с небольшим четвертым пальцем) были значительно длиннее передних. Настоящие крокодилы — длинноордые, утратив-

¹ Л. П. Татаринов (1960) описал фрагментарные остатки пресмыкающегося из верхней перми, которые он отнес к текодонтам (псевдозухиям).

шие признаки бипедализма, появляются в юре (мезозухи). В связи с переходом к четверононому хождению и земноводному образу жизни крестец не усиливается, как у бипедалных форм, а остается слабым, состоящим из двух позвонков. С развитием у крокодилов вторичного неба, обеспечивавшего непрерывность дыхания при ловле добычи и питании в воде, хвосты постепенно отодвинулись назад. В юре и мелу крокодилы достигают большого разнообразия и широкого распространения: они встречаются в ископаемом состоянии на всех материках, кроме Австралии. Среди мезозойских крокодилов были сильно уклонившиеся от общего ствола морские формы, как например, *Metriosphynchidae*, передние конечности которых превратились в ласты, а хвост — в плавник. В мелу появились также эзухи, произошедшие от мезозухов и дожившие до современности.

Более сложным и разнообразным было развитие динозавров. Вопрос о происхождении динозавров в целом не вызывает разногласий — они произошли от текodontов. Но если ящеротазовых динозавров можно считать прямыми потомками текodontов, то в отношении птицегазовых динозавров существуют две точки зрения. В настоящее время преобладает мнение, что птицегазовые динозавры представляют самостоятельную ветвь текodontов; возможно, однако, что птицегазовые динозавры отделились от ящеротазовых в самом начале их эволюции — в триасе, и поэтому в юре уже достаточно обособившиеся птицегазовые утратили родственную связь с ящеротазовыми. Ящеротазовые динозавры, известные с верхнего триаса¹ и представленные хищными формами, вскоре разделились на два ствола: хищных (теропод) и растительноядных (прозаурупод), из которых первые затем (в юре) разделились на крупных хищных динозавров (карнозавров) и мелких хищных динозавров (целурозавров). Прозауруподы оказались лишь переходной группой от хищных динозавров к зауруподам — типичным растительноядным динозаурам юры и мела.

Настоящие хищные динозавры — карнозавры — развивались, как бипедалные формы, в сторону усиления своего хищного облика за счет быстрого увеличения зубов и когтей — основных орудий нападения. Если триасовые хищные динозавры — сравнительно небольшие животные, длиной 1,5–2 м, то верхнемеловые хищники достигают 15 м длины и 10 м высоты, с огромным черепом — до 2 м. Такие гигантские размеры хищных динозавров были вызваны непрерывным усилением оборониспособно-

сти их жертв — панцирных и рогатых динозавров. При сильно развитых когтях задних лап и мощных зубах роль передних конечностей сильно уменьшилась, и вероятно, поэтому с увеличением черепа они стали редуцироваться (иначе трудно было бы сохранить равновесие при двуногой позе животного — передняя часть оказалась бы тяжелее задней).

Мелкие хищные динозавры — целурозавры, внешне напоминавшие страуса, развивались несколько иначе. Эти хищники, величиной с крупную бегающую птицу, питались различными мелкими животными, а также их яйцами и, возможно, плодами деревьев. Их череп остался маленьким, большинство утратило зубы, и передняя часть черепа превратилась в клюв. Передние цепкие конечности, которыми целурозавры ловили свою добычу, смогли сохранить с достаточно длинными при наличии легкого черепа.

И карнозавры, и целурозавры — бипедалные сухопутные животные, имевшие, следовательно, значительную нагрузку на кости, прежде всего на задние конечности, для которых характерен тот же план строения, что и для быстро бегающих сухопутных птиц типа страусов. Характерно, что кости конечностей имеют прекрасное оформленные суставы, более свойственные птицам, нежели рептилиям. Что касается остальной части скелета или тела, то, в отличие от птиц, при значительном весе передней части тела необходим был противовес в виде хвоста, служившего одновременно опорным органом (в спокойном положении) и балансиром (при беге).

Хищные динозавры были широко распространены на всех материках на протяжении юры и мела.

Прозауруподы — группа кратковременно существовавшая (триас), но широко распространенная по всему свету. Прозауруподы — отделившиеся от хищных динозавров, достигали уже внушительных размеров (5–6 м длины); они стали приспосабливаться к питанию растительной пищей (возможно, через всядность) — их зубы сильно притуплены; череп остался умеренной величины; как и их хищные предки, они сохранили двуногое передвижение, важное на открытом пространстве для обеспечения высокого наблюдательного пункта.

Окончательный переход на питание растительной пищей завершили потомки прозаурупод — зауруподы, имевшие зубы долотовидного типа. Отсутствие защитных средств у заурупод при наличии гигантских хищников, возможно, явилось одной из существенных причин их приспособления к обитанию в водных бассейнах, где их не могли преследовать хищные

¹ Указания на средний триас (Romer, 1956) основаны на старых данных; европейские палеонтологи (Hüppe, 1956) считают этих динозавров верхнетриасовыми.

динозавры и где было достаточно пищи. Именно водная среда, вероятно, позволила зауроподам достигнуть чудовищных размеров — 30 м длины — величины, вряд ли достижимой на суше в силу огромного веса тела. Но даже и в водных условиях при таких колоссальных размерах зауроподы перешли к четвероному хождению — по-видимому, нагрузка на две конечности была слишком велика. В отличие от хищников, кости конечностей зауропод, как у многих водных животных, имеют плохо оформленные суставы, покрытые хрящом.

Своего расцвета зауроподы достигли к концу юры, в эпоху больших трансгрессий и низкого стояния материков, но они были довольно многочисленны и в мелу, населяя крупные внутриматериковые водные бассейны. Как и хищные динозавры, зауроподы были распространены повсеместно.

Птицетазовые динозавры все развивались в направлении растительноядности.

По-видимому, уже на границе триаса и юры произошло разделение ствола птицетазовых динозавров на две ветви: орнитопод и стегозавров. В конце юры от орнитопод, вероятно, отделились анкилозавры и несколько позднее — цератопсы.

Развитие орнитопод шло в направлении закрепления бипедального передвижения и перехода к обитанию в водоемах, с постепенным увеличением размеров тела от мелких форм в первой половине мезозоя до гигантских утконосных динозавров (высотой до 10 м) позднемеловой эпохи — самых крупных двуногих животных Земли.

Кости их конечностей не имеют такой отшлифованности суставов, как у сухопутных хищников; они гораздо грубее, занимая промежуточное положение между костями хищников и зауропод, что свидетельствует и о меньшей, чем у первых, но большей, чем у вторых нагрузке тела на конечности у орнитопод. Как и у хищных динозавров, задние лапы орнитопод стали трехпалыми, но не птичьего типа, а, скорее, как у бегемотов или носорогов, с развитием широких копытных фаланг, выработавшихся, возможно, в связи с хождением утконосных динозавров по мягким грунтам. Большой вес этих животных вызвал усиление крестца до восьми позвонков (как и у хищников). Передние конечности поздних орнитопод остались довольно длинными — они уравнивались большим тяжелым хвостом и нужны были животному для поддержания тела при питании и использовались для плавания. Значительной эволюции подвергся зубной аппарат орнитопод: немногочисленные широкие зубы ранних форм заменились слившимися батареями мно-

гочисленных мелких зубов у более поздних орнитопод, в результате чего была достигнута большая конструктивная прочность и увеличилась перетирающая поверхность.

Поздние орнитоподы — утконосные динозавры — были обитателями, вероятно, дельтовых областей крупных рек, больших озер и лагун. Их строение (утинья морда, отодвинутые назад ноздри, плавательные перепонки на лапах и т. д.) ярко отражает их приспособление к водной среде.

По-иному шла эволюция других птицетазовых динозавров — стегозавров, анкилозавров и цератопсов. Все эти группы остались обитателями суши вместе с гигантскими хищниками. Поэтому, кроме увеличения абсолютных размеров (до 8—9 м длиной), эти птицетазовые динозавры развивались в усилении своей оборонительности: у стегозавров образовались вдоль спины два ряда огромных костных пластин и шипы на конце хвоста, у анкилозавров развился костный панцирь, подобный черепашьему, у носорогообразных цератопсов — мощные рога на черепе. Ранние представители этих групп были еще бипедальными формами и имели слабо выраженные защитные средства в виде отдельных небольших шипов на спине. Переход к четвероному хождению, вероятно, давал больший эффект при защите от хищников, нападавших только сверху.

Характерно, что каждая из групп птицетазовых динозавров, кроме орнитопод, несмотря на довольно кратковременное существование, представлена большим числом форм. Так, расцвет стегозавров приходится на конец юры — начало мела, а анкилозавров и цератопсов — на позднемеловую эпоху. Птицетазовые динозавры, как и ящеротазовые, имели широкое всеветное распространение.

Наиболее удаленная от текодонтов группа — птерозавры, или летающие ящеры, получившие своеобразные черты специализации в связи с приспособлением к жизни в воздухе. Вероятными предками птерозавров (так же, как и птиц) были древоязвиевые текодонты, но у птерозавров, по сравнению с птицами, приспособление к полету оказалось менее совершенным, чем в значительной мере и объясняется их недлительное существование (юра — мел). Крыло птерозавра представляло кожную перепонку, натянутую между наружным пальцем передней конечности и боковой поверхностью тела. Такой летательный аппарат легко подвергался повреждениям и не мог совершать сложных движений, на которые способно крыло птицы. У более примитивных птерозавров — рамфоринхов — был даже дополнительный орган для рулирования в полете — длинный хвост с

кожистым диском на конце. Птерозавры, в отличие от птиц, были способны в основном на планирующие (или пикирующие) полеты. Вероятно, большинство птерозавров с трудом могло взлетать с земли и вынуждено было карабкаться вверх на скалы или деревья, помогая себе крыльями и свободно торчавшими пальцами передних конечностей. Задние конечности, особенно у поздних птерозавров — птеродактилей, были развиты очень слабо, несмотря на крупные размеры животных (до 8 м в размахе крыльев), что лишь подтверждает невозможность взлета вверх, так как крупные птицы, подобно самолету, обычно делают некоторый разгон перед взлетом, неосуществимый на слабых ногах.

Помимо общей конвергенции с птицами, жизнь в воздухе привела к перестройке всего скелета птерозавров. В черепе, например, кости, как у птиц, срастались без сохранения швов; глазницы стали большими (указывая на хорошо развитое зрение), со склеротическими пластинками, защищавшими глаза при полетах и нырянии; передняя часть челюстей превратилась в клюв, вначале еще сохранявший тонкие зубы, а затем утративший их. Ноздри, в связи с ловлей рыбы с воздуха, отодвинулись назад. Шея стала длинной, а шейные ребра — короткими, что обеспечивало большую подвижность головы. Как и у птиц, грудина стала сильно развитой, а многие кости были полыми. Возможно, что птерозавры были уже теплокровными животными в связи с большой активностью и продукцией тепла при полете. Птерозавры достигали наибольшего расцвета в конце юры и в мелу; они были широко распространены в Северном полушарии: в Европе и С. Америке, будучи обитателями морских побережий.

Возвращаясь к архозаврам в целом, нельзя не отметить, что эта группа рептилий, как и морские пресмыкающиеся — ихтиозавры и синапозавры, ограничены в своем вертикальном распространении в основном мезозойской эрой. Как известно, мезозойская эра была временем великих трансгрессий и низкого стояния материков, временем развития на материках огромных, постоянно затопляемых низин с богатой растительной и животной кормовой базой. Если добавить еще к этому, что в мезозое тропические зоны были гораздо дальше, чем ныне, отодвинуты к северу и к югу от экватора (следовательно, климат был жарким и влажным даже в современных умеренных широтах), то станет понятным, почему мезозой оказался столь благоприятным временем для развития многочисленных групп пресмыкающихся, наиболее распространенных и в настоящее время

в жарких широтах и в большинстве своем прямо или косвенно связанных с водой. Последнее положение особенно характерно для мезозойских пресмыкающихся: ихтиозавры, завроптеригии и мозазавры были жителями морей, птерозавры — вероятно, обитателями морских побережий, а динозавры и крокодилы населяли прибрежные участки морей, лагуны, озера, дельты больших рек и другие крупные внутриматериковые водоемы с прилегающими к ним районами.

С началом альпийского орогенеза во второй половине мезозойской эры, особенно сильно захватившего центральные широты, началось великое осушение материков. Это привело к исчезновению естественных зон обитания многочисленных пресмыкающихся, а вместе с тем и к резкому нарушению биотических связей внутри различных групп. Жаркий и влажный климат в конце мезозоя стал изменяться с стороны континентальности. Все эти весьма неблагоприятные условия могли послужить важнейшими причинами вымирания многих пресмыкающихся.

Что касается последнего подкласса ящеричеобразных рептилий — лепидозавров, то среди палеонтологов нет единого мнения относительно объема группы и тем более ее происхождения. Если считать, что в этот подкласс, кроме ящерич и змей, входят также эозухии и ринхоцефалы¹, то история его начинается с пермского периода. Некоторые авторы сближают эозухий с архозаврами на основании наличия у тех и у других в черепе двух височных впадин, но по большинству иных признаков (наличие темного отверстия, надвисочной, а иногда и табличчатой костей, отсутствие предглазничных ям, сохранение небных зубов и т. д.) эозухии стоят, с одной стороны, ближе к примитивным ящерцам, а с другой — к диадектам (котилозаврам), нежели к текодонтам, и в этом случае вполне могут быть параллельной ветвью последних, если принять, что текодонты, как и эозухии, произошли от котилозавров, а не от зверообразных.

Нужно сказать, что эозухии не являются однородными, и вполне возможно, что относимые к ним в настоящее время своеобразные морские рептилии с ластообразными конечностями (*Thalattosauria*)² из триаса и гавиалообразные пресноводные формы (*Choristodera*) из верхнего мела — эоцена не имеют с ними родства; поэтому характеристика эозухий, данная

¹ Л. П. Татарников объединяет эти два отряда в один, но выделяет отряд миллерозавров, рассматриваемых Ромером (Romer, 1956) среди эозухий, а другими авторами — среди котилозавров.

² Л. П. Татарников относит эту группу к ящерцам.

выше, подразумевает лишь в основном наземных верхнепермских — нижнетриасовых представителей этой группы.

Несколько в стороне от основного ствола развития лепидозавров стоит группа ринхоцефалов, появившаяся в триасе и дошедшая до современности с единственным представителем — гаттерией. Ринхоцефалы, наиболее широко распространенные в триасе (почти на всех материках) и развивавшиеся в общем сходно с ящерницами, сохранили ряд архаических признаков, как, например, акродонтность зубов в сочетании с хорошо развитыми небными зубами, амфицельность позвонков со свободными интерцентрами; в то же время надвисочная кость, довольно характерная для большинства лепидозавров, у ринхоцефалов сильно редуцирована или даже утрачена вовсе; ринхоцефалы отличаются также от остальных лепидозавров наличием клюва в связи с приспособлением к питанию растительностью. Все эти отличительные особенности ринхоцефалов указывают на древность их происхождения и раннее ответвление от главного ствола лепидозавров.

Расцвет основной группы лепидозавров — чешуйчатых (ящерц и змей) начинается со второй половины мезозоя (хотя ящерцы известны уже со среднего триаса); ящерцы и змеи остались и в настоящее время наиболее многочисленными не только среди лепидозавров, но и среди рептилий в целом. Развитие ящерц шло в основном как быстро передвигающихся четвероногих наземных форм обычно сравнительно небольшого размера, но имеющих и всякого рода отклонения.

Среди ископаемых ящерц, пожалуй, наибольший интерес представляют мозазавры — гигантские (до 10—12 м длиной) хищники, приспособившиеся к жизни в море. У них развится длинный мощный хвост, служивший, по-видимому, основным органом плавания, а конечности приобрели ластовидность, сопровождавшуюся редукцией поясов конечностей; развились и другие особенности в строении черепа и позвоночника, свойственные морским рептилиям. Судя по строению зубов, среди мозазавров были рыбоядные и моллюскоядные формы. История мозазавров ограничивается мелом, когда они были довольно широко распространены в западной части Северного полушария наряду с другими морскими пресмыкающимися — ихтиозаврами и завроитеригиями. Предками мозазавров, как, между прочим, и змей, были, по-видимому, хищные вараноподобные ящерцы, появившиеся в мелу.

Из других групп ящерц, получивших своеобразные черты специализации, заслуживают

упоминания хамелеоны, приспособившиеся к древесному образу жизни, в связи с чем у них развились такие особенности, как необыкновенная цепкость лап и хвоста, весьма совершенная подвижность глаз, быстрая смена окраски, дающая возможность оставаться менее замеченным при сравнительно медленном передвижении на деревьях и т. д.

Любопытную конвергенцию с динозаврами представляют известные с позднемеловой эпохи (до современности) итуановые ящерцы с зубами, напоминающими зубы орнитопоид, и со способностью к биледальному передвижению (некоторые агамы). Эти ящерцы, как и ряд других групп, появились во время широкой радиации лепидозавров во второй половине мезозоя.

Наклонившейся от ящерц самостоятельной ветвью являются змеи, приспособившиеся к передвижению путем ползания и в связи с этим утратившие конечности, а также получившие способность заглатывания большой добычи (благодаря дальнейшему усилению подвижности частей черепа), что очень важно при весьма ограниченной быстроте передвижения. Впоследствии у многих змей развилась ядовитость, значительно облегчающая им борьбу с жертвой. В настоящее время змеи довольно разнообразны как по размерам, так и по образу жизни, но в основном это наземные животные.

Подводя итог историческому развитию всех рептилий, можно отметить следующие основные этапы. Появление рептилий как типично наземных животных относится к концу карбона и связано со значительным сокращением водных бассейнов, вызвавшим необходимость приспособления к жизни на суше. В палеозое сформировались и достигли широкого распространения котилозавры и зверообразные, являющиеся в основном палеозойскими группами; лишь немногие их представители перешли в триас. В палеозое появились также первые лепидозавры (эозухии), синантозавры и, возможно, черепахи, но расцвет этих групп приходится на следующие эры.

На границе палеозоя и мезозоя — после разрушения герцинских гор и развития равнин с кустарниковой и травянистой растительностью — начинается широкая радиация рептилий, развивавшихся вначале как сухопутные формы — черепахи, архозавры, лепидозавры, затем — во второй половине мезозоя — в связи с наступлением воды на сушу давших ряд пресноводных и морских групп из числа этих же подклассов (черепахи, динозавры, мозазавры и т. д.). В связи с широким распространением морей во второй половине мезозоя достигают

расцвета такие подклассы, как ихтиозавры и синаптозавры (завроптеригии). В мезозое же пресмыкающиеся осваивают и воздушную среду (птерозавры).

Таким образом, основное развитие рептилий — формирование и расцвет главных групп — приходится на мезозой, когда пресмыкающиеся были наиболее высокоорганизованными и наиболее активными из позвоночных. Лишь два подкласса рептилий — лепидозавры и черепахи — пережили достаточно многочисленными в кайнозой, сохранившись донныне. Большинство же остальных подклассов рептилий, развившихся в благоприятных условиях мезозоя с его жарким и влажным климатом, обилием растительной и животной пищи, не перешагнули в кайнозой в связи с резким ухудшением условий их существования в конце мезозоя. Массовое вымирание рептилий, торжествующих в мезозое развитие птиц и млекопитающих, дало толчок быстрому прогрессу этих двух высших классов позвоночных в кайнозое.

Экология и тафономия

Типы приспособлений к условиям обитания у ископаемых пресмыкающихся были гораздо разнообразнее, нежели у современных. В зависимости от среды обитания можно наметить три основных типа адаптаций: наземный, водный и воздушный, между которыми имеются переходные формы.

Большинство пресмыкающихся развивалось как наземные формы. Сюда относятся котилозавры, зверообразные, значительная часть архозавров, большинство лепидозавров и отдельные группы других подклассов. В основном, за исключением некоторых крупных представителей, эти пресмыкающиеся были ящерообразными животными и обладали сравнительно легко построенным скелетом, дававшим возможность быстрого передвижения по суше. Некоторые наземные формы, возможно, были роющими животными, как, например, перейазавры. В пользу такого предположения могут говорить мощные гребни на костях передних конечностей, их притупленные когти и костные выросты на челюстях в пещной области, как у свиней. Возможно, перейазавры подрывали растения, корнями которых они питались. Есть приспособления и к древесному образу жизни: например, у некоторых ранних архозавров, характеризующихся наличием очень цепких конечностей.

Пресмыкающимися, приспособившимися полностью к жизни в воздухе, были только птерозавры, строение которых приобрело весьма специфические черты: развитие летательно-

го аппарата в виде крыльев, пневматизация костей, редукция длинного хвоста, утрата чешуйчатого покрова и т. д.

Многие виды черепах, динозавров, чешуйчатых и крокодилы в целом приспособились к жизни в воде, главным образом в пресной, а некоторые группы, например, ихтиозавры и завроптеригии, были жителями моря, наложившего глубокий отпечаток на их строение. Жители пресных вод были формами, менее измененными по сравнению с морскими, но и они несут характерные черты адаптации к жизни в водоемах. У большинства этих представителей развиваются плавательные перепонки на лапах. Хвост превращается в мощный орган плавания, имея вид высокого кормового весла (крокодилы, динозавры); у форм, опускающих при питании переднюю часть морды в воду, ноздри отодвигаются назад (гадрозавры), а у подкарауливающих добычу из воды они перемещаются снизу вверх (крокодилы); в глазницах для защиты глаза от давления воды развиваются склеротикальные пластинки. У всех значительно слабеет скелет — суставные поверхности костей плохо выражены, появляется хрящ. Все эти признаки в еще большей степени прогрессируют у морских пресмыкающихся, конечности которых превращаются в ласты, а тело становится или узким и высоким, приспособленным к очень быстрому передвижению (ихтиозавры), или уплощенным, широким, легко удерживаемым на воде, как, например, у завроптеригий и черепах. У морских черепах, кстати, происходит редукция наружного скелета — панциря, не столь необходимого в море в качестве защитного органа, но значительно утяжеляющего вес.

Со средой обитания и образом жизни связаны и приспособления к роду пищи и способу питания. В большинстве своем пресмыкающиеся животоядные. Значительная часть их принадлежит к самым крупным активным хищникам (из наземных — хищные дейноцефалы, териодонты и карнозавры, а из водных — крокодилы, ихтиозавры, плезиозавры и мозазавры), когда-либо существовавшим на Земле. Наземные хищники соответственно питались различными наземными животными, а морские — водными, главным образом рыбой и моллюсками, что заметно отразилось на строении зубного аппарата: у рыбозавров зубы острые и сравнительно тонкие, а у моллюскоядов — тупые и толстые. Добычей крокодилов являлись как водные, так и наземные животные. Растительноядные пресмыкающиеся встречаются в основном среди котилозавров, черепах и архозавров (птицетазовые динозавры и зауроподы), причем у ряда форм наблюдается

развитие рогового клюва (черепахи, некоторые динозавры). Имелись представители и смешанного питания (всеядные): по-видимому, некоторые котилозавры, прозауруподы и др., а также насекомоядные формы, известные среди котилозавров, лепидозавров и т. д.

Со способом питания связано развитие органов нападения (у хищников) или защиты (главным образом у растительноядных). При относительно разнообразии средств нападения (почти у всех хищников — зубы и когти в различной степени развития) органы защиты у ископаемых пресмыкающихся были весьма разнообразны: костные панцири у черепах и анкилозавров, прочный и толстый кожный покров у большинства крупных рептилий (сами размеры которых также были защитным средством), а также средства активной обороны, особенно широко развитые среди динозавров: рога у цератопсов, всевозможные шипы и колючки на спине и хвосте у стегозавров и анкилозавров.

Прежде чем перейти к изложению тафономических данных, необходимо напомнить, что зоны обитания наземных позвоночных, в том числе и пресмыкающихся, обычно не совпадают с зонами их захоронения (Ефремов, 1950), и было бы ошибкой механически отождествлять состав ископаемой фауны с фаунистическим составом, попавшим в захоронение, или давать анализ экологических условий без функционального изучения скелета организмов.

К числу крупных местонахождений наиболее древних пресмыкающихся (если не считать отдельных находок котилозавров и пеликозавров в угленосных отложениях верхнего карбона Европы) относится группа североамериканских нижнепермских местонахождений, образованных красноцветными лагунными отложениями (так называемые «красные слои» — Red Beds). Вместе с пресмыкающимися (котилозавры, пеликозавры, архосциллы и др.) встречаются водные стегоцефалы (*Diplocaulus* и др.); скелеты или части скелетов тех и других залегают в так называемых «карманах», соответствовавших углублениям в дне бассейнов.

Пермские местонахождения 3. Европы (Саксония) также представлены красноцветными континентальными фациями и в общем содержат ту же фауну, что и «красные слои».

Пермские красноцветы Приуралья (верхняя часть казанского яруса — татарский ярус) проручены к области верхнепалеозойской предгорной впадины и отлагались в ней лагунах, как «красные слои», а в дельтах рек, стекавших с древнего Урала. Скелеты разнообразных пре-

смыкающихся (котилозавров, пеликозавров, дейноцефалов, териодонтов и др.) вместе с менее многочисленными стегоцефалами встречаются в медистых песчаниках, либо в известковисто-мергелистых отложениях, а иногда в песчаных конкрециях, образующих линзовидные прослои. И. А. Ефремов и Б. П. Вьюшков (1955) выделили для Приуралья семь фаунистических зон, четыре нижние из которых относятся к перми, а три верхние — к триасу. К четвертой зоне (считая снизу) принадлежит знаменитая северодвинская фауна, открытая в конце прошлого столетия В. П. Амалициком и имеющая довольно разнообразный состав: парейазавры, горгонопси, цинодонты, дицинодонты, а также неотетические лабиринтодонты и батрахозавры.

Основные пермские местонахождения Гондваны, сосредоточенные в Ю. Африке (Карру), моложе «красных слоев» и медистых песчаников Приуралья, хотя имеются находки рептилий (мезозавров) и в более низких горизонтах, переходных от верхнего карбона к нижней перми. В отличие от пермских красноцветов северных материков, гондванские фации представлены темноцветными тонкозернистыми песчано-глинистыми породами, которые сверху переходят в светлоокрашенные и более грубозернистые слои уже триасового возраста. Гондванские отложения образовались в условиях холодного и влажного климата в противоположность северным материкам, где климат был более жарким, особенно в Западном полушарии. Стратиграфическое распределение фауны в общем довольно сходно с северными материками: в нижней части преобладают крупные дейноцефалы и парейазавры, а также тероцефалы и горгонопси; в верхней части дейноцефалов нет, но появляются цинодонты и зозухии. В целом местонахождения Карру представляют собой область осадконакопления в зоне предгорного прогиба.

Триасовые местонахождения, как и пермские, в основном — континентального типа, и в ряде случаев для перми и триаса характерен единый комплекс отложений. Так, на южных материках продолжается еще осадконакопление в предгорных депрессиях типа Карру связи с продолжающимся опусканием этих впадин. Остатки фауны здесь представлены гигантскими дицинодонтами, цинодонтами и разнообразными текодонтами, а также примитивными динозаврами.

В Приуралье заполнение палеозойских депрессий в триасе подходит к концу. Триасовые отложения, представленные пестроцветными осадками (красные и серые известковистые глины, песчаники), окаймляют меридиональ-

ной полосой пермские, будучи более удаленными от Уральского хребта. Местонахождения содержат главным образом остатки дицинодонтов и немногочисленных лабиринтодонтов и текодонтов.

В З. Европе, помимо местонахождений с пестроцветными континентальными отложениями, заключающими остатки различных текодонтов и динозавров, появляются и местонахождения морского типа с остатками ихтиозавров и сингаптозавров.

В С. Америке преобладают местонахождения озерно-лагунного типа, изобилующие в основном остатками крупных стегоцефалов, но известны и морские местонахождения с ихтиозаврами.

Юрский период, знаменующий собой начало широкого распространения морей, характеризуется незначительным распространением континентальных фаций и преобладанием местонахождений морского типа. Таковы местонахождения в Заволжье и в Центральной Европе, заключающие множество скелетов морских рептилий — ихтиозавров и плезиозавров, а также остатки птерозавров. Местонахождения Австралии и Ю. Америки представлены в основном лагуно-озерными фациями и содержат остатки динозавров. Одним из наиболее крупных континентальных местонахождений (комплекс: верхняя юра — нижний мел) является тендагуру в В. Африке. Оно представлено осадками дельтового типа, переслаивающимися с морскими отложениями, и включает множество скелетов различных динозавров. Аналогичного типа местонахождения, только меньшего объема, развиты в США — в свите моррисон, а также в Центральной Азии (Монголия, Китай). В последнем регионе они носят более континентальный характер, будучи представленными в основном озерно-речными отложениями.

Меловые местонахождения пресмыкающихся, главным образом наземных, широко распространены и нередко характеризуются весьма значительными размерами. Все наиболее крупные местонахождения как правило, дельтового или озерного типа, реже — лагунного. С последним типом местонахождений связаны скопления остатков морских пресмыкающихся, как, например, мозазавров (верхний мел. С. Америки).

Крупнейшие нижнемеловые местонахождения являются переходными от юрских: это — свита тендагуру в В. Африке, свита моррисон в С. Америке и вельдские слои в Англии и Бельгии. Местонахождения заключают массовые скопления скелетов динозавров; например, только в Ферриссаре (Бельгия) было выкопано

около 30 скелетов одних игуанодонтов. При этом любопытно, что животные захоронены на дне глубокой промоины, образовавшейся в каменноугольных отложениях, которые в то время выходили на дневную поверхность. Более бедны местонахождения (озерного типа) верхнеюрских — нижнемеловых орнитопод — пситтакозавров (Кузбасс, Монголия, С. Китай), встречающихся в виде отдельных скелетов или их частей.

В верхнем мелу, наряду с местонахождениями, образовавшимися в дельтовых и прибрежных фациях, чередующихся с морскими отложениями (Египет, Мадагаскар, Центральная Австралия, Аргентина, Ю. Англия), известен ряд местонахождений типично континентального облика — например, местонахождения С. Америки в серии ларамии, мощностью до 4000 м. Значительная часть толщ представлена дельтовыми и лагунными осадками, но развиты и осадки внутриматериковых низменностей (отложения широких речных долин, маленьких озер, небольших болот и т. д.), заключающих скопления костей типичных сухопутных динозавров — цератопсов, орнитомирид и др.

Весьма интересны верхнемеловые местонахождения МНР — некоторые из них (например Нэмэгзуту) могут быть поставлены в ряд с крупнейшими местонахождениями мира. Часть монгольских местонахождений, по-видимому, озерного происхождения — Бани-Дзак (откуда известны знаменитые яйца динозавров, а также протоцератопсы и анкилозавры), Бани-Ширэ (скопление скелетов анкилозавров), но самые крупные, сосредоточенные в Нэмэгэтинской котловине (Нэмэгзуту, Алтан-Ула, Цаган-Ула), представляют собой группу мощных древних русел, прорезающих немые песчано-глинистые отложения больших пресноводных бассейнов. Здесь встречаются полные скелеты гигантских хищных и утконосных динозавров и отдельные части скелетов зауропод, приуроченные к косослоистым пескам; в более грубозернистых (верхних) горизонтах — конгломератах — встречаются остатки водных черепах, крокодилов, мелких хищных динозавров и гораздо реже — отдельные части крупных карнозавров и утконосных динозавров.

Значительный интерес представляют меловые местонахождения крупных динозавров (орнитопод, анкилозавров) в С. Китае (Ирэн-Нор, Маорту), в строении которых много общего с соседними местонахождениями МНР.

Что касается местонахождений динозавров верхнего мела Ср. Азии, вдоль северных подножий Тянь-Шаня (Сары-Агач близ Ташкента, Итемтир в Кызыл-Кумах, Бозабы в низовьях р. Чу, Карачеку и Калкан в бассейне

р. Или и др.), то они в основном заканчивают переотложенные материалы в виде окатанных обломков костей динозавров, сосредоточенных в так называемом «динозавровом горизонте». Характер этих местонахождений послужил поводом для И. А. Ефремова (1944) предположить грандиозный размыв крупных мезозойских местонахождений, произошедший в послемеловое время. Однако находки меловых динозавров за последние годы в Казахстане (местонахождения Шах-Шах и Сюк-Сюк) в коренном залегании над «динозавровым горизонтом» свидетельствуют лишь о местных перемывах в поздне меловую эпоху и повышают стратиграфическое значение среднеазиатских местонахождений в целом.

Если не рассматривать третичных местонахождений рептилий, обычно не образующих сколько-нибудь значительных скоплений, то, анализируя местонахождения наземных пресмыкающихся палеозоя и мезозоя, можно заметить, что наиболее крупные из них образовались в области дельт, т. е. там, где были самые благоприятные условия для захоронения: концентрация трупов течением и их быстрое занесение осадками при погружении на дно. Эти факторы слабо выражены или вовсе отсутствуют в озерных бассейнах, поэтому озерные местонахождения содержат, как правило, отдельные скелеты или их части, не образующие массового скопления. Анализ местонахождений пресмыкающихся подтверждает общие закономерности захоронения фауны наземных позвоночных.

Биологическое и геологическое значение пресмыкающихся

Биологическое значение пресмыкающихся велико: этот класс — непосредственное промежуточное звено между амфибиями, с одной стороны, и птицами и млекопитающими, — с другой. Через котилозавров могут быть прослежены родственные связи с амфибиями, через архозавров — с птицами, а через зверообразных — с млекопитающими. Таким образом, развитие пресмыкающихся представляло важный эволюционный этап в истории позвоночных.

Но значение пресмыкающихся не ограничивается непосредственным выявлением эволюционных ветвей позвоночных. Пресмыкающиеся очень интересны с точки зрения их ярко выраженной конвергенции с птицами и млекопитающими, морфологические образы которых они как бы предвосхитили. Морфологические предшественники птиц и млекопитающих имеются среди многих групп пресмыкающихся:

ихтиозавры подобны дельфинам, цератопсы — носорогам, анкилозавры — глинтхондам, птерозавры и целурозавры — птицам и т. д. Это морфологическое сходство сопровождается и сходным образом жизни, наглядно подтверждая тем самым взаимосвязь между строением организма и условиями окружающей среды. У рептилий, населявших основные зоны жизни — сушу, воздух, пресные и морские воды, можно найти все главные адаптационные линии, повторившиеся затем у птиц и млекопитающих, — отсюда и многочисленные примеры конвергенции.

Сопоставление конвергентных форм с их современными аналогами позволяет правильно понять экологический облик многих вымерших групп рептилий, что очень важно для понимания направлений эволюции в той или иной группе пресмыкающихся.

Геологическое значение пресмыкающихся довольно велико для стратиграфии верхнепалеозойских и мезозойских, главным образом континентальных отложений. Так, котилозавры и зверообразные служат надежными руководящими формами для расчленения континентальных пермо-триасовых красновесов, широко развитых в СССР — на северо-востоке Русской платформы, а также вдоль западного склона Урала и в Ю. Приуралье; аналогичные отложения имеют широкое распространение в С. Америке и Ю. Африке, а также, по видимому, в Центр. Азии, где они еще слабо изучены. Динозавры имеют не меньшее значение для расчленения континентальных толщ мезозоя, главным образом верхней юры — мела: свита тендагуру (верхняя юра — нижний мел) в В. Африке; свита моррисон (верхняя юра — нижний мел) в С. Америке; нижний мел Европы; триас — мел Китая и мел Монголии, а также Ср. Азии. Меньшую ценность — из-за их относительной малочисленности — представляют остатки морских пресмыкающихся — ихтиозавров, плезиозавров и мозазавров, используемых для расчленения верхнеюрских — меловых отложений (Заволжье, З. Европа и др.).

Методика изучения ископаемого материала

Методика — общая для всех крупных позвоночных; преимущественно макроскопическое исследование объектов. В качестве особенности необходимо отметить, что при детальном морфологическом изучении важно обращать внимание на конвергентность с современными животными, т. е. использовать актуалистический метод в морфо-функциональном анализе, дающем возможность правильно

понять взаимоотношения организма и среды. Помимо общего морфологического изучения объекта (костей), может проводиться также гистологическое изучение костных тканей, изучение слепков мозговых полостей, отпечатков

следов, копролитов и т. д. В последнее время стали применять рентгеноскопические исследования, особенно целесообразные, когда кости не могут быть извлечены из породы вследствие рыхлости объекта или твердости породы.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ПОДКЛАСС COTYLOSAURIA. КОТИЛОЗАВРЫ

История изучения

Впервые достоверные остатки котилозавров (проколофон *Leptopleuron* из среднего триаса З. Европы) были описаны Оуэном (Owen, 1851). Немного позднее были открыты диактектиды и капториниды в нижнепермских отложениях С. Америки (Техас). Большая часть материала последующих лет найдена в Ю. Африке и США.

Оуэн (Owen, 1876), давший первую сводку по ископаемым пресмыкающимся Ю. Африки, рассматривал парейазавров как семейство в отряде динозавров; других южноафриканских пресмыкающихся, несколько напоминающих по зубам млекопитающих, Оуэн объединил в отряд зверозубых (*Theriodontia*). К зверозубым Оуэн отнес и род *Procolophon*. Отряд *Cotylosauria* был установлен Копом (Cope, 1880) по семейству *Diadectidae*. Коп первым обратил внимание на важнейший для котилозавров признак — отсутствие височных ям. В дальнейшем к котилозаврам присоединили проколофонов, парейазавров и сеймуриаморфов; последние теперь чаще относят к земноводным.

Из отечественных исследователей, внесших большой вклад в изучение котилозавров, следует отметить В. П. Амалицкого, открывшего североазиатскую фауну пресмыкающихся, и И. А. Ефремова, давшего сводку по мезенской фауне. Материалы по пермским проколофонам и риплеозаврам СССР подытожил П. К. Чудинов.

За рубежом ряд сводок по отдельным группам котилозавров и описания многих родов и видов принадлежат Сили, Бруму, Уотсону, Пивето и др.

Общая характеристика

Котилозавры — довольно разнообразная группа, включающая как мелких наземных ящерцеобразных животных, так и крупных растительноядных, величиной с бегемота. Ко-

тилозавры объединяют наиболее примитивных пресмыкающихся и подкласс характеризуется сохранением ряда архаических особенностей. Крыша черепа у большинства скульптурированная, а височных ям (за одним исключением) не бывает. Морда обычно короткая, иногда умеренно удлиненная. Теменное отверстие всегда развито, иногда бывает крупных размеров. За исключением межвисочной кости, развиты все характерные для наземных позвоночных кости крыши черепа, включая заднетеменную и таблитчатые; последние, правда, часто смещаются на затылочную поверхность черепа. Между надвисочной и чешуйчатой костями часто развита унаследованная от земноводных ушная вырезка, хотя у многих форм она перекрывается снаружи покровными костями или вообще отсутствует. Слезая кость иногда достигает края ноздри. Сошник парный и разделяет хоаны. Вторичного неба никогда не бывает. Базиптеригондное сочленение первично подвижное, но у многих соединение крыловидных костей с основанием черепа становится неподвижным. Крыловидные кости часто бывают очень широкими и совместно с парасфеноидом могут полностью перекрывать межптеригондные ямы. Эпиптеригонд часто достигает крыши черепа. Сфензтоид обычно Y-образный. Околослезальные отростки хорошо развиты, но обычно идут к таблитчатым костям и лишь в слабой степени соединяются с квадратными. Задневисочные ямы имеются. Челюстное сочленение зачастую смещено вперед от затылочного. Нижняя челюсть с единственной венечной и пластинчатой костями. Последняя обычно участвует в образовании симфиза. Венечная кость образует передний край ямки для челюстной мускулатуры. Зубы, как правило, субтекодонтные, реже акродонтные. Они или многочисленные и однородные, или немногочисленные и дифференцированные, зачастую расширенные поперечно. В типичных случаях на небе развиты три ряда мелких зубов, исходящих из области

базиптеригондного сочленения: срединный идет вперед вдоль внутреннего края крыловидной кости и переходит на сошник, наружный идет по боковым отросткам крыловидной кости, а промежуточный — косо вперед и наружу. Посткраниальный скелет массивный. Позвонки амфицельные, часто прободенные хордой; интерцентры обычно хорошо развиты. Предкрестцовых позвонков 19—26; шея короткая и обычно включает всего два позвонка, в крестце от двух до пяти позвонков; хвост умеренно короткий. Характерны весьма расширенные невральные дуги с широко разделенными зигапофизами, имеющими горизонтальные суставные поверхности. Остистые отростки короткие и широкие. Между невральными дугами могут развиваться дополнительные сочленения — гипосфены и эписфены. Ребра, исключая передние, обычно одностолбчатые, прикрепляющиеся к интерцентрам или переднему краю тела позвонка, но единственная головка ребер в большинстве случаев остается слегка подразделенной на головку и бугорок. Пояса конечностей примитивные, пластинчатые. В плечевом поясе у многих форм развито два самостоятельных коракоида. Часто сохраняются и клейтрум. Межключица с задним отростком, ключицы обычно расширены вентрально. Суставная поверхность для плечевой кости винтообразная. В тазовом поясе тироидное отверстие между лобковой и седалищной костями не выражено, но запирающее в лобковой кости имеется. Подвздошная кость обычно направлена косо вверх и назад. Конечности короткие и массивные, расположенные в горизонтальной плоскости, но у парейазавров конечности перемещаются в вертикальную плоскость. Передняя конечность несколько короче задней. Предплечье и голень обычно несколько короче плеча и бедра. Плечевая и бедренная кости с сильно выраженными отростками. Эпифизы плечевой кости резко расширены и повернуты длинными осями почти под прямым углом друг к другу. Имеется энтопиклоидиальное отверстие, но эктопиклоидиального нет. Сохраняется полный набор косточек кисти и стопы с двумя дистальными центральными, но проксимальные косточки стопы часто сливаются и иногда развивается мезотарзальное сочленение. Фаланговая формула обычно типичная для пресмыкающихся: 2, 3, 4, 5, 3 (4), но в некоторых случаях число фаланг уменьшается. Концевые фаланги уплощенные. Обычно хорошо развиты брющие ребра, а в ряде случаев на спине развивается панцирь из костных пластинок. Известны котилозавры со среднего карбона по верхний триас.

По ряду признаков котилозавры остаются еще близкими к земноводным, особенно к сеймуриаморфам, но среди них уже намечаются типы, по-видимому, предковые для ряда других подклассов пресмыкающихся.

Принципы систематики

В основу деления котилозавров на отряды кладутся такие признаки, как наличие или отсутствие ушной вырезки, развитие надвисочных, табличчатых и заднеместной костей, развитие или отсутствие костных выростов в заглазничной части крыши черепа, строение зубов. В настоящем томе принято деление котилозавров на два отряда: *Diadectomorpha*, обладающих ушной вырезкой, иногда вторично перекрываемой покровными костями, и *Captorhinomorpha*, у которых ушной вырезки не имеется.

Историческое развитие

Предками котилозавров обычно считают архаческих каменноугольных земноводных, близких к сеймуриаморфам или эмболомерам. Некоторые авторы допускают возможность дифилитического развития котилозавров и производят капториноморфов от микрозавров, а диадектоморфов — от сеймуриаморфов или эмболомеров. Наиболее древние котилозавры известны в среднем карбоне США, но уже тогда оба их отряда были хорошо обособлены.

Диадекты — наиболее древняя ветвь диадектоморфных котилозавров — сравнительно резко обособлены от других диадектоморфов: проколофонов и парейазавров. По некоторым признакам они имеют конвергентное сходство с парейазаврами, что, возможно, связано с растительностью обеих этих групп.

Капториноморфы, на первый взгляд, близки к проколофонам по строению крыши черепа, но отсутствием ушной вырезки, устройством неба с хорошо выраженными межптеригонными ямами и другими признаками обе группы сильно различаются. В нижнепермских отложениях США многочисленны остатки диадектов и капториноз; единичные находки диадектид известны из одновозрастных отложений З. Европы. Уже в раннепермскую эпоху вымирают крупные растительноядные диадектиды и большинство капториноморфов, но в поздней перми Ю. Африки и Европы появляются многочисленные мелкие насекомоядные проколофоны (никтифрурегиды) и крупные растительноядные парейазавры. Из верхней перми СССР известен и последний капториноморф *Hecatomorphus*. В триасе многообразие

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ КОТИЛОЗАВРОВ

Систематические группы	Карбон			Пермь		Триас		
	нижний	средний	верхний	нижняя	верхняя	нижний	средний	верхний
DIADECTOMORPHA								
DIADECTA								
Diadectidae								
Bolosauridae								
PROCOLOPHONIA								
Nyctipluretidae								
Procolophonidae								
PAREIASAURIA								
Rhipaeosauridae								
Pareiasauridae								
CAPTORHINO- MORPHA								
Limnoscelidae								
Romeriidae								
Paracaptorhinidae								
Captorhinidae								

котилозавров резко сокращается, и они представлены одними проколофонами. В нижнем триасе проколофоны известны в Ю. Европе и в Китае.

В среднем триасе численность проколофонов падает, но они еще известны из З. Европы и Ю. Америки. Последние проколофоны известны из позднего триаса США.

Экология и тафномия

Уже в начале перми котилозавры показывают значительное разнообразие адаптаций. В ранней перми среди капторин имелись наземные ящерцеподобные хищные или насекомоядные формы (ромериниды). Более крупные хищные капториниды и лимносцелиды жили в болотистых местностях и водоемах и, по-видимому, много времени проводили в воде. Диадектиды — обычно крупные растительноядные животные, обитавшие в заболоченных биотопах. Мелкие диадекты (болозавриды) были насекомоядными животными. Позднепермские никтифуретиды — мелкие ящерцеподобные, быстроподвижные животные. Некоторые из них приспособились к жизни в мелких водоемах и питались, вероятно, водными насекомыми и гастроподами. Парейазавры характеризуются двумя типами адаптаций: 1) рипеозав-

ридами — насекомоядными и растительноядными животными, сходными по образу жизни с ныне живущими крупными ящерицами — амблиринхами и конолофами Галапагосских островов; 2) парейазавридами — крупными растительноядными животными, обитавшими в болотистых местностях. Триасовые проколофониды — мелкие насекомоядные животные — были разнообразными в раннетриасовую эпоху и вымерли уже к концу периода.

Остатки котилозавров многочисленны в пестроцветных фациях дельт и аллювиальных равнин (пестроцветы Европейской части СССР, красные слон Техаса, серия карру Ю. Африки и др.). Трупы до захоронения обычно подвергались дальнему переносу, и имела место дифференциация скелетных остатков (группа мезенских местонахождений никтифуретид, группа вятских местонахождений парейазавров и др.). В редких случаях трупы захоронялись на месте гибели животных (Котельничское местонахождение парейазавров).

Биологическое и геологическое значение

Котилозавры — первые настоящие наземные животные среди позвоночных. Они стоят в основании ствола пресмыкающихся и связывают их с арханскими карбоновыми земноводными. Многие особенности строения, типичные

для более поздних и высокоорганизованных пресмыкающихся, возникали у котилозавров конвергентно на более архаической основе.

Остатки котилозавров широко распростра-

нены и используются для расчленения верхнепермских и нижнетриасовых континентальных отложений Европейской части СССР, Ю. Африки и нижнепермских отложений США.

ОТРЯД DIADESTOMORPHA. ДИАДЕКТОМОРФЫ

Череп короткий и широкий, сравнительно высокий, с более или менее хорошо выраженной ушной вырезкой, зачастую перекрываемой снаружи покровными костями. Квадратная кость вертикальная, по, как правило, не прикрыва снаружи покровными костями. Челюстное сочленение обычно расположено впереди затылочного. Слезная кость у многих укорочена и не достигает ноздри. Теменные кости очень короткие, широкие и пронизаны очень большим теменным отверстием. Заднетеменные и таблитчатые кости хорошо развиты и расположены на дорсальной поверхности черепа; надвисочная кость может редуцироваться. Хоаны широко расставлены. Базиптеригоидное сочленение, по-видимому, неподвижное; крыловидные кости резко расширены и зачастую широко соприкасаются друг с другом под парасфеноидом; мептиригоидные ямы обычно очень малы. Боковые флаги крыловидных и наружных крыловидных костей обычно хорошо развиты. Тело парасфеноида очень широкое; обычно оно разрастается назад и подстилает затылочную область черепа. Овальное окно слуховой капсулы обычно расположено сравнительно высоко над основанием черепа. Околзатылочные отростки идут наружу и вверх и над ушной вырезкой соприкасаются с таблитчатыми костями. Зубы часто бывают уплощенными или с пильчатыми краями. Предкрестцовые позвонков 20—25, крестцовых два—четыре. Шейные ребра двухголовчатые, туловищные—обычно одноголовчатые. Ключицы несколько расширенные. Иногда развит только один кораконд. Подвздошная кость направлена вверх и несколько разрастается назад. Конечности обычно массивные. Проксимальные косточки стопы обычно сливаются, и функционирует мезотарзальное сочленение. Брюшные ребра имеются. Иногда развивается кожный панцирь. В. карбон—триас. Три подотряда.

ПОДОТРЯД DIADESTA. ДИАДЕКТЫ

Череп короткий, широкий и высокий. Слезная кость достигает ноздри. Надвисочная кость хорошо развита и достигает глазничной кости. Теменная кость образует хорошо

ограниченный вырост, вклинивающийся между заднелобной и надвисочной костями и соответствующий, по-видимому, межвисочной кости. Таблитчатая кость соприкасается с верхней затылочной, и задняя височная яма редуцируется. Челюстное сочленение расположено слегка впереди затылочного и вынесено немного ниже уровня зубного ряда. Ушная вырезка может перекрываться чешуйчатой и таблитчатой костями. Затылок наклонен назад. Околзатылочные отростки массивные и достигают квадратных костей. Боковые флаги крыловидных костей слабо развиты. Сфенотомид в сечении Y-образный. Нижняя челюсть с массивным венечным отростком. Зубы текодонтные, немногочисленные, с расширенными, вздутыми коронками. Тела позвонков короткие, с резко расширенными зитапофизами и зачастую с дополнительными сочленениями между невральными дугами. В плечевом поясе один кораконд. Наружного панциря нет. В. карбон—н. пермь. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО DIAESTIPIDAE COPE, 1880

Череп с широкой, округлой мордой и хорошо выраженной ушной вырезкой. Лобные кости укороченные—не достигают края глазниц. Теменное отверстие очень большое: крыша черепа в глазничной области слегка вогнута. Заднетеменная кость непарная, широко разрастающаяся по затылочной поверхности черепа. Небо сводчатое, с продольным гребнем, образованным сошниками и передней частью крыловидных костей. Тело парасфеноида резко расширено. Овальное окно ушной капсулы расположено у передней поверхности околзатылочного отростка. Мозговая коробка массивная. Сфенотомид проникает в обонятельную область. Передние зубы построены по типу резцов, задние поперечно расширены. На небе по сошникам и крыловидным костям проходит два срединных продольных ряда мелких зубов. Предкрестцовых позвонков 22—23. Дополнительные сочленения между позвонками представлены гипосфеном и эпифансами. Передние туловищные ребра резко расширены. Ключицы соединены с межключицами швом. Конечности массивные, с

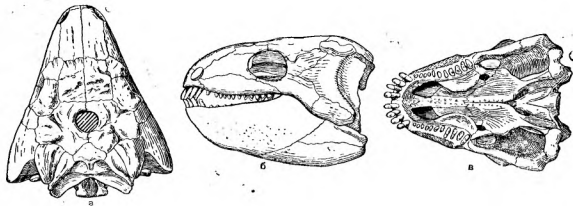


Рис. 155. *Diadectes* Cope

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу (×¼). Н. пермь США (а — Watson, 1954; б — Romer, 1956; в — Olson, 1947)

хорошо развитыми гребнями. Проксимальные косточки стопы часто сливаются. По-видимому, растительноядные животные размером до 2,5 м. В. карбон — н. пермь.

Diadectes Cope, 1878 (= *Empedocles* Cope, 1878; = *Metarmosaurus* Cope, 1878; = *Nothodon* Marsh, 1878; = *Empedias* Cope, 1881; = *Chilonyx* Cope, 1883; = *Bolbodon* Cope, 1896; = *Diadectoides* Case, 1911; = *Animasaurus* Case et Williston, 1912). Тип рода — *Diadectes sideropelicus* Cope, 1878; н. пермь (свита учичта), США (Канзас). Крыша черепа грубо скульптурирована. Теменное отверстие заостряющееся кзади. Заднетеменная кость вклинивается между задними краями теменных на крыше черепа. У молодых особей, по-видимому, имеется самостоятельная межвисочная кость. Небные кости отдают направленные внутрь выросты, образующие зачаточное вторичное небо. В предчелюстной кости три-четыре зуба, построенных по типу резцов; в челюстной кости 10—11 зубов, расширенных поперечно, имеющих срединную вершинку и площадки по краям; четыре задних зуба наиболее расширены и имеют две-три конусовидные вершинки. Клейтрум тесно соединен с лопаткой (рис. 155). Несколько видов. Н. пермь США.

Desmatodon Case, 1908; в. карбон США. *Disparactis* Case, 1910; н. пермь США. *Phanerosaurus* Meyer, 1861 (= *Stephanospondylus* Stappenbeck, 1905); н. пермь З. Европы.

СЕМЕЙСТВО BOLOSURIDAE COPE, 1878

Череп со сравнительно узкой мордой и замкнутой ушной вырезкой. Между чешуйчатой, скуловой и квадратноскуловой костями

имеется нижнее височное окно. Лобные кости достигают краев глазниц, удлиненные. Теменное отверстие округлое. Крыша черепа в глазничной области слегка вогнутая. Заднетеменной кости нет, и между верхней затылочной и теменными костями имеется неокостеневающее пространство. Тело парасфеноида сравнительно узкое; вырезка для челюстной мускулатуры между крыловидной и квадратноскуловой костями очень большая. Нижняя челюсть с очень высоким венечным отростком, образованным главным образом зубной и надугловой костями. Передние зубы имеют вздутые коронки, как и задние. Кости конечностей сравнительно тонкие. Н. пермь.

Bolosaurus Cope, 1878. Тип рода — *B. striatus* Cope, 1878; н. пермь (свита учичта), США (Техас). Мелкие животные — размером до 0,5 м. Носовые отверстия сближены и разделены узкими восходящими отростками предчелюстных костей. Глазницы очень большие, направленные наружу. Предлобные кости образуют у своего переднего конца небольшие выступы. Венечный отросток нижней челюсти с узким основанием и острой вершиной. Зубы с короткими корнями, отделенными от вздутой коронки пояском эмали. Коронки зубов имеют острую вершинку и расположенную у ее основания площадку; на верхнечелюстных зубах площадка занимает заднюю половину коронки, а на нижнечелюстных — переднюю. Поверхность коронки покрыта продольными бороздками. В верхней челюсти 13 зубов, из которых два расположено в предчелюстной кости, в нижней — 11; размеры зубов постепенно увеличиваются спереди назад, но три задних верхнечелюстных зуба вновь уменьшаются. Передние два зуба направлены

косо вперед. Кольцо склеротики хорошо развито. Брюшные ребра сходятся вперед под углом 45° (рис. 156). Один вид.

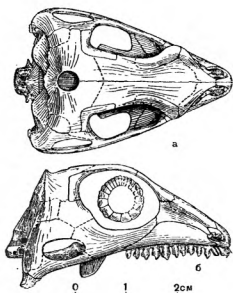


Рис. 156. *Botosaurus striatus* Cope.
Череп: а — сверху, б — сбоку. Н. пермь США
(Watson, 1954)

ПОДОТРЯД PROCOLORHONIA. ПРОКОЛОФОНЫ

Мелкие насекомоядные или моллюсковоядные котилозавры, длиной до 0,5 м. Череп треугольный, с заостренной мордой и очень большими глазницами, составляющими иногда половину черепа. Кости крыши черепа могут нести бороздчатую скульптуру; квадратно-скуловая и таблитчатая кости с направленными назад и наружу выростами. Слезная кость укорочена и не достигает носдри. Лобные кости почти всегда достигают края глазниц. Надвисочная кость утрачена, но таблитчатые и заднетеменная сохраняются; последняя почти целиком развита на затылочной поверхности черепа. Между таблитчатой и квадратно-скуловой костями располагается ушная вырезка, иногда перекрываемая покровными костями. Задневисочное окно хорошо выражено. Околозатылочные отростки обычно направлены к таблитчатым костям. Боковые фланги крыловидных костей хорошо развиты. Межптеригоидные ямы иногда достигают значительной величины. Нёбо обычно покрыто мелкими зубами, расположенными тремя рядами, исходящими от области базиптеригоидного сочле-

нения. Челюстные зубы субтекодонтные или акродонтные, часто с расширенными коронками. Тела позвонков удлиненные, интерцентры иногда исчезают. Предкрестцовых позвонков 23—26, крестцовых — три. Хвост длинный. В плечевом поясе два коракоида; ключицы и межключица расширены очень слабо. Лопатка короткая. Конечности сравнительно тонкие; предплечье и голень короче плеча и бедра. Наружного панциря нет. В. пермь — триас. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО NYCTIPHURETIDAE EFREMOV, 1938

Примитивные проколофоны с однородными зубами; квадратно-скуловая и таблитчатые кости не образуют направленных назад выростов, а челюстное сочленение почти на уровне затылочного. Череп сравнительно низкий и длинный, со скульптурированными костями. Заднетеменная кость, как правило, выходит на дорсальную поверхность черепа, позади теменных костей. Крыловидные кости очень широкие; межптеригоидные ямы редуцированы. Зубы многочисленные, акродонтные, конические, шпильковидные или ножевидные, уплощенные с боков. Нёбные зубы имеются. Позвонок с интерцентрами. В. пермь.

Nyctiphuretus Efremov, 1938. Тип рода — *N. acudens* Efremov, 1938; в. пермь (II зона), СССР (Архангельская обл.). Череп умеренно удлиненный, скульптурированный, с очень большими глазницами и почти не выраженной ушной вырезкой (задний край челюстной кости слегка вогнутый). Теменное отверстие очень большое и расположено у заднего края теменных костей. Заднетеменная кость лишь на незначительном протяжении выходит на дорсальную поверхность. Квадратно-скуловые кости образуют небольшие боковые выступы. Задневисочные окна большие. Челюстное сочленение расположено несколько вперед затылочного. Крыловидные кости широко соприкасаются с парасфеноидом; межптеригоидные ямы отсутствуют. Слуховая косточка идет от слуховой капсулы к квадратной кости. Зубы шпильковидные, укорачивающиеся кзади. Задние туловищные (поясничные) ребра укорочены. Проксимальные косточки стопы сливаются (рис. 157). Один вид.

Nycteroleter Efremov, 1938. Тип рода — *N. ineptus* Efremov, 1938; в. пермь (II зона), СССР (Архангельская обл.). Череп значительно удлиненный, с большими глазницами и глубокими ушными вырезками. Кости крыши черепа скульптурированные. Таблитчатые кости нависают над затылочной областью черепа.

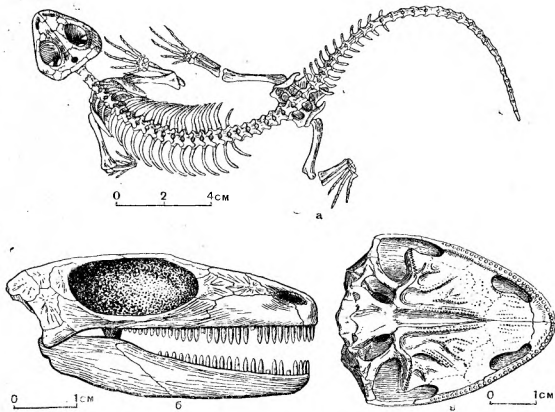


Рис. 157. *Nyctiphruetus acudens* Efremov:

а — реконструкция; б — череп сбоку; в — череп снизу. В. пермь СССР (Архангельская обл.) (Efremov, 1940)

Темное отверстие расширено поперечно и расположено на уровне заднего края глазницы. Челюстное сочленение расположено почти на уровне затылочного. Задневисочные окна маленькие. Межптеригонидные ямы сравнительно хорошо развиты. Зубы острые, несколько различные по форме и размерам (рис. 158). Несколько видов. В. пермь (II зона) Европейской части СССР.

Nyctiboetus Tchudinov, 1955. Тип рода — *N. litesus* Tchudinov, 1955; в. пермь (II зона), СССР (Кировская обл.). Глазницы овальные, широко расставленные. Темное отверстие небольшое, расположенное у заднего края глазницы. Лобные кости не принимают участия в образовании глазниц. Задний край черепа слабо вогнут и образован таблитчатыми и парными заднетеменными костями. Скульптура черепных костей в виде радиальных бороздок. Зубы цилиндрические или слабобочончатые, тупые, с округленными вершинками. В нижней челюсти до 36 зубов (рис. 159). Один вид.

Возможно, этот род следует относить к баграхозаврам.

Owenetta Broom, 1939; в. пермь Ю. Африки (зона Cistecephalus). *Barasaurus* Piveteau, 1955; в. пермь Мадагаскара.

СЕМЕЙСТВО PROCOLORONIDAE COPE, 1889

Проколофоны с треугольным коротким и высоким черепом, у которых челюстное сочленение обычно располагается намного впереди затылочного. Кости черепа нескульптированные. Заднетеменная кость почти никогда не выходит на дорсальную поверхность черепа. Квадратноскуловая и таблитчатая кости зачастую образуют направленные назад и наружу выросты. Глазницы удлинены назад, и темное отверстие обычно располагается над уровнем их заднего края. Чешуйчатая кость редуцирована. Затылок обычно наклонен назад. Крыловидные кости сравнительно узкие, и межптеригонидные ямы хорошо развиты. Нижняя челюсть с хорошо выраженным вечечным отростком. Зубы немногочисленные, неоднородные; щечные зубы поперечно расширены, часто многовершинные. Небные зубы иногда редуцируются и никогда не покрывают боковые отростки крыловидных костей. Интер-

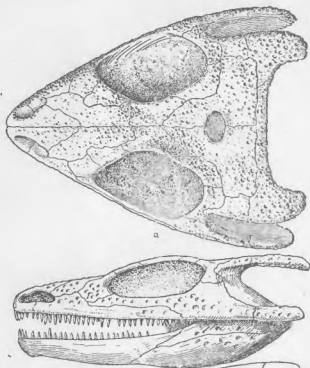


Рис. 158. *Nycteroleter ineptus* Efremov.
Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу.
В. пермь СССР (Архангельская обл.) (Efremov, 1940)

центры иногда исчезают. Клейтрума нет. Брюшные ребра редуцируются. Триас.

Phaanthosaurus Tchudinov et Vjushkov, 1956. Тип рода — *Ph. ignatjevi* Tchudinov et Vjushkov, 1956; н. триас (ветлужская серия), СССР (Горьковская обл.). Череп широкий, с тупо закругленной мордой. Ветви нижней челюсти образуют угол около 70°. Нижняя челюсть высокая в симфизе. Вдоль

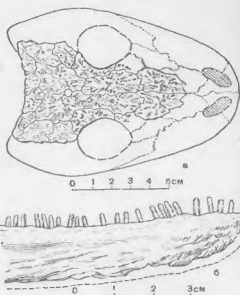


Рис. 159. *Nyctiboetus lileus* Tchudinov:
а — фрагмент крыши черепа сверху; б — нижняя челюсть сбоку. В. пермь СССР (Кировская обл.) (Чудин, 1955)

внутренней стороны челюсти между основаниями зубов и краем зубной кости тянется неглубокий желобок. Зубы конические, с притупленными вершинками и толстыми, поперечно расширенными основаниями. В верхней челюсти 13—14 зубов, из них в предчелюстной



Рис. 160. *Phaanthosaurus ignatjevi* Tchudinov et Vjushkov
Нижняя челюсть сбоку. Н. триас СССР (Горьковская обл.) (Чудин, Вьюшков, 1956)

кости три-четыре зуба. В нижней челюсти передние три-четыре зуба меньших размеров и не расширены поперечно (рис. 160). Один вид, *Tichoiniskia* Tchudinov et Vjushkov, 1956. Тип рода — *T. vjatzensis* Tchudinov et Vjushkov, 1956; н. триас (ветлужская серия), СССР (Кировская обл.). Череп с огромными глазницами, составляющими почти 0,75 длины черепа. Их передний край лежит на уровне третьего сзади челюстного зуба. Темен-

ное отверстие очень большое, круглое. Задний край черепа вогнутый и образован таблитчатыми и заднетеменными костями. Ушная вырезка неглубокая. Межптеригоидные ямы большие, эллиптические. Базисфеноид короткий и широкий. Наружные крыловидные кости

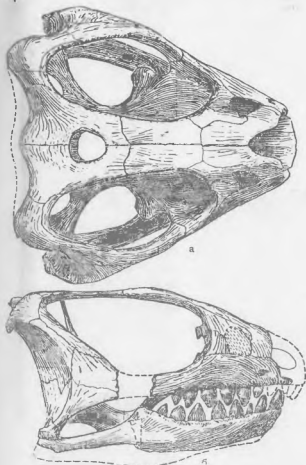


Рис. 161. *Tichuinskia vjatkensis* Tchudinov et Vjuschkov.

Череп: а — сверху, б — сбоку (x2) Н. триас СССР (Кировская обл.) (Чудинов, Вьюшков, 1956)

участвуют в образовании птеригоидных флагов. Крыловидные, небные кости и сошники с рядами мелких зубов, более крупных на передних концах сошников. Челюстное сочленение расположено почти на уровне затылочного. В предчелюстных костях три зуба, в челюстной семь-восемь, в нижней челюсти семь-восемь зубов. Передние два-три зуба довольно тонкие, конические, с притупленными вершинками; пятый—седьмой зубы наиболее массивные, толстые, сильно расширенные поперечно, каждый из них несет две вершинки (рис. 161). Несколько видов. Н. триас (ветлужская серия) Европейской части СССР.

Procolophon Owen, 1876 (? = *Thelegnathus* Broom, 1905). Тип рода — *Procolophon trigoniceps* Owen, 1876; н. триас (зона *Procolophon*), Ю. Африка. Череп сильно расширен в затылочной области. Морда приоткрытая. Глазницы умеренно вытянутые, теменные кости достигают их края между заднелобковыми и заглазничными костями. Чешуйчатая кость очень маленькая. Квадратноскуловые кости

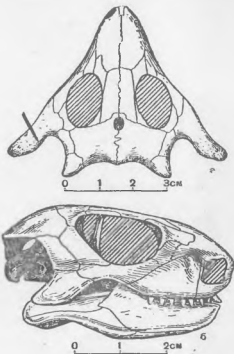


Рис. 162. *Procolophon trigoniceps* Owen.

Череп: а — сверху, б — сбоку. Н. триас Ю. Африки (а — Broom, 1936; б — Watson, 1914)

образуют направленные назад выросты. На предчелюстных костях по три-четыре конических зуба; в челюстных костях по семь поперечно расширенных зубов. В нижней челюсти девять-десять зубов. Небные зубы хорошо развиты, но отсутствуют на боковых отростках крыловидных костей (рис. 162). Несколько видов. Н. триас Ю. Африки.

Hypsognathus Gilmore, 1928. Тип рода — *H. jeneri* Gilmore, 1928; в. триас США (Нью-Джерси). Череп широкий, уплощенный с резко удлиненными глазницами, почти достигающими заднего края черепа. Теменные кости образуют край глазниц между заднелобной и заглазничной костями. Скуловые кости несут по одному направленному вперед небольшому шипу. Квадратноскуловые кости с четырьмя различно ориентированными и очень длинными

ми шипами. Чешуйчатые кости очень маленькие. В предчелюстных костях по два конических зуба, из которых передний большей величины. В челюстных костях по пять зубов, из них передний небольшой и конический, а следующие — широкие, долотовидные, постепенно кзади увеличивающиеся в размерах.

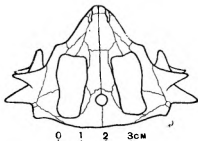


Рис. 163. *Hypsognathus fenneri* Gilmore.
Череп сверху. В. триас США (Golbert, 1946)

Нижняя челюсть с округлой симфизной областью несет пять зубов; три задних зуба поперечно расширены. Небных зубов нет (рис. 163). Один вид.

Anomiodon Huene, 1939; *Koiloskiosaurus* Huene, 1911; *Sclerosaurus* Fischer de Waldheim, 1857 (= *Aristodesmus* Seeley, 1896; ? = *Saurosternon* Huxley, 1868; ? = *Saurosterium* Lydekker, 1888) — все из н. триаса 3. Европы. *Santiasaurus* Koh, 1940; *Neoprocolophon* Young, 1957 — оба из н. триаса Китая. *Microtheledon* Broom, 1936; *Myocephalus* Broom, 1936; *Spondylolestes* Broom, 1937 — все из н. триаса Ю. Африки. *Leptopleuron* Owen, 1851 (= *Telerpeton* Mantell, 1852; = *Telerpeton* Fraas, 1867); ср. триас 3. Европы. *Candelaria* Price, 1947; ср. триас Ю. Америки. *Spherosaurus* Colbert, 1960; в. триас США. *Paoctodon* Chow et Sun, 1960; (? в.) триас Китая. Недавно новые, еще не описанные проколофониды найдены в в. триасе Канады (Baird, 1959).

PROCOLOPHONIA INCERTAE SEDIS

Estheriophagus Novojilov, 1948. Тип рода — *E. chatangensis* Novojilov, 1948; в. пермь, побережье Хатангского залива (Арктика). Описан по очень маленькой (длиной 6,4 мм) нижней челюсти, несущей два ряда продольных зубов. В каждом ряду 11 зубов. Передний конец челюсти лишен зубов. Коронки зубов широкие, с острой вершинкой и площадкой у основания зубов (рис. 164). Один вид.

Хюне (Huene, 1956) сближает этот род с проколофонами.



Рис. 164. *Estheriophagus chatangensis* Novojilov.
Нижняя челюсть. В. пермь СССР (Хатанга)
(Новожилов, 1948)

ПОДОТРЯД PAREIASAURIA. ПАРЕИАЗАВРЫ

Средней величины и крупные (от 1 до 3 м) растительноядные котилозавры. Череп короткий, высокий, резко расширенный, с грубо скульптурированной поверхностью и массивными выступами («щеками») по бокам, образованными квадратноскуловой и чешуйчатой костями. Морда округлая. Слезая кость удлинённая и достигает края поздры. Лобная кость не входит в край глазницы. Глазницы средних размеров. Заднетеменная и таблитчатые кости хорошо развиты на дорсальной поверхности черепа. Ушная вырезка перекрыта разросшимися чешуйчатой и квадратноскуловой костями; надвисочная кость обычно отсутствует. Хоаны удлинённые, изогнутые. Межитеригонидные ямы малы, боковые фланги крыловидных костей выражены слабо. Затылок вертикальный, широкий, с хорошо развитыми задневисочными окнами. Околозатылочные отростки массивные. Челюстное сочленение расположено намного впереди затылочного. Сфензтмод короткий и высокий. Квадратная кость высокая. Челюсть короткая, высокая, с угловым отростком. Небные зубы хорошо развиты и расположены с каждой стороны тремя обычными рядами. Челюстные зубы субтелодонтиные, однородные обычно со вздутыми, зазубренными коронками. Предкрестцовых позвонков около 20, крестцовых два — четыре. Передние ребра могут быть двухухлопчатными. Лопатка очень высокая. Вентральный отдел тазового пояса заметно разрастается назад от вертлужной впадины и укорачивается впереди последней. Конечности массивные; проксимальные косточки стопы обычно сростаются. Брюшные ребра неизвестны, но часто развивается спинной панцирь из мозаичных расположенных костных пластинок. В. пермь. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО RHIPAEOSAURIDAE TCHUDINOV, 1955

Сравнительно мелкие парейазавры с плоским черепом и округлыми глазницами, направленными вверх и в стороны. По бокам черепа иногда присутствуют округлые широкие выступы, образованные квадратноскуловыми и чешуйчатыми костями. Надвисочная кость

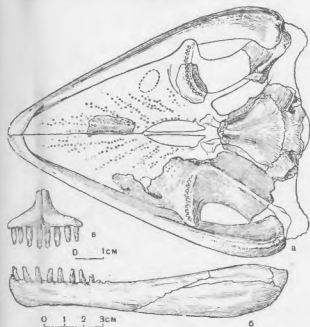


Рис. 165. *Rhipaeosaurus tricuspidens* Efremov:

а — череп сверху; б — нижняя челюсть снаружи; в — предчелюстные кости сверху. В. пермь СССР (Башкирия) (Чудинов, 1955)

сохраняется. Кости крыши черепа имеют бугорчато-ямчатую радиальную скульптуру. Нижняя челюсть удлинненная. Зубы конические, боchenковидные или булавовидные; на внутренней стороне коронка несет от 3 до 15 зубцов. В позвоночнике присутствуют интерцентры. Два крестцовых позвонка. Хвост относительно длинный. Подвздошная кость направлена вверх и назад. Лобковые заметно выступают вперед от вертлужной впадины. Конечности занимают обычное для пресмыкающихся положение (плечо и бедро лежат в горизонтальной плоскости). Фаланговая формула обычно: 2, 3, 4, 5, 3(4). Панциря нет. В. пермь. По многим признакам связывают типичных парейазавров с примитивными проколофонами.

Rhipaeosaurus Efremov, 1940. Тип рода — *Rh. tricuspidens* Efremov, 1940; в. пермь (II зона), СССР (Башкирия). Морда сравнительно острая. Глазницы овальные. Между таблитчатой и чешуйчатой костями небольшая вырезка. Темениное отверстие небольшое и круглое. Затылочный край крыши черепа прямой. Коронки зубов разделены на три зубца (рис. 165). Два вида. В. пермь (II зона) СССР (Приуралье).

Leptorophi Tchudinov, 1955. Тип рода — *L. novojilovi* Tchudinov, 1955; в. пермь (II зона), СССР (Кировская обл.). Глазницы округлые. Челюсти высокие, массивные, в каждой ветви 15—20 зубов. Зубы булавовидные, с удлинненными и толстыми, овальными в сечении корнями. Коронки загнуты внутрь,

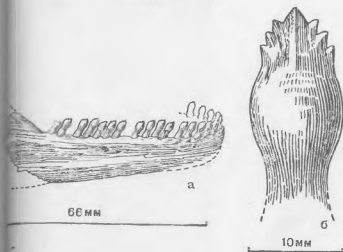


Рис. 166. *Leptorophi novojilovi* Tchudinov:

а — фрагмент нижней челюсти; б — зуб, в. пермь СССР (Кировская обл.) (Чудинов, 1955)



Рис. 167. *Parabradysaurus udmurticus* Efremov:

а — фрагмент нижней челюсти; б, в — зубы. В. пермь СССР (Удмуртия) (Ефремов, 1954)

сильно уплощены с боков и несут пять — девять ступенчато расположенных зубов, из которых срединный — наибольший (рис. 166). Один вид.

Parabradysaurus Ефремов, 1954. Тип рода — *P. udmurticus* Ефремов, 1954; в пермь (II зона), СССР (Удмуртская АССР). Описан по нижней челюсти, очень высокой, с утолщенным изнутри альвеолярным краем. Коронки зубов выпуклые снаружи, уплощенные с внутренней стороны, несут от 11 до 13 ступенчато расположенных зубов. Замещающие зубы с приостренной вершинкой и более крупными зубами (рис. 167). Один вид. Не исключено, что эта форма идентична с дейноцефалами р. *Estemmenosuchus*.

СЕМЕЙСТВО PAREIASAURIDAE SEELEY, 1888

Крупные котилозавры (длиной до 2—3 м). Череп массивный, укороченный, с резко выраженной бугорчато-ямчатой скульптурой и сильно развитыми «щеками». Кости крыши черепа утолщенные. Надвисочной кости нет. Затылок вертикальный. Задневисочные окна большие, и заднетеменная и таблитчатые кости почти целиком ограничены дорсальной поверхностью черепа. Основание черепа очень массивное. Челюстное сочленение резко смещено вперед от затылочного. Нижняя челюсть массивная, короткая, с сильным угловым отростком, направленным вниз. Зубы со сжатыми с боков зубчатыми коронками, тесно расположенные. В кресте четыре позвонка. Подвздошная кость направлена вверх и вперед, лобковые почти не выступают вперед от вертикальной плоскости. Бедренная кость с большим вертлугом. Фаланговая формула упрощенная: 2, 3, 3, 3, 2(1) на передней конечности и 2, 3, 3, 4, 3(0) на задней. Спина покрыта хорошо развитым панцирем. В пермь.

Anthodon Owen, 1876. Тип рода — *A. seratus* Owen, 1876; в пермь (зона Cistecephalus), Ю. Африка. Сравнительно небольшие парейазавры с очень широким черепом и сильно развитыми «щеками», полностью закрывающими снаружи заднюю часть нижней челюсти; задний край «щек» с небольшими выступами. Морда заостренная. Носовые отверстия иногда прикрыты сверху носовыми костями. В верхней челюсти 11—14 зубов. Зубы резко сжатые с боков и расширенные в передне-заднем направлении; коронки разделены на 9—15 зубчиков. Предкрестцовые позвонки сравнительно небольшие. Поперечные отростки низкие и тонкие. Зигапофизы расположены

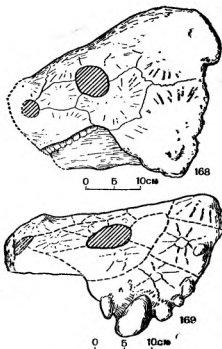


Рис. 168. *Anthodon gregoryi* Broom.
Череп сбоку. В. пермь Ю. Африки (Broom, 1935)

Рис. 169. *Pareiasuchus peringueyi* Broom et Haughton.

Череп сбоку. В. пермь Ю. Африки (Boonstra, 1933).

высоко, и их сочленовные поверхности короткие. Проксимальные кости кисти и стопы не сращены. Спина крестцовой области покрыта округлыми, зазубренными, срастающимися пластинками (рис. 168). Несколько видов. В пермь Ю. и В. Африки и Европейской части СССР.

Pareiasuchus Broom et Haughton, 1913. Тип рода — *P. peringueyi* Broom et Haughton 1913; в пермь (зона Cistecephalus), Ю. Африка. Среднего размера парейазавры с высоким черепом и широкой мордой. «Щеки» значительной величины, с хорошо развитыми выступами по заднему краю. Ширина межглазничного пространства почти равна ширине крыши черепа между таблитчатыми костями. Квадратные кости сильно наклонены вперед (55—60°) и лишь слегка отклоняются внутрь. Выступы таблитчатых костей слабо выражены. В верхней челюсти 14 зубов; коронки зубов имеют не менее девяти зубчиков. Позвонков пять шейных и 14 предкрестцовых. Остистые отростки высокие и не очень массивные. Сочленовная поверхность поперечных отростков

короткая. Вдоль спины проходят ряды кожных окостенений из округлых костных щитков с радиальной гребенчатой скульптурой. Панцирь особенно сильно развит в области крестца и плечевого пояса (рис. 169). Несколько видов. В. пермь Ю. Африки и Европейской части СССР.

Scutosaurus Hartmann-Weinberg, 1930 (= *Proelginia* Hartmann-Weinberg, 1937). Тип рода — *Pareiasaurus karpinskii* Amalitzkii, 1922; в. пермь (татарский ярус, IV зона), СССР (Архангельская обл.). Крупные парейзавры (около 3 м длиной) с коротким хвостом и массивными конечностями. Череп очень широкий и низкий, морда широкая. Кости черепа с грубой радиальной ямчатой скульптурой. На морде развиты грушевидные костные

выросты. Щеки сильно развиты и покрыты коническими шипами. Глазницы небольшие, удлиненные в передне-заднем направлении. Задний край крыши черепа вогнутый. Затылочный мыщелок слегка вогнутый; в его образовании участвуют боковые затылочные кости. Межптеригоидные ямы длинные. Нижняя челюсть с массивным угловым отростком. В каждой челюсти 15—16 зубов, из которых передние три — в предчелюстной кости. Коронки зубов разделены на 9—17 зубов. В шейной и предкрестцовой областях — интерцентры. Клейтрум отсутствует. Проксимальные кости стопы сращены. Спинной панцирь в виде крупных бляшек (рис. 170). Два вида. В. пермь (IV зона) Европейской части СССР.

Nanoparia Broom, 1936. Тип рода — *N. luehcnoffi* Broom, 1936; в. пермь (зона *Cistecephalus*), Ю. Африка. Мелкие парейзавры с очень широким черепом и тупой мордой. Кости черепа с глубокой ямчатой скульптурой; в

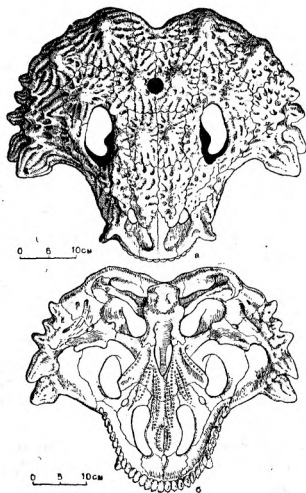


Рис. 170. *Scutosaurus karpinskii* Gartmann-Weinberg.

Череп: а — сверху, б — снизу. В. пермь СССР (Архангельская обл.) (Быстров, 1957)

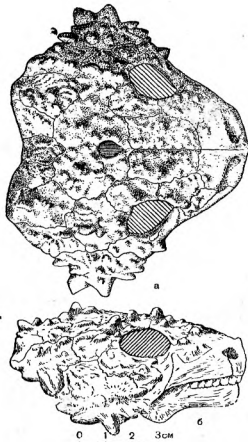


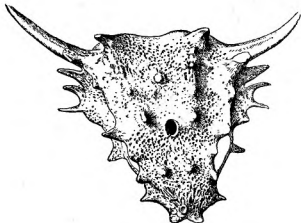
Рис. 171. *Nanoparia pricei* Broom et Robinson.

Череп: а — сверху, б — сбоку. В. пермь Ю. Африки (Broom, Robinson, 1948)

центре каждой кости, за исключением челюстных, — костный бугор. Глазницы маленькие. На заднем крае черепа развиты две пары дополнительных костей; расположенных по бокам таблитчатых. «Щеки» с округлыми или шиповидными выступами. В предчелюстной кости два зуба, в челюстной — до 11 зубов. Коронки зубов короткие, широкие, имеющие до 13 зубцов. Угловой отросток нижней челюсти небольшой. Спина покрыта тремя рядами костных пластинок: срединным, тесно связанным с остистыми отростками позвонков, и краевыми; дополнительные кости, расположенные на заднем крае черепа, происходят, по-видимому, из передних спинных панцирных пластинок (рис. 171). Два вида. В. пермь Ю. Африки.

Elginia Newton, 1893. Тип рода — *E. mirabilis* Newton, 1893; верхние горизонты в. перми, Шотландия. Череп небольшой, с довольно высокой, узкой мордой и сильно развитыми «щеками», покрытыми острыми коническими шипами. Таблитчатые кости образуют особенно длинные роговидные шипы, направленные назад и наружу. Поверхность черепных костей скульптурована и имеет ряды парных шишек. Между заднечелюстной и таблитчатыми костями развита пара дополнительных остоенений. В верхней челюсти 12 зубов с суженными основаниями и жатыми коронками. Коронки зубов с 8—11 симметричными зубчиками (рис. 172). Один вид.

Bradysaurus Watson, 1914 (= *Brachypareia* Houghton et Boonstra, 1929; = *Bradysaurus*



0 1 2 3 4 5 cm

Рис. 172. *Elginia mirabilis* Newton.
Череп сверху. В. пермь Шотландии (Newton, 1893)

Houghton et Boonstra, 1929; = *Koalemasaurus* Houghton et Boonstra, 1929; = *Platyoroph* Houghton et Boonstra, 1929; = *Embrithosaurus* Watson, 1914 (= *Dolichopareia* Houghton et Boonstra, 1929; = *Nochelesaurus* Houghton et Boonstra, 1929) — оба из низов в. перми (зона Tapinocephalus) Ю. Африки. *Pareiasaurus* Owen, 1876 (= *Propappus* Seeley 1888; = *Pariasaurus* Lydekker, 1890); в пермь (зона Endothiodon и Cistecephalus) Ю. Африки. *Pariasaurus* Meyer, 1859; в пермь З. Европы. *Shihtienfenia* Young, 1963; в пермь Китая.

Ромер (Romer, 1956) относит сюда и род *Sclerosaurus*.

ОТРЯД САПТОРНИНОМОРФА. КАПТОРИНОМОРФЫ

Как правило, насекомоядные или хищные котилозавры длиной не более 1—2 м. Череп удлинённый и низкий, ушной вырезки нет, однако чешуйчатая кость иногда соединена с крышей черепа лишь связкой. Квадратная кость вертикальная, прикрытая снаружи покровными костями. Челюстное сочленение расположено на уровне затылочного. Слезая кость достигает ноздри. Лобные кости обычно достигают глазниц. Теменное отверстие умеренной величины. Заднечелюстные и таблитчатые кости укорочены и часто развиты лишь на затылочной поверхности черепа, надвисочная может редуцироваться. Задний край крыши черепа часто вогнутый. Хоаны сближены и разделены длинным и узким сошником. Базиптеригиальное сочленение подвижное, базиптеригиальные отростки обычно направлены вперед; межптеригиальные ямы длинные, узкие,

и крыловидные кости никогда не прилегают вплотную к парасфеноиду, хотя обычно смыкаются перед сошником. Боковые «фланги» крыловидных костей хорошо развиты, наружная крыловидная кость мала или отсутствует. Парасфеноид не разрастается назад, прикрывая основание черепа. Затылочная поверхность часто наклонена в верхней части назад. Околозатылочные отростки идут наружу обычно соприкасаются с таблитчатой, чешуйчатой и квадратной костями. Сфензотомид в сечении Y-образный. Слуховая косточка массивная, прободенная, с дорсальным отростком и идет от овального окна к квадратной кости. Овальное окно расположено низко у основания черепа. Зубы конические, акротектодонные, часто многорядные. На крыловидных костях мелкие зубы, расположенные тремя рядами, расходящимися от области базипте-

ригидного сочленения. Предкрестцовых позвонков около 25, крестцовых — два, но задний часто бывает лишь рыхло связан с тазом. Ребра обычно со слегка подразделенными головкой и бугорком. Ключица и межключица нерасширенные. Всегда два коракоида. Подвздошная кость изогнута и направлена назад. Проксимальные косточки стопы несросшиеся. Имеются брьюшные ребра. Панциря нет. Ср. карбон — пермь. Четыре семейства.

СЕМЕЙСТВО LIMNOSCELIDAE WILLISTON, 1911

Крупные (до 1,5—2,0 м), по-видимому, амфибиотические капториниморфы. Череп удлинённый, с хорошо развитой надвисочной костью, широко соединяющейся с заглазничной, и с рыхлой связью чешуйчатой кости с надвисочной. Предглазничная часть черепа заметно удлинена. Предлобная кость соприкасается с заднелобной и лобная кость не входит в край глазницы. Затылок вертикальный, заднетеменная и таблитчатая кости развиты почти целиком на затылочной поверхности; таблитчатые кости перекрывают околозатылочный отро-

сток; задневисочное отверстие шелевидное. Вечный отросток нижней челюсти не выражен. Зубы однорядные. Рецпы увеличены. Ребра одноголовчатые. Коракоид один. Конечности массивные, с короткими и широкими автоподлиями. Концевые фаланги уплощенные. Н. пермь.

Limnoscelis Williston, 1911. Тип рода — *L. paludis* Williston, 1911; базальные горизонты н. перми (свита а60), США (Нью-Мексико). Череп треугольный, удлинённый в предглазничной области, несколько сжатый на уровне глазниц и укороченный и резко расширенный в заглазничной области. Крыша черепа уплощенная и гладкая. Предчелюстные кости массивные, несколько разрастающиеся над передним концом нижней челюсти. Носовые кости шире лобных. Нижняя челюсть высокая; симфиз образован зубной и пластинчатой костями. В предчелюстной кости три-четыре значительно удлинённых зуба; в челюстной кости более 15 зубов, уменьшающихся кзади. Предкрестцовых позвонков 26; ребра заднего «крестцового» позвонка только соприкасаются с подвздошной костью, не образуя настоящего сочленения. Плечевая кость с энтикондиллярным отверстием (рис. 173). Один вид.

Limnosceloides Romer, 1952; н. пермь США (Виргиния).

СЕМЕЙСТВО ROMERIIDAE PRICE, 1937

(= Protorothyridae Price, 1937)

Очень мелкие (до 0,5 м) капториниморфы с удлинённым черепом, более или менее редуцированной надвисочной костью, не соприкасающейся с заглазничной, и рыхлой связью чешуйчатой кости с теменной. Глазницы расположены в средней части черепа. Лобная кость обычно достигает края глазницы. Затылок обычно наклонен верхней частью назад. Заднетеменные и таблитчатые кости развиты целиком на затылочной поверхности черепа. Задний край крыши черепа с двойной вырезкой в области теменных костей. Зубы конечные, однорядные, острые; передние и средние верхнечелюстные зубы обычно удлинены. Н. пермь (ср. карбон?).

Romeria Price, 1937. Тип рода — *R. texana* Price, 1937; н. пермь (свита учича), США (Техас). Череп равномерно сужающийся кпереди, без пережима на уровне ноздрей. Предчелюстные кости слегка заггибаются вниз. Теменные кости образуют отростки, вклинивающиеся между надвисочными и чешуйчатыми костями. Зубы слегка сжатые с боков и изогнутые назад, заметно различающиеся по

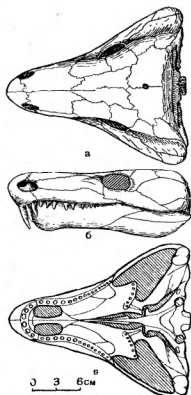


Рис. 173. *Limnoscelis paludis* Williston.

Череп а — сверху, б — сбоку, в — снизу.
Н. пермь США (Romer, 1946)

длине. В предчелюстной кости пять зубцов, из которых передний заметно удлинен; шестой челюстной зуб увеличен (рис. 174). Один вид.

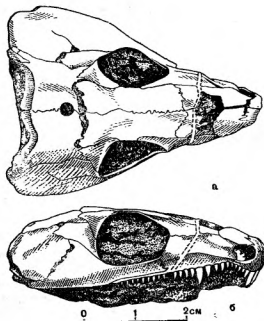


Рис. 174. *Romeria texana* Price.

Череп: а — сверху, б — сбоку. Н. пермь США (Price, 1937)

Melanothyris Romer, 1952; *Prothyris* Price, 1937 — оба из н. перми США.

Дж. Грегори (Gregory, 1952) включает в это семейство и р. *Cephalerpeton* Moodie, 1913 из ср. карбона США (Мэзон-Крик). Возможно, сюда же относится и род *Eosaurus* Williston, 1910 из ср. карбона США (Линтон), иногда называемый «древнейшим известным пресмыкающимся».

СЕМЕЙСТВО PARACAPTORNINIDAE HUENE, 1956

Средней величины капториноморфы с хорошо развитой надвисочной костью, прикасающейся с заглазничной, и с шовным соединением чешуйчатой кости с надвисочной. Череп удлиненный, с несколько укороченной предглазничной частью. Лобная кость достигает края глазницы. Затылочная поверхность черепа вертикальная, задний край крыши черепа прямой. Заднечелюстные кости развиты на крыше черепа. Задневисочное окно маленькое. Зубы однорядные. Передние и средние верхнечелюстные зубы увеличены. Н. пермь.

Paracaptorhinus Watson, 1954. Тип рода — *P. neglectus* Watson, 1954; н. пермь, США (Техас). Череп низкий, слегка вогнутый

позади глазниц. Нижняя челюсть с засочленовым отростком. Зубы крупные, конические, округлые в сечении. Самые крупные зубы

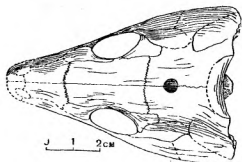


Рис. 175. *Paracaptorhinus neglectus* Watson.

Череп сверху. Н. пермь США (Watson, 1954)

расположены в передней части челюстной кости. В предчелюстной кости три (?) зуба, в челюстной 13—14 (рис. 175). Один вид.

СЕМЕЙСТВО CAPTORNINIDAE CASE, 1911

Средней величины (до 1 м) капториноморфы, с умеренно удлиненным черепом, рудиментарной надвисочной костью и шовным соединением чешуйчатой кости с теменной. Глазницы расположены в средней части черепа, лобные кости достигают их края. Затылок вертикальный, табличчатая кость утрачена, заднечелюстные хорошо развиты, но целиком ограничены затылочной поверхностью черепа. Задневисочное окно большое. Задний край крыши черепа почти прямой. Нижняя челюсть с венечным и засочленовым отростком. Зубы, как правило, многорядные, часто уплощенные. Передние и средние верхнечелюстные зубы обычно удлинены. Способны к автотомии хвоста. Два кораконда. Пермь.

Labidosaurus Cope, 1896. Тип рода — *L. hamatus* (Cope), 1896; н. пермь (свита арройо). США (Техас). Длина до 0,7 м. Череп довольно низкий и очень широкий в заглазничной области. Задний край крыши черепа слегка вогнутый. Кости черепа с ямчатой скульптурой. Глазницы небольшие, направленные вверх и в стороны. Предчелюстные кости сильно нависают над передним краем нижней челюсти. Челюстные зубы однорядные. 25 предкрестцовых, для крестцовых и 25 хвостовых позвонков (рис. 176). Два вида. Н. пермь США.

Captorhinus Cope, 1895 (= *Hypopnous* Cope, 1895; = *Pariotichus* Cope, 1895, part.; = *Ectocynodon* Cope, 1878). Тип рода — *Ecto-*

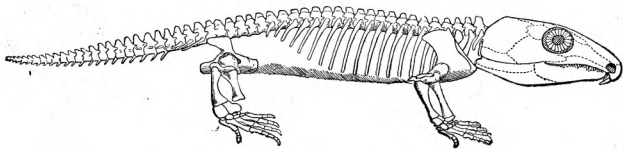


Рис. 176. *Labidosaurus hamatus* Cope.
Реконструкция (Х^{1/2}). Н. пермь США (Williston, 1925)

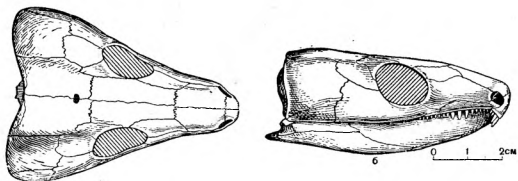


Рис. 177. *Captorhinus angusticeps* Cope.
Череп: а — сверху, б — сбоку. Н. пермь США (Romer, 1956)

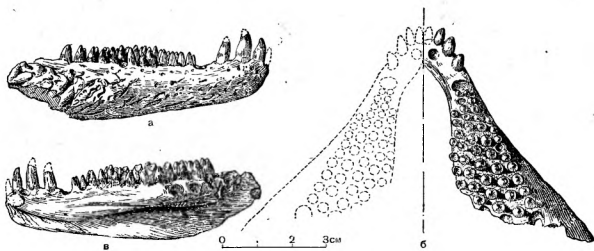


Рис. 178. *Gecatogomphius kavejevi* Vjushkov et Tchudinov.
Нижняя челюсть: а — снаружи, б — сверху, в — с внутренней стороны. В. пермь СССР (Кировская обл.)
(Вьюшков, Чудinov, 1956)

cynodon aguti Cope, 1882; н. пермь (свита арройо), США (Техас). Череп удлинненный, треугольный со слабо вогнутым затылочным краем. Надвисочная кость рудиментарная. Морда слегка загнута вниз. На челюстных костях от двух до четырех рядов неправильно расположенных, притупленных конических зубов. Один из передних зубов челюстной кости превращен в клык (рис. 177). Один вид.

Gecatogomphus Vjuschkov et Tchudinov, 1956. Тип рода — *G. kaezevi* Vjuschkov et Tchudinov, 1956; в. пермь (II зона), СССР (Кировская обл.). Средней величины капторинид. Череп длиной 10—15 см, сильно расширенный кзади. Нижняя челюсть массивная, с грубой бугорчато-ямчатой скульптурой. Зубная кость с широкой горизонтальной площадкой на внутренней стороне, несущей более 40 зубов, расположенных пятью рядами. В области симфиза и переднего конца челюсти — шесть несколько увеличенных и отогнутых вперед и наружу зубов. Прикрепление зу-

бов текоакродонтное. Ветви нижней челюсти образуют в симфизе угол около 80° (рис. 178). Один вид.

Labidosaurikos Stovall, 1950; *Captorhinoides* Olson, 1951; *Captorhinikos* Olson, 1954; *Pleuristion* Case, 1902 — все из н. перми США. *Rothia* Olson et Beerbower, 1954; *Kahnneria* Olson, 1962 — оба из в. перми США (свита сан — анджело). Ромер (Romer, 1956) условно относит к сем. Captorhinidae также роды: *Chamasaurus* Williston, 1915; *Puercosaurus* Williston, 1916 — оба из н. перми США; *Sphenosaurus* Meyer (= *Palaeosaurus* Fitzinger, 1843); н. пермь З. Европы.

CAPTORHINOMORPHA INCERTAE SEDIS

Fritschia Dawson, 1882; *Hylonomus* Dawson, 1860; *Leiocephalicon* Steen, 1934 — все из ср. карбона Канады. *Petrobates* Credner, 1890; н. пермь З. Европы.

Иногда эти роды относят к микрозаврам.

ПОДКЛАСС SYNAPSIDA. ЗВЕРОПОДОБНЫЕ ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ (THEROMORPHA)

История изучения

Ископаемые остатки зверообразных впервые были открыты в России при разработках пермских медистых песчаников З. Приуралья еще в конце XVIII — в начале XIX столетия (Квален, Мейер, Куторга, Твелвтриз, Фишер, Эйхвальд и др.). После 1838 г. открыты в большом количестве в южноафриканской серии карру; первые описания южноафриканских зверообразных даны Оуэном, Сили и др.

Группа была выделена под названием Theromorpha Копом (Cope, 1878), отметившим сходство этих пресмыкающихся с млекопитающими и установившим наличие примитивных зверообразных — пеликозавров — в верхнекаменноугольных и нижнепермских «красных слоях» Техаса. В современном объеме подкласс был установлен Осборном (Osborn, 1903).

Позднее остатки зверообразных обнаружены в пермских и триасовых отложениях ряда стран: Шотландии, Чехословакии, Китая, В. Африки, Ю. Америки и др. Разнообразные терапсиды из пермских и триасовых отложений Европейской части СССР описывались В. П. Амалинским, П. П. Сушкиным, И. А. Ефремовым, Ю. А. Орловым и Б. П. Вьюшковым.

В последние годы была открыта богатая Очерская фауна ранних терапсид (П. К. Чудинов). Брум, Бунстра, Уотсон, Паррингтон, Кромптон, Хоутон, Бринк, Турен и другие авторы разработали принципы классификации большинства подотрядов зверообразных и описали значительное число родов и видов этих пресмыкающихся из южноафриканской серии карру. Работы американских палеонтологов Виллистона, Кэйза, Ромера, Прайса, Олсона и др. ревизовали многочисленные материалы по древнейшим синапсидам — пеликозаврам и пр. Наконец, следует отметить исследования Кюне по трилодонтам — группе зверообразных, во многом приближающейся к млекопитающим.

Общее число описанных видов зверообразных близко к 1000.

Общая характеристика и морфология

Зверообразные — очень разнообразный по типам адаптаций подкласс. Взятые в целом, представляют его показывают громадный морфо-физиологический прогресс, заполняя огромный промежуток между примитивными котилизаврами, с одной стороны, и первыми

млекопитающими, — с другой. Естественно, что общих для всех зверообразных черт строения не так много. Важнейшая из них: одна нижняя височная яма, ограниченная снизу скуловой и чешуйчатой костями, а сверху — у примитивных представителей — заглазничной и скуловой костями, у прогрессивных — заглазничной и теменной костями. Только у ядовитого тероцефала — *Euchambesia* нижняя скуловая дуга редуцирована и височная яма открыта снизу.

Череп никогда не бывает сильно уплощенным; морда обычно округлая. Ноздри терминальные, глазницы обращены наружу, и лобные кости достигают их края; теменное отверстие почти всегда хорошо развито. Septomaxillae в большинстве случаев выходит на поверхность черепа позади ноздри. Надвисочная кость обычно редуцирована или утрачена; прогрессивные формы утрачивают и заднелобную кость, а квадратноскуловая у них сильно редуцируется. Ушной вырезки нет. Затылок широкий; заднетеменная и таблитчатые кости значительно разрастаются по его поверхности. Верхняя затылочная кость широкая и достигает таблитчатых; задневисочные отверстия маленькие. Заднеушная кость обычно не сростается с боковой затылочной; околозатылочные отростки массивные и в большинстве случаев несколько загнута на конце вниз. Затылочный мыщелок у высших зверообразных становится парным. Небо вогнутое, у архавичных форм по типу близкое к небу капторинорморф, с хорошо развитыми межтеригонидными отростками на базисфеноиде. У терапсид межтеригонидные ямы уменьшаются, а иногда совсем утрачиваются (горгонописы) и крыловидные кости широко соприкасаются по средней линии. У многих терапсид образуются зачаточное вторичное небо, у цинодонтов оно развито очень хорошо и образуют смыкающимися по средней линии отростками челюстных и небных костей. Крыловидные кости обычно с хорошо развитыми боковыми отростками и «флангами». Наружная крыловидная кость сохраняется. Верхняя крыловидная кость хорошо развита, и у прогрессивных териодонтов она значительно расширена. Сфензтомид обычно развит сравнительно хорошо. Овальное окно слуховой капсулы расположено низко у основания черепа. Слуховая косточка прободенная, как правило, массивная и идет от овального окна к квадратной кости; барабанной перепонки обычно, по-видимому, не было.

Нижняя челюсть образована всеми обычными для пресмыкающихся костями, но у высших териодонтов зубная кость резко разрастается и образует мощный вечный отросток,

а задние кости нижней челюсти редуцируются; у иктидозавров зубная кость может образовывать дополнительное челюстное сочленение с чешуйчатой. Зубы протекодонтные у наиболее примитивных представителей (некоторые пеликозавры), текодонные — у более высокоорганизованных. У дицинодонтов зубы замещаются роговым клювообразным чехлом. У громадного большинства зверообразных зубы в различной степени дифференцированные, в частности, хорошо выражены клыки, но у многих растительноядных форм (эдафозавры, дромазавры и др.) зубы однородные. Любопытно отметить, что у некоторых дейноцефалов функцию измельчения пищи принимают не щечные зубы, а резцы, или вернее, предклыковые зубы. У большинства зверообразных отмечается многократная и нерегулярная смена зубов на протяжении всей жизни (полиодонтия), но у высших териодонтов намечается переход к двукратной смене (дифидонтия). У пеликозавров и низших терапсид имеются зубы на небе, иногда очень сильно развитые (эдафозавры).

Предкрестцовые позвонки обычно 26—27, из них шесть-семь шейных. Обычно обособляется и поясничный отдел с укороченными и прирастающими к позвонкам ребрами; поясничный отдел особенно хорошо выражен у высших териодонтов и свидетельствует о развитии у этих форм мышечной диафрагмы. В крестце от двух-трех до восьми позвонков. Хвост длинный.

Позвонки амфицельные, у примитивных представителей — прободенные, а у некоторых высших зверообразных — почти платицельные. У пеликозавров между позвонками обычно сохраняются свободные интерцентры. Зигапофизы наклонены вниз; остистые отростки расширенные в передне-заднем направлении и высокие, а у некоторых пеликозавров они резко разрастаются и выступают над спиной, образуя так называемый «парус». Ребра двухголовчатые, но на задних туловищных позвонках обе головки сливаются.

В плечевом поясе два кораконда, у примитивных зверообразных сохраняется и клитрум. Подвздошная кость обычно расширенная, ventральной частью тазового пояса пластинчатая, но у высших зверообразных развивается тироидное отверстие. Конечности обычно массивные, но удлиненные. Плечевая кость с энтепикондиллярным, а иногда и с эктепикондиллярным отверстиями, локтевая кость с олекраноном. Фаланговая формула у пеликозавров и большинства териодонтов типа 2, 3, 4, 5, 3, но у анодонтов и высших териодонтов число фаланг становится таким же, как у

млекопитающих: 2, 3, 3, 3, 3. Брюшные ребра, имеются, но ланцирь никогда не развивается. Глазницы обычно с умеренно развитым кольцом склеротикальных косточек.

Зверообразные известны с верхнего карбона до средней юры (триитонодонты). Разделяются на два отряда: *Pelycosauria* и *Therapsida*.

Физиология зверообразных почти не известна. Неясно, например, значение у них темного глаза, отверстие для которого иногда достигало огромных размеров, или значение спинного «паруса» многих пеликозавров. Есть основания полагать, что уже в конце перми у териодонтов наметился переход к теплокровности, и прогрессивные триасовые териодонты обладали, по-видимому, такими характеристиками для млекопитающих особенностями, как мышечная диафрагма, четырехкамерное сердце, волосной покров и т. п.

Принципы систематики

В основу разделения подкласса на отряды принимается, как правило, строение черепа, нижней челюсти и зубной системы. В настоящей работе принято обычное разделение подкласса на два отряда, границы между которыми выражены нечетко из-за наличия ряда переходных форм.

Историческое развитие

Предками зверообразных были, по-видимому, примитивные каменноугольные котилозавры, близкие к капториноморфам. В верхнем карбоне и нижней перми С. Америки и З. Европы широко распространены примитивные зверообразные — пеликозавры, показывающие уже значительное разнообразие адаптационных типов.

Отдельные пеликозавры, как, например, казеиды, доживают до поздней перми. С начала поздней перми их замещают терапсиды, предками которых, по-видимому, были хищные сфенакодонтные пеликозавры. Главные пермские фауны терапсид известны из Ю. Африки, и эволюция терапсид, возможно, стимулировалась ухудшением климатических условий, в частности, похолоданием. Последнее, по-видимому, сыграло важную роль в эволюции териодонтов, обусловив развитие их в сторону приобретения зачатков теплокровности.

Начало позднепермской эпохи ознаменовано кратковременным процветанием и последующим быстрым вымиранием наиболее примитивных терапсид — дейноцефалов. Дейноцефалов сменили высшие терапсиды — аномодонты и териодонты. В конце перми — начале триаса среди последних преобладание

получают высшие териодонты — цинодонты и бауриаморфы — формы со вторичным костным небом, сложными коронками щечных зубов и зачаточной теплокровностью, быстро занимавшие место своих менее удачливых предшественников. Появление высших териодонтов сыграло важную роль в эволюции наземных позвоночных на границе палеозоя и мезозоя.

Численность зверообразных в триасе резко сокращается. Они были отнесены на задний план лепидозаврами и архозаврами. Однако уже к концу раннетриасовой эпохи зверообразные проникли в С. и Ю. Америку, приобретя таким образом почти всеветное распространение. Среди цинодонтов многие достигают очень значительной величины. Однако видовое разнообразие группы резко уменьшается, и к концу триаса цинодонты полностью вымирают. Териодонты остаются относительно процветающей группой на протяжении всего триаса, сокращаясь все же постепенно в численности. Позднетриасовые териодонты настолько сходны с млекопитающими, что различение этих групп почти невозможно. Последние представители териодонтов известны из средней юры.

Экология и тафономия

Размеры зверообразных варьируют от величин мыши до величин носорога. В основном это наземное животное, но многие формы (офиакодонты, некоторые дейноцефалы, листрозавры) были обитателями пресноводных бассейнов, болот и лагун.

Большинство зверообразных — хищники; особенно интересна весть крупных горгонопсий (рубиллжи, иностранцевини) — древнейших саблезубых хищников. Однако часть пеликозавров (элафоавры), а позднее и терапсид (часть дейноцефалов и аномодонты) перешли к растительноядности. Некоторые представители отдельных подотрядов обнаруживают черты приспособления к моллюскоядному (пеликозавры — казея), плодоядному (горгонопсия *Lemurosaurus*), насекомоядному и грызуноподобному образу жизни. Известна форма с «ядовитыми» зубами (тероцефал *Euchambersia*). Некоторые цинодонты (*Kisticephalus*), судя по строению их конечностей, были роющими. Остатки зверообразных часты в пестроцветных лагуннодельтовых фациях и в фациях аллювиальных равнин: «красные слои» Техаса, медистые песчаники и татарские отложения Европейской части СССР, серия карру Ю. Африки и пр. Значительно реже зверообразные встречаются в угленосных фациях.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ СИНАПСИД

Систематические группы	Карбон			Пермь		Триас			Юра		
	ниж- ний	сред- ний	верх- ний	нижняя	верхняя	ниж- ний	сред- ний	верх- ний	ниж- няя	сред- няя	верх- няя
PELYCOSAURIA											
OPHIACODONTIA											
Ophiacodontidae											
Eothyrididae											
SPHENACODONTIA											
Varanopidae					?						
Sphenacodontidae						?					
Tappenosauridae											
EDAPHOSAURIA											
Nitosauridae											
Lupeosauridae											
Edaphosauridae											
Casidae											
Phreatosuchidae											
THERAPSIDA											
DEINOCEPHALIA											
Titanochoidea											
Eotitanosuchidae											
Brithopodidae											
Estemmenosuchidae											
Anteosauridae											
Titanochoidea											
Tapinocephaloidea											
Deiterosauridae											
Tapinocephalidae											
Moschopidae											
Moschosauridae											
Mormosauridae											
THERIODONTIA											
Gorgonopsidae											
Phthinosuchidae											
Ictidorhinidae											
Rubidgeidae											
Gorgonopsidae											
Inostranceviidae											
Burnetidae											
Galesauroidae											
Procynosuchidae											
Galesauridae											
Cynognathidae								?			
Gomphognathidae											
Tritylodontoidea											
Trithelodontidae											
Tritylodontidae											
Scylacosauroidae											
Pristerognathidae					?						

Систематические группы	Карбон			Пермь		Триас			Юра		
	ниж- ний	сред- ний	верх- ний	нижняя	верхняя	ниж- ний	сред- ний	верх- ний	ниж- няя	сред- няя	верх- няя
Scylacosauridae					?	?					
Alopecodontidae					?						
Annidae											
Lycosuchidae											
Whaitsiidae											
Euchambersidae											
Ictidosuchoidea											
Lycideopsidae											
Ictidosuchidae											
Nanictidopsidae											
Silpholestidae											
Scaloposauridae											
Silphedestidae						?					
Erciolacertidae											
Bauriidae											
Rubidginidae											
Diarthrognathoidea											
Diarthrognathidae											
Haramiyidae											
ANOMODONTIA											
Venjukovioidae											
Venjukoviidae											
Galeopsoidae											
Galeopsidae											
Dicynodontoidae											
Endothiodontidae											
Kistecephalidae											
Dicynodontidae											
Lystrosauridae						?					
Kannemeyeriidae											
Anomodontia incertae sedis											
Dimacrodontidae											

Биологическое и геологическое значение

Зверообразные были предшественниками и предками млекопитающих. Они до некоторой степени предварили на более низком эволюционном уровне многие основные адаптационные типы, свойственные млекопитающим. Отдельные ветви зверообразных, в первую очередь териодонты, показывают высокие тем-

пы прогрессивной эволюции и могут служить интересным объектом для рассмотрения некоторых общих проблем эволюции. Широкое распространение остатков зверообразных в континентальных толщах перми и триаса позволяет считать их достаточно важными для стратиграфии, особенно на территории С. Америки, Ю. и В. Африки, Европейской части СССР и Центр. Азии.

ОТРЯД PELYCOSAURIA. ПЕЛИКОЗАВРЫ

Примитивные синапсиды, во многом еще близкие к капториноморфным котилозаврам. Череп обычно высокий и узкий, с маленькой височной ямой, ограниченной сверху заглазничной и чешуйчатой костями. Ноздри широко расставлены, слезные кости удлиненные и зачастую достигают их края, septomaxillare маленькая. Теменные кости широкие, теменное отверстие большое. Обычно сохраняется маленькая надвисочная кость. Заднетеменная и таблитчатые кости обычно выходят на дорсальную поверхность черепа, но развиты главным образом на его затылочной поверхности. Затылок широкий и высокий, обычно наклоненный в верхней части вперед. Затылочный мыщелок непарный и образован главным образом основной затылочной костью. Теменные кости не дают нисходящих отростков и отделены от переднеушной кости неокостеневающим пространством. Вторичного неба нет. Сошник парный. Базиптеригионные отростки хорошо развиты, базиптеригионное сочленение подвижное, межбазиптеригионные ямы длинные и узкие. Боковые отростки крыловидных костей обычно хорошо развиты, и крыловидные кости соприкасаются со скуловыми. Квадратная ветвь крыловидной кости очень высокая и ограничивает спереди полость среднего уха. Верхняя крыловидная кость нерасширенная. Квадратная кость неподвижная. Слуховая косточка массивная, с дорсальным отростком, идущим к околушному отростку. Челюстное сочленение расположено позади затылочного. Задние кости нижней челюсти не редуцированы, иногда имеются две венежные кости. Угловая кость иногда с вырезкой. Челюстные зубы конические, загнутые назад, верхнечелюстные клыки обычно более или менее дифференцированы, нижнечелюстные отсутствуют. У примитивных форм небные зубы хорошо развиты и могут покрывать также парасфеноид.

Тела позвонков глубоко амфицелные, прободенные хордой. Интерцентры хорошо развиты. Обычно имеется 27 предкрестцовых, два-три крестцовых и около 60 хвостовых позвонков. Проатлас имеется. У многих пеликозавров остистые отростки туловищных позвонков резко удлинены и образуют «спинной парус». Ребра обычно двухголовчатые.

В плечевом поясе сохраняются клейтрум; лопатка широкая, без акромияльного отростка. Суставная ямка плечевого сустава винтообразно изогнута. Над суставной ямкой имеется утолщение, обычно прободенное отверстием. Задний коракоид невелик. Ключицы вент-

рально несколько расширены; межключица с задним отростком. Подвздошная кость направлена вверх и назад и обычно не разрастается вперед от вертлужной впадины. Вентральный отдел тазового пояса пластинчатый, тирондного отверстия нет. Конечности несколько удлиненные, задние обычно длиннее передних. Проксимальные отделы конечностей располагаются в горизонтальной плоскости. Плечевая кость с резко расширенными концами и винтообразной проксимальной сочленовой головкой. Головки плечевой кости расположены под значительным углом друг к другу. Энтепикондиллярное отверстие хорошо выражено, но эктепикондиллярное обычно отсутствует. Проксимальная головка бедренной кости не смещена внутрь от длинной оси последней. Тело бедренной кости несет обычно хорошо выраженный четвертый трохантер. В кисти и стопе сохраняются по две центральных косточки. Фаланговая формула, за редкими исключениями (Caseidae) нормальная: 2,3,4,5,3 (4). Брюшные ребра обычно имеются. Панциря нет. В. карбон — пермь. Сомнительные остатки известны из н. триаса З. Европы. Три подотряда.

Большинство пеликозавров — хищники, однако эдафозавры были растительноядными и, быть может, моллюскоядными. Известны насекомоядные формы. Многие пеликозавры были водными и полуводными, а некоторые, возможно, роющими животными. У одного рода отмечается наличие «рогов». Пеликозавры были предками высших синапсид. Остатки пеликозавров особенно обильны в США (Техас, Оклахома, Нью-Мехико) и в З. Европе (Чехословакия, Франция, Германия). В СССР обломочные остатки встречаются в нижнепермских отложениях Приуралья и Казахстана, а скелеты хорошей сохранности — в верхнепермских отложениях Архангельской обл.

ПОДОТРЯД ORNIACODONTIA. ОФИАКОДОНТЫ

Архаичные пеликозавры, хищные и рыбоядные. Череп низкий, обычно с умеренно удлиненной и узкой мордой. Лобные кости не достигают глазниц. Слезные кости протягиваются до ноздрей. Затылок глубоко вогнут и сильно наклонен вперед. Верхняя затылочная кость широкая; околозатылочные отростки короткие, направленные наружу. Овальные окна слуховой капсулы широко расставлены и расположены на уровне базисфеноидных бугров. Базиптеригионные отростки длинные,

боковые отростки крыловидных костей сравнительно тонкие. Челюстное сочленение расположено на уровне зубного ряда; нижний край черепа прямой. Сочленовная площадка квадратной кости плоская, расширенная поперечно. Нижняя челюсть тонкая и низкая, со слабо выраженным венечным отростком. Клыки слабо выражены, но всегда развиты, впереди них на челюстной кости обычно развиты мелкие зубы. Небные зубы слабо развиты, но иногда присутствуют и на парасфеноиде. Тела позвонков короткие, округлые в сечении, прободенные хордой выше середины позвонка. Интерцентры большие. Невральные дуги широкие и массивные. Крестец из двух позвонков. Поперечные отростки короткие. Ребра с почти неразделенными головками, практически одностолбчатые. Шейные ребра расширенные. Ключицы дистально не расширены и тело межключицы укорочено. Лопатки короткие и широкие. Подвздошная кость длинная, но низкая. Конечности короткие с расширенными автоподиями. Медиальная центральная косточка стопы хорошо развита. Брюшные ребра хорошо выражены. В. карбон — н. пермь Два семейства.

СЕМЕЙСТВО ORNITHOCODONTIDAE WATSON, 1917

(= Poliosauridae Case, 1907)

Примитивные рыбоядные мелкозавры, тесно связанные с водоемами. Череп большой, сравнительно узкий, с умеренно или сильно удлинённой мордой. На парасфеноиде иногда сохраняются зубы. В верхней челюсти от 40 до 55 зубов; клыки увеличены слабо; на челюстной кости перед клыками пять-шесть зубов. Слуховая косточка массивная. Позвонки укороченные. Тело атланта не достигает вентральной поверхности позвоночного столба. Адукторный гребень и четвертый вертлуг бедренной кости слабо развиты. В. карбон — н. пермь.

Varanosaurus Broili, 1904 (= *Poecilospondylus* Case, 1910). Тип рода — *V. acutirostris* Broili, 1904; н. пермь (свита арройо), США

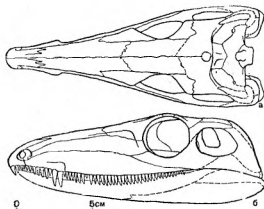


Рис. 179. *Varanosaurus acutirostris* Broili.

Череп: а — сверху, б — сбоку. Н. пермь США (Romer, Price, 1940)

(Техас). Небольшие, довольно редкие офиакодонты со значительно вздутыми наружными стенками верхнечелюстных костей у оснований клыков. Зубов на парасфеноиде нет. Суставные площадки зигапофизов ориентированы почти горизонтально; невральные дуги массивные (рис. 179). Два вида. Н. пермь (свиты уичита и клар-форк) США.

Ophiacodon Marsh, 1878 (= *Theropleura* Cope, 1878; = *Diopeus* Cope, 1892; = *Poliosaurus* Case, 1907; = *Arribasaurus* Williston, 1914; = *Diapaeus* Williston, 1916; *Winfieldia* Romer, 1925; = *Therosaurus* Huene, 1925). Тип рода — *Ophiacodon mirus* Marsh, 1878; н. пермь (свита або), США (Нью-Мексико). Средние и крупной величины офиакодонты с большим, длинным и высоким черепом. Наружные стенки клыков альвеол не расширены. Позвонки построены более легко, чем у мелких представителей семейства. Адукторный гребень бедренной кости иногда редуцирован. Котетовые фаланги уплощены (рис. 180). Шесть-семь видов. В. карбон и н. пермь США.

Clepsidrops Cope, 1875 (= *Archaeobelus* Cope, 1877); *Basikranodon* Vaughn, 1958 — оба из н. перми США.

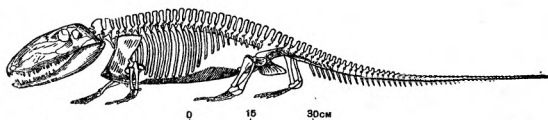


Рис. 180. *Ophiacodon mirus* Marsh.

конструкция. Н. пермь США (Romer, Price, 1940)

Офиакодонты с сильными клыками и удлиненным позвоночным столбом. Предклыковые зубы челюстной кости редуцированы. Возможно, предки сфенакодонтов. В. карбон — н. пермь.

Eothyris Romer, 1937. Тип рода — *E. parkei* Romer, 1937; н. пермь (верхи серии уичита), США (Техас). Очень маленький офиакодонт (длина черепа 65 мм) с крайне укороченной мордой; предклыковые зубы на че-

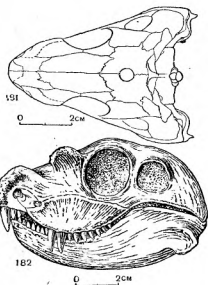


Рис. 181. *Eothyris parkei* Romer.

Череп сверху. Н. пермь США (Romer, Price, 1940)

Рис. 182. *Tetraceratops insignis* Matthew.

Череп сбоку. Н. пермь США (Romer, Price, 1940)

люстной кости исчезли; клыки очень сильные (рис. 181). Один вид.

Tetraceratops Matthew, 1908. Тип рода — *T. insignis* Matthew, 1908; н. пермь (свита клирфорк), США (Техас). Маленький пеликозавр (длина черепа 9,5 см) с двумя парами роговидных костных выростов на морде; сходный вырост развит на угловой кости нижней челюсти. Зубная формула верхней челюсти: I 4—5, C — 21, P c — 8; кроме того, перед клыками на челюстной кости расположен маленький зуб. Первый резец очень велик. Большая предклыковая диастема (рис. 182). Один вид.

Stereorachis Gaudry, 1883; в. карбон 3. Европы. *Baldwinopsis* Romer, 1940; *Colombomyer* Vaughn, 1958; *Stereophallodon* Romer, 1937 — все из н. перми США.

ПОДОТРЯД SPHENACODONTIA. СФЕНАКОДОНТЫ

Активные хищники, длиной обычно от 1 до 3 м. Морда умеренно или сильно удлиненная. Череп на уровне глаз сужен, а сзади расширен. Верхняя затылочная кость с боковыми отростками, проходящими над задневисочными окнами. Затылочная поверхность вогнутая. Околзатылочные отростки удлинены и отогнуты вниз и назад. Нижний край верхней челюсти изогнутый. Челюстное сочленение обычно опущено ниже уровня зубного ряда. Небо глубоко вогнутое. Боковые отростки крыловидных костей массивные. Нижняя челюсть с хорошо развитым сочленовым отростком. Зубы острые; клыки хорошо развиты, так что хоаны на уровне сужены. Небные зубы никогда не покрывают парасфеноида. Передние позвонки сжаты с боков и несут вентральные кили. Интерцентры умеренно развиты. Непральные дуги с вырезками над поперечными отростками; последние удлинены и несколько смещены назад по сравнению с офиакодонтами. Тело атланта достигает уровня вентральной поверхности позвоночника. В крестце два — три позвонка. Туловищные ребра двухголовчатые. Поясничные ребра укорочены. Вентральные отделы ключиц и тело межключицы расширенные. Подвздошная кость удлиненная, направленная назад и не суженная заметно над вертлужной впадиной. Конечности удлиненные. Аддукторный гребень и четвертый вертлуг бедренной кости слабо выражены. Кисть и стопа удлиненные. Брюшные ребра слабые. В. карбон — пермь (? н. триас). Три семейства.

СЕМЕЙСТВО VARANOPSIDAE ROMER, 1937

Примитивные сфенакодонты, близкие по некоторым признакам к офиакодонтам. Череп низкий; морда слабо удлиненная; челюстное сочленение расположено на уровне зубного ряда. Глазницы обращены вверх и наружу. Верхний край глазниц вогнутый. Слезные кости достигают ноздрей. Фланги крыловидных костей не очень массивные. Угловая кость без вырезки. Зубной ряд почти прямой; зубы многочисленные, округлые в сечении; клыки слабо выражены. Позвонки укорочены, слабо сжаты, с умеренно развитыми вентральными килиями. Поперечные отростки короче, чем у *Sphenacodontidae*; суставные площадки зигапофизов почти горизонтальные; непральные дуги короткие; два крестцовых позвонка. Конечности сравнительно короткие, задние заметно длиннее передних. Пермь. Положение в системе верхнепермских форм сомнительно.

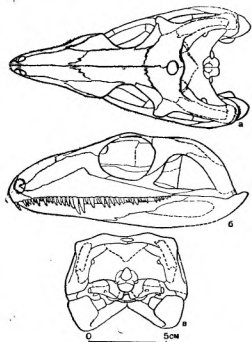


Рис. 183. *Varanops brevirostris* Williston.
Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу. Н. пермь
США (Romer, Price, 1940)

Varanops Williston, 1914 (= *Varanosaurus* Williston, 1914). Тип рода — *Varanosaurus brevirostris* Williston, 1911; н. пермь (свита арройо), США (Техас). Небольшое животное — длиной около 1 м. Задний край челюстной кости заходит за уровень переднего края височной ямы и на всем протяжении несет зубы. Заднелобная кость маленькая (рис. 183). Один вид.

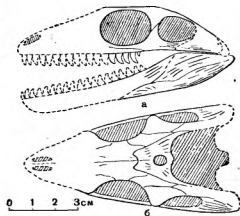


Рис. 184. *Elliotsmithia longiceps* Broom.
Череп: а — сбоку, б — снизу. Низы в. перми
Ю. Африки (Romer, Price, 1940)

Elliotsmithia Broom, 1937. Тип рода — *E. longiceps* Broom, 1937; низы в. перми (зона Tapinocephalus), Ю. Африка. Небольшой пеликозавр, очень близкий по строению и пропорциям черепа к *Varanosaurus*. Височные ямы меньше глазниц. Лобные кости достигают края глазниц. Квадратноскуловая кость велика. Заднелобная кость тянется далеко назад и соприкасается с чешуйчатой. Теменное отверстие большое. Челюстное сочленение расположено очень далеко позади затылочного. Затылочная поверхность очень глубоко вогнута. Надугловая кость велика. Зубы несколько сжатые с боков (рис. 184). Один вид.

Homodontosaurus Broom, 1949. Тип рода — *H. kitchingi* Broom, 1949; в. пермь (низы зоны Cistecephalus), Ю. Африка. Очень мелкое животное (длина черепа 5,5 см). Височные ямы почти вдвое меньше глазниц; морда

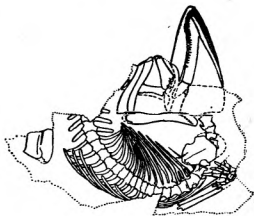


Рис. 185. *Homodontosaurus kitchingi* Broom.
Скелет (×1/2). В. пермь Ю. Африки (Broom, 1949)

удлинен. Лобные кости достигают глазниц. Ширина межвисочной области больше межглазничной. Квадратноскуловая кость большая. Зубная система почти изодонтная, имеется 25 зубов. В позвоночнике хорошо выражен поясничный отдел — (рис. 185). Один вид.

Galesphyrus Broom, 1914 (? = *Anningia* Broom, 1927). Тип рода — *Galesphyrus capensis* Broom, 1914; низы в. перми (?), Ю. Африка. Мелкие животные. Череп небольшой, с укороченным рылом и большими глазницами, в полтора раза превосходящими размеры височных ям. Межвисочная область расширена. Квадратная и квадратноскуловая кости велики; челюстной состав расположен на уровне зубного края. Теменное отверстие очень велико, расположено близко к затылочному краю, возможно, окружено особой предтеменной

костью. Заднотемная и таблитчатая кости несколько выступают на дорсальную поверхность черепа. Угловая кость нижней челюсти без вырезки. Посткраниальный скелет плохо известен; по-видимому, 27 предкрестцовых и два крестцовых позвонка. Хвост длинный и тонкий. Конечности короткие, задние — в полтора раза длиннее передних. Кисть и стопа расширенные, может быть, в связи с приспособлением к плаванию (рис. 186). Один — два вида. Низы в. перми (зона *Tarinoscerphus*) Ю. Африки.

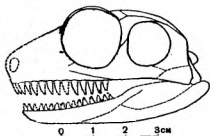


Рис. 186. *Galesphyrus (Anningia) megalops* Broom.
Череп сбоку. В. пермь Ю. Африки (Romer,
Price, 1940)

Aerosaurus Romer, 1937; *Scoliomus* Williston et Case, 1915 — оба из н. перми С. Америки.

СЕМЕЙСТВО SPHENACODONTIDAE WATSON, 1917

Крупные прогрессивные хищные пеликозавры. Череп высокий, удлинённый и расширенный в задней области. Морда широкая. Край верхней челюсти сильно изогнут и челюстной сустав опущен ниже уровня зубного ряда. Слезная кость обычно укорочена и не достигает ноздри. Затылочная поверхность высокая и широкая, околозатылочные отростки удлинённые и достигают чешуйчатой кости. Базитеригонидные отростки короткие. Фланги крыловидных костей массивные. Поверхность квадратного мыщелка изогнутая. Нижняя челюсть высокая, симфиз массивный. Угловая

кость с большой вырезкой. Обычно 14—18 верхнечелюстных и 20—25 нижнечелюстных зубов. Туловищные позвонки умеренно или сильно удлинённые. Передние позвонки сжаты с боков и несут сильный вентральный киль. Поперечные отростки сильно удлинённые. Сочленовные площадки зигалофизов ко-со поставлены. Остистые отростки удлинённые, иногда образующие «спинной парус». Три крестцовых позвонка. Конечности удлинённые; передние и задние примерно равной длины. В. карбон — н. пермь. Сомнительные остатки известны из н. триаса З. Европы. Три подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО HAPTODONTINAE ROMER ET PRICE, 1940

Череп высокий, умеренно удлинённый. Слезная кость достигает ноздри. Клыки слабо развиты. Остистые отростки короткие, не образующие спинного паруса. Н. пермь.

Haptodus Gaudry, 1886 (= *Palaeosphenodon* Baur, 1887; = *Palaeohatteria* Credner, 1888; = *Calibrachion* Boule et Glaucéaud, 1893; = *Datheosaurus* Schroeder, 1904; = *Pantelosaurus* Huene, 1925). Тип рода — *Haptodus baylei* Caudry, 1886; н. пермь (ср. красный лежень), Германия. Сравнительно мелкие (не более 1,5 м) сфенакодонты (рис. 187). Пять видов. Н. пермь З. Европы.

ПОДСЕМЕЙСТВО SECODONTOSAURINAE ROMER ET PRICE, 1940

Череп низкий, с крайне удлинённой и узкой мордой. Слезная кость не достигает ноздри. Клыки слабо развиты. Остистые отростки удлинённые. Н. пермь.

Secodontosaurus Romer, 1936. Тип рода — *Theropleura obtusidens* Cope, 1880; н. пермь (серия учита), США (Техас). Крупные животные — длиной до 30 см. Предчелюстная кость слегка наклонена вниз (рис. 188). Три вида. Н. пермь США.

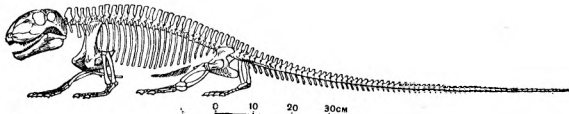


Рис. 187. *Haptodus saxonicus* Huene.
Реконструкция. Н. пермь Германии (Romer, Price, 1940)

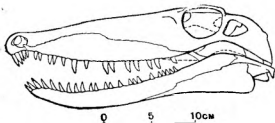


Рис. 188. *Secodontosaurus obtusidens* Romer.
Череп сбоку. Н. пермь США (Romer, Price, 1940)

ПОДСЕМЕЙСТВО SPHENACODONTINAE
WATSON, 1917

Череп высокий, край предчелюстной кости сильно выпуклый. Слезная кость не достигает ноздри. Клыки сильные; челюстные зубы впереди них редуцированы, и между предчелюстной и челюстной костями образуется глубокая вырезка для нижнечелюстного клыка. Остистые отростки резко удлиненные. В. карбон — н. пермь.

Sphenacodon Marsh, 1878 (= *Elcabrosau-*

rus Case, 1907). Тип рода — *S. ferox* Marsh, 1878; н. пермь, США (Нью-Мексико). Средние и крупных размеров хищники. Череп сравнительно удлиненный, с резко выраженной вырезкой между предчелюстной и челюстной костями. В предчелюстной кости два-три зуба, в челюстной 14—16, из них перед клыками не более двух. Туловище укорочено. Остистые отростки хотя и удлинены, все же не образовывали, по-видимому, «спинного паруса», характерного для других сфенакодонтин (рис. 189). Два вида. Н. пермь США.

Dimetrodon Cope, 1878 (= *Bathyglyptus* Case, 1911; = *Clepsydraps* Cope, 1875, part.; = *Embolophorus* Cope, 1875, part.). Тип рода — *Dimetrodon incisivus* Cope, 1878; н. пермь (свита уничта), США (Техас). Очень крупный сфенакодонт, достигающий в длину 2,7 м. Отличается от *Sphenacodon* очень длинными остистыми отростками туловищных позвонков, образующими «спинной парус» (рис. 190). Более 10 видов. Н. пермь и низы в. перми С. Америки.

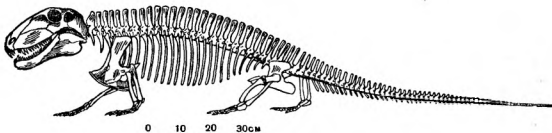


Рис. 189. *Sphenacodon ferox* Marsh.
Реконструкция. Н. пермь США (Romer, Price, 1940)

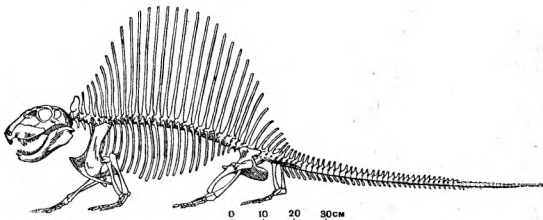


Рис. 190. *Dimetrodon milleri* Romer.
Реконструкция. Н. пермь США (Romer, Price, 1940)

? *Ctenosaurus* Huene, 1902. Тип рода — *C. koeneri* Huene, 1902; н. триас (ср. пестрый песчаник), Германия. Довольно крупные формы — до 2 м в длину, известные по единичным находкам остатков позвоночника. Строением остистых отростков напоминают североамериканский нижнепермский род *Ctenospondylus*. Позвонки амфицельные, со слегка удлинненными телами (до 5 см длиной). Интерцентры не наблюдались. Остистые отростки чрезвычайно удлиннены (до 60 см), сжаты с боков и образуют «спинной парус». Ребра двухголовчатые, прямые (рис. 191). Один вид.

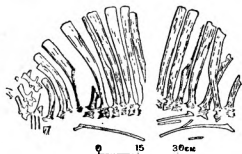


Рис. 191. *Ctenosaurus koeneri* Huene.
Позвоночный столб сбоку. Н. триас Германии (Huene, 1956)

Macromerion Fritsch, 1879; в. карбон 3. Европы. *Neosaurus* Norpsca, 1923; *Oxyodon* Huene, 1908 — оба из н. перми 3. Европы. *Bathynathus* Leidy, 1853; *Ctenospondylus* Romer, 1936 — оба из н. перми С. Америки.

СЕМЕЙСТВО TAPPENOSAURIDAE OLSON ET BEERBOWER, 1953

Очень крупные пеликозавры (длина черепа до 70—80 см, общая длина без хвоста до 5,5 м). Основание черепа построено по дейноцефаловому типу. Остистые отростки не образуют спинного паруса. Ребра утолщенные, с относительно небольшой головкой и широким бугорком. Лопатка высокая и узкая, расширенная дорсально. В. пермь. Плохо известны. Положение в системе неясно. По новым данным, таппенозаврид следует относить к примитивным дейноцефалам, возможно, дейтерозаврового типа (Olson, 1962).

Tappenosaurus Olson et Beerbower, 1953; ? *Driveria* Olson, 1962; ? *Masterosia* Olson, 1962 — все из низов в. перми США. Олсон (Olson, 1962) выделяет роды *Driveria* и *Masterosia* в особые семейства.

ПОДОТРЯД EDAPHOSAURIA. ЭДАФОЗАВРЫ

Прогрессивные растительоядные пеликозавры с чертами приспособления к водному образу жизни. Череп обычно низкий и короткий. Слезная кость, как правило, достигает поздней. Затылок низкий, вертикальный. Верхняя затылочная кость развита слабее, чем у сфенакodontов. Околзатылочные отростки сравнительно короткие, идут наружу и широко соединяются с чешуйчатой костью. Челюстной сустав обычно ниже уровня зубного ряда. Нижняя челюсть массивная; симфиз образован как зубной, так и пластинчатой костями. Челюстные зубы малочисленные, однородные, толстые, лувовидеобразные, с притупленными коронками. Клыков нет, или они слабо выражены. Небные зубы сильно развиты. Число предкрестцовых позвонков уменьшено до 23—25. Шейные позвонки малы, туловищные умеренно или сильно удлинненные, катушкообразные, без вентрального кила. Интерцентры малы. Поперечные отростки умеренно удлиннены и смещены вперед и вверх по невральной дуге. Невральные дуги без вырезок над конечными отростками. Зигапофизы велики и заметно выступают латерально. Остистые отростки иногда сильно удлиннены. Тело атланта достигает уровня вентральной поверхности позвоночного столба. Два-три крестцовых позвонка. Ребра сильно изогнуты, так что тело было широкое и округлое. Бугорок ребра почти не развит. Поясничные ребра очень большие. Ключицы дистально расширены. Лопатки короткие, дистально суженные. Подвздошная кость высокая, обычно несколько разрастающаяся вперед. Кости конечностей массивные; проксимальные отделы конечностей умеренно удлиннены; кисть и стопа короткие и широкие. В плечевой кости может иметься экзпикондиллярное отверстие. Бедренная кость с Y-образным аллукторным гребнем. Иногда наблюдается редукция фаланг. Брюшные ребра слабо развиты. В. карбон — пермь. Четыре-пять семейств.

СЕМЕЙСТВО NITOSAURIDAE ROMER, 1937

Мелкие примитивные эдафозавры. Лицевая часть черепа умеренно удлинненная. Челюстное сочленение расположено на уровне зубного ряда. Зубы субизодонтные, со слабой дифференциацией резцов и клыков. Небные зубы развиты сравнительно слабо. Позвонки с короткими остистыми отростками. Два крестцо-

вых позвонка. Плечевая кость без эктэпикондилярного отверстия. Конечности сравнительно стройные. Н. пермь. Семейство стоит близко к основанию ствола эдафозавров.

Glaucosaurus Williston, 1915. Тип рода — *G. megalops* Williston, 1915; н. пермь (серия клир-форк), США (Техас). Маленький пеликозавр с черепом длиной около 5 см. Череп сравнительно узкий, морда крайне укороченная. Имеется единственная венечная кость.

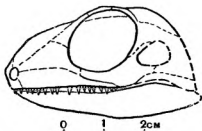


Рис. 192. *Glaucosaurus megalops* Williston.
Череп: сбоку. Н. пермь США (Romer, Price, 1940)

Челюстные зубы однородные, тупые. Небные зубы не развиты (рис. 192). Один вид. Возможно, близок к предкам Caseidae.

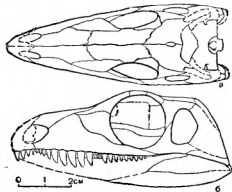


Рис. 193. *Mycterosaurus longiceps* Williston.
Череп: а — сверху, б — сбоку Н. пермь США (Romer, Price, 1940).

Mycterosaurus Williston, 1915 (= *Eumatthewia* Broom, 1930) (рис. 193); *Nitosaurus* Romer, 1937; ? *Puercoosaurus* Williston, 1916 — все из н. перми США.

СЕМЕЙСТВО LUPEOSAURIDAE ROMER, 1937

Крупные (до 3 м в длину) эдафозавры. Череп неизвестен. Остистые отростки позвонков резко удлинены, образуют «спинной парус», но лишены поперечных выростов, характерных для Edaphosauridae. Лопатка широкая,

сильно изогнутая. Супрагленоидное отверстие расположено на наружной поверхности лопатки. Подвздошная кость примитивная, не разрастающаяся вперед. Эктэпикондилярное отверстие, возможно, отсутствует. Н. пермь.

Lupeosaurus Romer, 1937; н. пермь (серия учичита), США (Техас) (рис. 194).

СЕМЕЙСТВО EDAPHOSAURIDAE COPE, 1882

Эдафозавры с мощными зубными площадками на небе и внутренней поверхности челюстей. Челюстные зубы однородные, от 21 до 24 в каждой ветви челюсти. Челюстной сустав заметно ниже уровня зубного ряда. Теменная область черепа узкая; теменное отверстие слабо увеличено. Поздрии небольшие: нижняя челюсть высокая, с засочленовым отростком. Верхняя затылочная кость сравнительно широкая. 24 переднекрестцовых и три крестцовых позвонка. Остистые отростки резко удлинены, образуя «спинной шарус», и несут многочисленные поперечные отростки и бугорки. В. карбон — н. пермь.

Edaphosaurus Cope, 1882 (= *Naosaurus* Cope, 1886; = *Brachynemius* Williston, 1911) Тип рода — *Edaphosaurus cruciger* Cope, 1882; н. пермь (серия клир-форк), США (Техас). Спинные позвонки удлинены. Подвздошная кость высокая, слегка разрастается вперед и назад от вертлужной впадины. Плечо с эктэпикондилярным отверстием (рис. 195). Семь-восемь видов. В. карбон 3. Европы и С. Америки. Сомнительные остатки известны из азиатских отложений Приуралья.

СЕМЕЙСТВО CASEIDAE WILLISTON, 1912

Череп короткий, низкий и широкий, с бугорчатой скульптурой. Носовые отверстия очень велики. Ротовое отверстие смещено на нижнюю сторону черепа. Верхняя затылочная кость небольшая. Околзатылочные отростки чрезвычайно расширены. Челюстное сочленение расположено намного ниже уровня зубного ряда. Нижняя челюсть без засочленового отростка. Зубы однородные, тупые и обычно не развитые на венечной кости. Небные зубы хорошо развиты, но не концентрируются на специальных площадках. Предкрестцовых позвонков 25, крестцовых — три. Остистые отростки короткие. Супрагленоидное отверстие отсутствует. Подвздошная кость сильно разрастается вперед от вертлужной впадины. Плечевая кость без эктэпикондилярного отверстия. Фаланговая формула, вероятно, 2,2,3,3,2. Пятый палец стопы крайне расширен. Пермь.

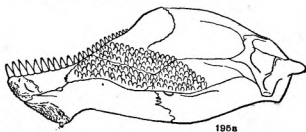
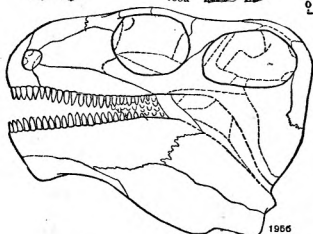
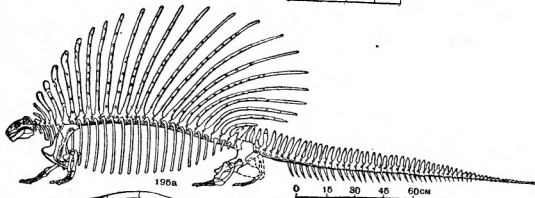
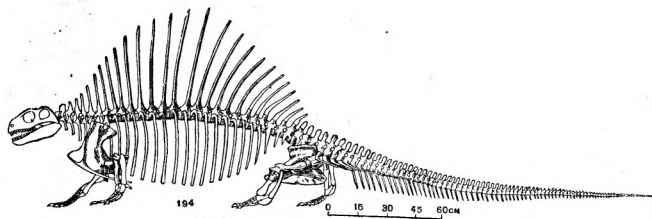


Рис. 194. *Spinosaurus kayi* Romer.

Реконструкция. Н. пермь США (Romer, Price, 1940)

Рис. 195. *Edaphosaurus* Cope:

а — реконструкция. *E. cruegeri* Cope; б — череп *E. cruegeri* Cope сбоку ($\times 1/2$); в — нижняя челюсть *E. boanerges* Romer et Price с внутренней стороны ($\times 1/10$). Н. пермь США (Romer, Price, 1940)

Casea Williston, 1910. Тип рода *C. broilii* Williston, 1910; н. пермь (серия клир-форк), США (Техас). Мелкий представитель семейства — длиной немногим более 1 м. 11—12 зубов в каждой ветви челюсти. Есть зубы на венежных костях. Небные зубы многочисленны (рис. 196). Один вид.

Cotylorhynchus Stovall, 1937. Тип рода — *C. romeri* Stovall, 1937; н. пермь, США (Оклахома). Очень крупный и массивный пеликозавр — длиной до 4 м. Около 20 зубов в каждой ветви челюсти. Зубы на венежных костях отсутствуют (рис. 197). Два вида. Н. пермь и низы в. перми США.

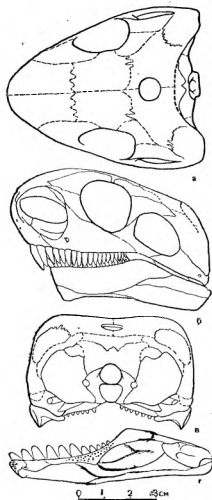


Рис. 196. *Casea broilii* Williston

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу, г — нижняя челюсть внутренней стороны. Н. пермь США (Romer, Price, 1940)

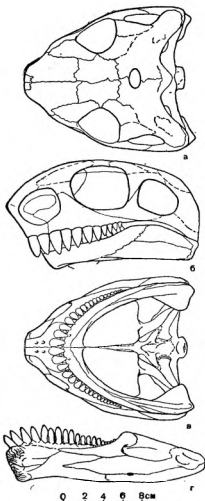


Рис. 197. *Cotylorhynchus romeri* Stovall.

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу, г — нижняя челюсть с внутренней стороны. Н. пермь США (Romer, Price, 1940)

Ennatosaurus Efremov, 1956¹. Тип рода — *E. tecton* Efremov, 1956; в. пермь (II зона) СССР (Архангельская обл.). Близкая к *Cotylorhynchus*, но более специализированная форма. Череп длиной до 160 мм. Челюстных зубов около 10. Передние два зуба конические, со стреловидной коронкой; коронки задних зубов листовидные, зубчатые.

Trichasaurus Williston, 1913 (= *Trispondylus* Williston, 1910); н. пермь США. *Angelosaurus* Olson et Beerbower, 1953; *Caseoides* Olson et Beerbower, 1953; *Caseopsis* Olson, 1962 — все из низов в. перми США

¹ И. А. Ефремов указывает авторство Б. П. Вышкова. Однако Б. П. Вышков (1958) опубликовал лишь название этой формы и на два года позднее, чем И. А. Ефремов.

СЕМЕЙСТВО PHREATOSAURIDAE EFREMOV, 1954

Тероморфы средней величины, известные только по костям конечностей. Кости проксимальных отделов конечностей более укорочены и массивны, чем у типичных эдафозавров. Четвертый вертлуг бедренной кости сильно развит. Большая берцовая кость с очень массивным проксимальным концом и сильным подколенным выступом. В. пермь. Положение в системе неясно. Возможно, это семейство следует относить к дейноцефалам.

Phreatosuchus Efremov, 1954. Тип рода — *Ph. qualeni* Efremov, 1954; в. пермь (I зона), СССР (Башкирия). Бедренная кость с широкими, массивными эпифизами, коротким диафизом и хорошо окостеневшими

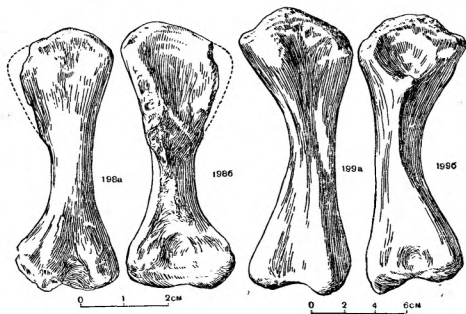


Рис. 198. *Phreatophasma aenigmatum* Efremov.

Правая бедренная кость: а — сверху, б — снизу. В. пермь СССР (Башкирия) (Ефремов, 1954)

Рис. 199. *Phreatosuchus qualeni* Efremov.

Левая бедренная кость: а — сверху, б — снизу. В. пермь СССР (Башкирия) (Ефремов, 1954)

суставными поверхностями; длина ее свыше 60 мм. Скрученность ствола свыше 20°. Большой вертлуг слабо развит; межвертлужная яма большая, глубокая. У-образная система аддукторных гребней развита необыкновенно сильно. Фибулярный мыщелок значительно больше табиального. Полная длина плеча свыше 60 мм (рис. 198). Один вид.

Phreatosuchus Efremov, 1954. Тип рода — *Ph. qualeni* Efremov, 1954; в. пермь (I зона), СССР (Башкирия). Бедренная кость короткая, с утолщенными концами и тонким диафизом субовального сечения; длина ее около 200 мм. Межвертлужная яма очень глубокая, но укороченная. Четвертый вертлуг очень сильный, пирамидальный. У-образная система аддукторных гребней умеренно развита и достигает только середины тела бедренной кости. Скрученность ствола около 40°. Мышечки дистального конца выступают незначительно. Локтевая кость с хорошо развитым олекраноном и очень тонким диафизом. Вырезка для лучевой кости не развита (рис. 199). Один вид.

Phreatosaurus Efremov, 1954. Тип рода — *Ph. bazhovi* Efremov, 1954; в. пермь (II зона), СССР (Башкирия). Бедренная кость короткая, с утолщенными концами, с

толстым, расширенным вентрально диафизом; длина кости 150—200 мм. Межвертлужная яма глубокая и узкая. Очень мощный четвертый вертлуг смещен к переднему краю кости.



Рис. 200. *Phreatosaurus bazhovi* Efremov.

Левая бедренная кость. В. пермь СССР (Башкирия) (Ефремов, 1954)

У-образная система аддукторных гребней развита слабо, ниже четвертого вертлуга гребень смещен к переднему краю кости и достигает тибального надмыщелка. Мышечки дисталь-

ного конца выступают вентрально. Скрученность ствола кости около 45° (рис. 200). Два вида. В. пермь (II зона), СССР (Башкирия).

ОТРЯД THERAPSIDA. ТЕРАПСИДЫ

Прогрессивные синапсиды с большими височными ямами, выступающими наружу скуловыми (височными) дугами и загibaющимися вниз околозатылочными отростками, направленными к области челюстного сочленения. Ноздри расположены дорсально на конце морды. Septomaxillare обычно большая и выходит на поверхность черепа между носовой и челюстной костями. Слезная кость короткая и никогда не достигает ноздри. Надвисочной кости нет. Хоаны удлиненные; у примитивных терапсид они занимают переднее положение и разделены сошником, который в большинстве случаев становится непарным. Чешуйчатая кость разрастается наружу. Базисфеноид обычно с маленькими базиптеригиальными отростками. Крыловидные кости тесно примыкают к основанию черепа, широко соприкасаются впереди, и межптеригиальные ямы зачастую полностью закрываются. Квадратные ветви крыловидных костей тонкие и у некоторых представителей отряда теряют связь с квадратной костью. Квадратная кость сравнительно маленькая. Передняя ушная кость увеличивается и соединяется с нисходящими отростками теменной кости. Слуховая косточка короткая, со слабым верхним отростком. Челюстное сочленение обычно расположено на уровне или впереди затылочного; угловая кость с хорошо выраженной вырезкой. Зубы обычно гетеродонтные, с хорошо выраженными клыками; иногда зубы утрачиваются. Небные зубы редуцируются и обычно исчезают. Позвонки амфицельные или платицельные, обычно непрободенные. Обычно около 26 предкрестцовых позвонков (в том числе шесть-семь шейных) и три-четыре крестцовых. Интерцентры, как правило, отсутствуют, но иногда сохраняются между шейными позвонками. Клейтрума обычно нет; межклюшца короткая, но широкая. Суставная ямка плечевого сустава становится правильно вогнутой; передний коракоид лишь в незначительной степени участвует в ее образовании; задний коракоид большой; супрагленоидное отверстие отсутствует. Грудина обычно окостеневает. Лобковая кость укороченная, тироидное отверстие в большинстве случаев хорошо развито. Плечевая кость с овальной про-

ксимальной головкой и слабо скрученным телом. Эпифизариальное отверстие имеется, но эпифизариальное может утрачиваться. Проксимальная головка бедренной кости смещается несколько внутрь от тела кости, четвертый вертлуг редуцируется. В стопе только одна центральная кость. Фланговая формула обычно 2,3,3,3,3, но иногда сохраняется и нормальное для пресмыкающихся число фаланг. Брюшные ребра сохраняются редко. В. пермь — ср. юра. Три подотряда.

ПОДОТРЯД DEINOCERPHALIA. ДЕЙНОЦЕФАЛЫ

Очень разнородная группа примитивных терапсид, характеризующаяся в целом значительными размерами (до 5 м длиной), массивным скелетом и обычным развитием резко выраженных утолщений на крыше черепа (пахиостозом). Носовые кости образуют длинные, направленные вверх отростки, глубоко вклинивающиеся между лобными. Заглазничная часть черепа укороченная, и височные ямы обычно сравнительно малы; заглазничная и чешуйчатая кости смыкаются по верхнему краю височных ям. Заднелобная кость всегда развита, теменные кости очень широкие, теменное отверстие большое и окружено валиком. Квадратноскуловая кость обычно широко выходит на наружную поверхность черепа. Затылок всегда очень широкий, вогнутый, иногда резко наклоненный верхней частью назад. Затылочный мыщелок непарный, часто выступающий вентрально. Вторичного неба нет; хоаны расположены у переднего края небной поверхности; сошник парный, удлиненный. Квадратные ветви крыловидных костей всегда хорошо развиты, верхняя крыловидная кость узкая, наружные крыловидные кости большие; подглазничных отверстий нет. Предглазничные кости иногда, как и у пеликозавров, не соединяются с нисходящими отростками теменных. Внутреннее ухо соединяется с овальным окном длинным костным перилимфатическим каналом. Область челюстного сочленения обычно опущена ниже уровня зубного ряда. Нижняя челюсть без венечного от-

ростка. Слуховая косточка массивная. Позвонок глубоко амфицельные, прободенные. Пояса конечностей пластинчатые. Плечевой пояс с клейтрумом. Лопатка без акромиона. Плечевая кость с обоими эпикондильными отверстиями. Число фаланг часто уменьшено. Передние зубы обычно очень сильные и часто с пятками по внутреннему краю, увеличивающими их эффективность при пережевывании пищи. Такое необычное использование передних зубов связывают иногда с отсутствием вторичного неба, исключающим пережевывание пищи с помощью задних зубов без нарушения дыхания. В. пермь. Два надсемейства.

НАДСЕМЕЙСТВО TITANOSUCHOIDEA. ТИТАНОЗУХИИ

Хищные и растительноядные дейноцефалы, с хорошо развитыми клыками и обычно с зубами на небе. Череп высокий, с удлиненной лицевой частью. Ноздри щелевидные, septomaxillare выходит на поверхность черепа у их нижнего края. Глазницы небольшие; височные ямы широко разрастаются по боковой поверхности черепа. Теменные кости умеренно широкие; затылок вогнутый, обычно вертикальный; околозатылочные отростки не изогнуты на конце вниз. Небо удлиненное, флаги крыловидных костей хорошо развитые. Квадратная кость высокая; челюстное сочленение расположено на уровне или несколько впереди затылочного. Нижняя челюсть сравнительно низкая. В верхней челюсти обычно располагаются четыре резца, один клык и 8—20 мелких заклыковых зубов, в редких случаях челюстная кость впереди клыка несет еще один-два мелких зуба. В предчелюстной кости — ямки для нижнечелюстных клыков. Небные зубы расположены на бугристых утолщениях небных, а иногда и крыловидных костей, образующих небные бугры. В. пермь. Пять семейств.

Титанозухи разделяются на две группы: преимущественно хищных (*Eotitanosuchidae* и *Brithorodidae*) и преимущественно растительноядных (*Titanosuchidae*, *Anteosauridae* и *Esemmentosuchidae*). Хищные титанозухи характеризуются сжатыми с боков сильными клыками, хорошо выраженными межтеригридными ямами, узкими сошниками, слабо выраженным пахиостозом и сравнительно легко построенным посткраниальным скелетом. Растительноядные титанозухи характеризуются умеренно развитыми овальными в сечении клыками, очень маленькими межтеригрид-

ными ямами, широкими сошниками, резко выраженным пахиостозом и массивным посткраниальным скелетом.

СЕМЕЙСТВО EOTITANOSUCHIDAE TCHUDINOV, 1960

Хищные ефенакодонтонидные титанозухи длиной до 3 м. Череп высокий и длинный, с большими глазницами. Височные впадины средних размеров и слабо открыты сверху. Предглазничная область длинная и узкая. Предклыковый край челюсти сильно скошен вверх или образует ступенчатый уступ. Дорсальные отростки предчелюстных костей очень длинные. Septomaxillaria хорошо развиты, задние участки их далеко вклинены между челюстными и носовыми костями. Дорсальная и боковая поверхность крыши черепа в предглазничной области резко разграничены ступенчатым уступом. Утолщение на теменных костях (теменной бугор) слабо выражено или отсутствует. Затылочная область высокая, вогнутая. Хоанная область глубокая и длинная. Хоаны занимают примитивное переднее положение, так что задние половины их расположены между клыками. Небные бугры длинные и образованы медиальными участками крыловидных и небных костей, открытых многочисленными зубами. Клыки сильно развиты, сжатые с боков. Послеклыковые зубы немногочисленны. В. пермь.

Eotitanosuchus Tchudinov, 1960. Тип рода — *E. olsoni* Tchudinov, 1960; в. пермь (I зона), СССР (Пермская обл.). Череп узкий, клиновидный, с высокой, круто оканчивающейся мордой. Носовые отверстия большие, сближенные. Глазницы продольно-овальные. Зубной край челюстной кости выпуклый и сильно отогнутый вниз по отношению к уровню предчелюстной и скуловой костей. Крыша межглазничной и теменной областей тонкая. Теменная область широкая, сильно вогнутая. Теменное отверстие небольшое, расположено у края затылка и окружено невысоким костным валиком. Верхний край заглазничной кости образует утолщенный нависающий выступ. Затылок слабо наклонен верхней частью вперед. Околозатылочные отростки длинные, массивные и сильно отогнуты вниз. Поперечные ветви птеригондов очень массивные, высокие и сближенные. Передние участки хоан расширены полукруглыми вырезками в предчелюстных костях. В предчелюстной кости четыре округлых в сечении зуба. Клыки длинные, саблевидные и отделены от предклыковых и щечных зубов отчетливыми промежутками. Послеклыковые зубы, в числе девяти, а

продольными основаниями, сжатыми с боков и смещенными к заднему краю вершинками. Передние края зубов закругленные, задние — приостренные, пильчатые (рис. 201). Один вид.

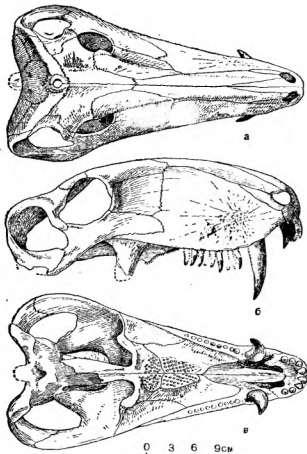


Рис. 201. *Eotitanosuchus olsoni* Tchudinov.
Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу. В. пермь СССР,
(Пермская обл.) (Чудинов, 1960)

Biarmosuchus Tchudinov, 1960. Тип рода — *B. tener* Tchudinov, 1960; в. пермь (I зона), СССР (Пермская обл.). Небольшие животные длиной около 1 м. Предглазничная часть черепа удлинненная, заглазничная — короткая. Глазницы очень большие, удлинненные дорсентрально. Предклыковый край верхней челюсти сильно скошен вверх. Теменной бугор сравнительно невысокий и расположен у края затылка; задняя часть его переходит на затылочную поверхность черепа и образована теменными костями. Заднетеменная кость широкая, спускающаяся выпуклым полуконусом вниз и оканчивающаяся у большого затылочного отверстия. Канал теменного органа про-

дольноовальный, направленный назад и вверх. Затылок наклонен верхней частью назад. Таблитчатые и верхняя затылочная кости очень высокие и сходные по форме. Околосзатылочные отростки тонкие, задние височные отверстия большие. Квадратные кости длинные, ориентированные вертикально. Поперечные ветви крыловидных костей широкие, высокие, но тонкие; их фланги несут ряд мелких зубов. Нижняя челюсть высокая, тонкая, с хорошо выраженным подбородочным выступом и высоким, но слабым симфизом. Предклыковые зубы верхней и нижней челюстей мелкие,

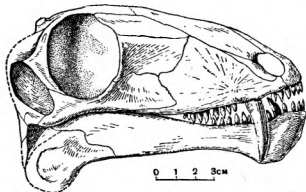


Рис. 202. *Biarmosuchus tener* Tchudinov.
Череп сбоку. В. пермь СССР (Пермская обл.)
(Чудинов, 1960)

круглые в сечении, со слабо вздутыми наружными стенками коронок. В предчелюстной кости три зуба. В челюстной кости три предклыковых зуба. Клыки сильно сжатые с боков, слабо отогнутые назад, с пильчатостью по заднему краю. Концы клыков достигают нижнего края подбородочного выступа (рис. 202). Один вид.

Biarmosaurus Tchudinov, 1964. Тип рода — *B. antecessor* Tchudinov, 1964; в. пермь (I зона), СССР (Пермская обл.). Череп треугольный, слабо суженный в предглазничной области. Височная впадина небольшая и слабо открыта сверху. Теменной бугор смещен вперед от затылочного края крыши черепа. Предклыковая ступенька челюстного края хорошо выражена. Клыки отогнуты вперед. Крестец из трех несросшихся позвонков. Лонная область таза вперед широко открыта; лобковые кости соединены в вогнутом симфизе; седалищная кость короткая и высокая. Один вид.

Gorgodon Olson, 1962; *Knoxosaurus* Olson, 1962; *Steppesaurus* Olson et Beerbower, 1953 — все из низов в. перми США.

Олсон (Olson, 1962) выделяет *Biarmosuchus* и *Biarmosaurus* в особое сем. *Biarmosuchidae*, а остальные роды относит к сем. *Phthinosuchidae*.

СЕМЕЙСТВО BRITHOPODIDAE EFREMOV, 1954

(= *Rhopalodontidae* Seeley, 1894; = *Titanophoneidae* Romer, 1956)

Примитивные хищные титанозухи, с узким и умеренно высоким черепом. Пахиостоз костей крыши черепа выражен слабо, но верхний край глазниц всегда утолщен. Лицевая часть черепа удлиненная, треугольная в сечении. Глазницы средней величины; межглазничная часть крыши черепа сильно сужена. Кольцо склеротики хорошо развито. Височные ямы большие, широко открытые сверху. Теменное отверстие расположено в задней части теменных костей и окружено бугром. Затылок вертикальный, вогнутый; затылочный мыщелок небольшой, отогнутый вниз. Небо сводчатое; хоаны несколько смещены назад, так что их передние края располагаются на уровне клыков. Челюстное сочленение слабо опущено и лишь слегка смещено вперед от затылочного. Край верхней челюсти впереди клыков полого поднимается вверх, но не образует резкого уступа. Симфиз нижней челюсти высокий и приподнят вверх, соответственно изгибу края верхней челюсти. Небные бугры, покрытые зубами, развиты очень хорошо; на флангах крыловидных костей зубы редуцированы. Резцы конические, большие, часто с пятками. Клыки длинные, обычно сжатые с боков; заклыковые зубы конические, число их в среднем около 10. Позвоночный столб удлиненный, предкрестцовых позвонков около 33, крестцовых — три, хвостовых — около 60. Между хвостовыми позвонками сохраняются свободные интерцентры. Ребра двухголовчатые. Лопатка, ключица и межключица узкие. Вентральная часть тазового пояса расширенная. Плечевая кость с обоними эпикондиллярными отверстиями. Бедренная кость удлиненная и изогнутая. Фаланговая формула: 2,3,3,3 (4), 3. В. пермь.

Titanophoneus Efremov, 1938. Тип рода — *T. potens* Efremov, 1938; в. пермь (II зона), СССР (Татария). Крупное животное — длиной до 3 м и более. Глазницы сравнительно небольшие, округлые. Бугор теменного отверстия образован одними теменными костями. Глазничный край скуловой кости тонкий, височная дуга тонкая, высокая. Предлобная кость и верхний край глазницы с бугристой поверхностью. Имеется редуцированная надвисочная кость. Бугры на небных ко-

стях небольшие, низкие и несут семь-восемь небольших зубов; поперечный диаметр небного бугра равен трети длины поперечной ветви крыловидной кости. Гребень на небе, образованный небной и крыловидной костями, слабый. Крыловидная кость несет только два сравнительно крупных зуба. Нижняя челюсть высокая, расширенная впереди клыков. Зубная формула: $I \frac{5}{4}, C \frac{1}{4}, P \frac{8}{8-9}$. Резцы конические, с пятками; нижний третий резец увеличен. Клыки резко сжатые с боков с киллями по переднему и заднему краям. Заклыковые зубы средних размеров, наклонены слегка назад, уплощены с лингвальной стороны. Шейных позвонков семь-восемь. Конечности стройные, довольно длинные. Основные фаланги расширенные, кости сильные. Вторая фаланга IV пальца передней конечности срастлась из двух (II + III) (рис. 203). Один вид.

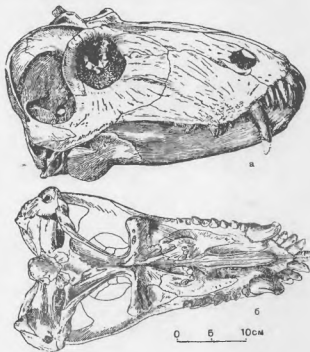


Рис. 203. *Titanophoneus potens* Efremov.

Череп: а — сбоку, б — снизу. В. пермь СССР (Татария) (Орлов, 1956)

Syodon Kutorga, 1838 (= *Clorhynchodon* Twelvetrees, 1880). Тип рода — *Syodon biarmicus* Kutorga, 1838; в. пермь (II зона), СССР (Пермская обл.). Небольшой хищник, возможно, всеядный бритоподид длиной около 1,5 м. Череп сравнительно невысокий, глазницы крупные. Бугор теменного отверстия образован не только теменными, но и лобными

костями. Глазничный край скуловой кости толстый; височная дуга толстая, низкая, прилегает к скуловому отростку squamosum с медиальной стороны. Предлобная кость не утолщена, верхний край глазницы лишь слабо утолщен. Надвисочной кости нет. Небные бугры большие, высокие и несут 9—13 низких зубов; диаметр небного бугра равен двум третям максимального диаметра поперечной ветви птеригоида. Гребень, образованный небными и крыловидными костями, массивный. Зубы на крыловидной кости развиты не только на поперечной ветви (четыре, расположенных парно), но и на медиальном бугре (один-два крупных и несколько мелких). Нижняя челюсть невысокая, толстая. Зубная формула: $I \frac{5}{4}, C \frac{1}{1}, P_{c-10-11}$. Нижний третий резец маленький. Клыки округлые в поперечном сечении, без килей; заклыковые зубы низкие, слабо сжаты с боков и слегка утолщены с лингвальной стороны. Задние заклыковые зубы крупнее передних и сильнее расширены.

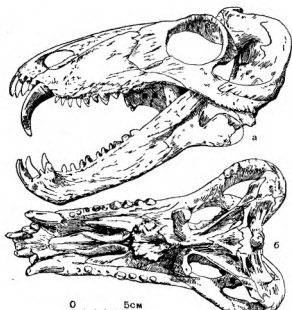


Рис. 204. *Syodon efremovi* Orlov.

Череп: а — сбоку, б — снизу. В. пермь СССР (Татария) (Орлов, 1958)

Иногда зубы стоят в два ряда (рис. 204). Два вида. В. пермь (II зона), СССР (Поволжье и Приуралье).

Doliosauriscus Kuhn, 1963 (= *Doliosaurus* Orlov, 1958). Тип рода — *Doliosaurus yanschinovi* Orlov, 1958; в. пермь (II зона), СССР (Поволжье и Ю. Приуралье). Крупный хищный

бритоподид — длиной до 5 м и более. Череп высокий, сравнительно широкий. Носовые кости вклиниваются между заостренными концами. Глазницы маленькие; височные ямы большие. Теменной бугор низкий и образован только теменными костями. Глазничный край скуловой кости толстый; височная дуга толстая, низкая. Все кости дорсальной стороны черепа сильно утолщены, с бугристыми разрастаниями. Надвисочная кость отсутствует. Небные бугры небольшие, низкие и несут по 10—13 небольших зубов. На крыловидной кости пять зубов: три мелких на поперечной ветви и два небольших на медиальном бугре. Нижняя челюсть высокая, массивная, особенно в симфизе. Зубная формула $I \frac{5}{4}, C \frac{1}{1}, P_{c-8-9}$. Нижний третий резец крупный, но меньше первых двух. Клыки округлые в сечении; заклыковые зубы однородные, низкие, несколько наклоненные, слегка булавообразные, уплощенные с лингвальной стороны. Конечности стройные, но массивнее, чем у *Titanophoneus* (рис. 205). Один вид.

Admetophoneus Efremov, 1954. Тип рода — *A. kargatensis* Efremov, 1954; в. пермь (II зона), СССР (Оренбургская обл.). Очень крупный дейноцефал с черепом длиной не менее 50 см. Череп с притупленной мордой и, видимо, с более плоским, чем у *Titanophoneus*, небом. Передние зубы длинные, косо расположенные, без пяткок. Верхние клыки очень толстые, сильно изогнутые, с округлым передним краем; нижние клыки почти прямые, с острым пильчатым передним краем. Бугры на небных костях почти круглые, несут по 10 зубов. Лопатка значительно расширена в верхней части. Плечевая кость со слабо развитым супинаторным гребнем и почти равными по величине надмыщелками (рис. 206). Один вид. Близок к *Titanophoneus*. Известен по фрагментарным остаткам.

Brithopus Kutorga, 1838 (= *Orthopus* Kutorga, 1838; = *Eurosaurus* Fischer, 1842; = *Dinosaurius* Fischer, 1847). Тип рода — *Brithopus priscus* Kutorga, 1838; в. пермь (II зона), СССР (Оренбургская обл.). Прimitивный хищный титанозух, близкий к *Titanophoneus*, но с более вогнутым небом и высокими щечными зубами, более округлыми в сечении. Череп длиной около 30 см, без пахиостоза, высокий и узкий, по своим пропорциям напоминает череп *Titanophoneus* или *Dimetrodon*. Резцы высокие и узкие, клыки согнуты назад, сжаты с боков; задний край острый, передний — закруглен. Щечные зубы тесно расположенные, овальные в сечении, с острыми,

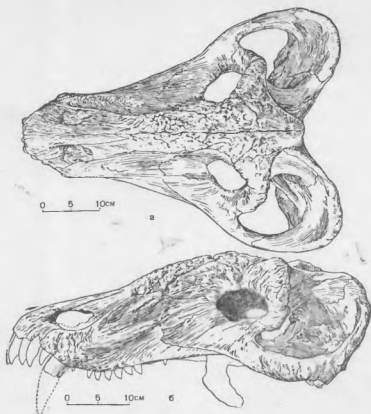


Рис. 205. *Doliosauriscus yanshinovi* (Orlov).

Череп: а — сверху, б — сбоку. В. пермь СССР (Татария) (Орлов, 1968)

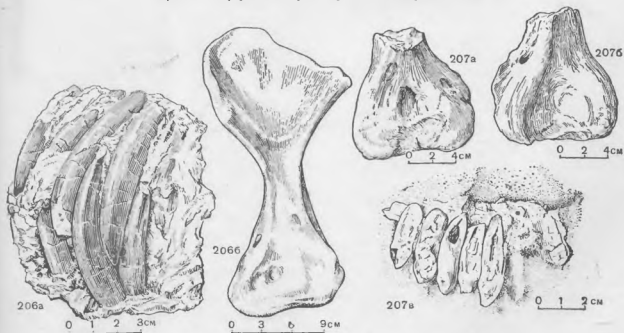


Рис. 206. *Admetophoneus kargalensis* Efremov:

а — передние зубы; б — правая плечевая кость снизу. В. пермь СССР (Оренбургская обл.) (Ефремов, 1954);

Рис. 207. *Brithopus priscus* Kutorga:

Дистальный конец плечевой кости: а — сверху б — снизу; в — зубы. В. пермь СССР (Приуралье) (Ефремов, 1954)

отогнутыми назад коронками, снабженными передним и задним острыми гребнями эмали; латеральная сторона коронки выпуклая. Число щечных зубов 9—10. Мелкие, относительно высокие зубы покрывают нижний край поперечной ветви крыловидной кости (как у *Pelycosauria*). На удлиненных небных буграх еще более мелкие, относительно высокие зубы. Позвонки с низкими остистыми отростками. Пояса конечностей массивные. Суставные концы крупных костей хорошо окостеневали. Плечевая кость с сильным супинаторным гребнем, бедренная кость с хорошо развитым четвертым вертлугом (рис. 207). Три-четыре вида. В. пермь (II зона) Приуралья.

Archaeosyodon Tchudinov, 1960. Тип рода — *A. praeventor* Tchudinov, 1960; в. пермь (I зона), СССР (Пермская обл.). Крупные хищные бритоподиды. Череп массивный, сравнительно высокий, с расширенной скуловой областью. Челюстные кости черепа с заметной ямчатой скульптурой. Верхние края глазниц сильно утолщены. Лобнотемная область утолщена. Височные ямы широко открыты сверху. Сошник широкий, вогнутый, непарный. Небные бугры массивные, высокие,

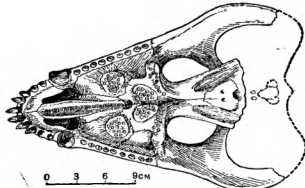


Рис. 208. *Archaeosyodon praeventor* Tchudinov.
Череп снизу. В. пермь СССР (Пермская обл.) (Чудинов, 1960)

уплощенные, широко расставленные. На каждом бугре до 15 зубов разной величины. Бугры на крыловидных костях выпуклые, сближенные и отделены от небных бугров глубокими желобками. Поперечные ветви крыловидных костей массивные, их ventральные гребни с рядом немногочисленных и довольно крупных зубов. Клыки короткие, изогнутые, в основании толстые, слегка продольно-овальные. Зубная формула: I 4, C 1, Ps 8 (рис. 208). Один вид.

Eosyodon Olson, 1962; низы в. перми США.
Chthamloporus Tchudinov, 1964; в. пермь (I зона) СССР (Пермская обл.).

Очень крупные растительноядные титано-зухии длиной до 4 м, с необычайно массивным скелетом и черепом. Утолщения костей крыши черепа, костные выросты и грубая морщинистая поверхность выражены крайне рельефно. Глазницы небольшие, округлые. Височные ямы круто поставлены и слабо открыты сверху. Предглазничная область очень длинная и суженная. *Septomaxillaria* сравнительно небольшие и не выходят на лицевую поверхность черепа. Лобнотемная область широкая и очень толстая. Затылок высокий, с резко выраженным срединным гребнем. Поперечные фланги крыловидных костей и небные бугры очень высокие. Задние ветви крыловидных костей сближаются. Многочисленные зубы на поперечных флангах и передних участках птеригойдов, на небных костях и сошнике. Хоанная область глубокая, хоаны длинные. Челюстные мышечки слабо опущены и помещены значительно впереди затылочного сочленения. Нижняя челюсть с массивным симфизом и очень широким, утолщенным зубным краем. Предклыковые зубы сильно развиты, клыки овальные в сечении; послеклыковые зубы многочисленные, мелкие, с зубчатыми режущими коронками «парейазаврового» типа. В. пермь.

Estemmenosuchus Tchudinov, 1960. Тип рода — *E. uralensis* Tchudinov, 1960; в. пермь (I зона), СССР (Пермская обл.). Череп высокий, массивный. Нижний край предчелюстных костей слабо приподнят. Нижний край челюстных костей в области клыков сильно утолщен снаружи. Передние участки носовых костей образуют непарный срединный бугор. Лобные, заднелобные и, вероятно, заглазничные кости образуют по короткому, широкому роговидному выросту. Верхние медиальные участки выростов высоко приподняты, сближены между собой и нависают над лобными костями. Височные ямы большие, низко расположенные, суженные в передне-нижнем и расширенные в задне-верхнем участках. Верхний край глазницы слабо утолщен. Заглазничная дуга узкая. Скуловая кость у нижнего края глазницы тонкая и высокая. Нижний край ее, ограничивая снизу височную впадину, имеет очень большой наружный выступ. Чешуйчатые кости образуют широкие и длинные наклонные пластины, дорсальная поверхность которых вместе с отростками скуловых костей выстилает дно височных впадин. Теменное отверстие круглое или поперечно-овальное; оно приближено к затылочному краю

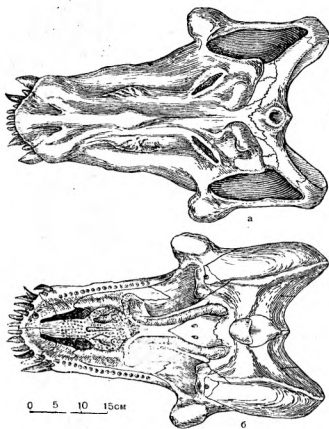


Рис. 209. *Estemmenosuchus uralensis* Tchudinov. $\overline{F}$.
Череп: а — сверху, б — снизу. В. пермь СССР (Пермская обл.) (Чудин, 1960)

череп и окружено высоким костным валиком. Заднзатемненные кости парные и образуют срединный затылочный гребень. Затылочный мыщелок массивный и отогнут вентрально. Суставные поверхности квадратных костей горизонтальные. В предчелюстной кости пять крупных зубов. Передние два зуба сжаты с боков и отогнуты вперед, а последующие — вперед и в стороны. Клыки сравнительно короткие, широко расставленные, толстые и круглые в основании. Послеклыковые щечные зубы в числе около 20, небольшие однородные, постепенно уменьшающиеся в размерах кзади. Каждый зуб этого ряда имеет вздутую коронку и острую, сжатую с боков зубчатую вершинку. Нижняя челюсть массивная. Симфизная область сильно утолщена и несет ряд крупных зубов. Послеклыковый край зубной кости представляет длинную горизонтальную площадку с внешней стороны зубного ряда. Зубная формула $I \frac{5}{4}, C \frac{1}{4}, P_{26-28}^{20}$ (рис. 209). Один вид.

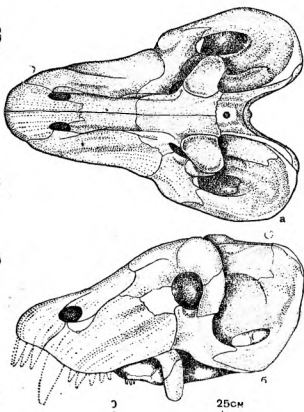


Рис. 210. *Anteosaur forsteri* (Broom).
Череп: а — сверху, б — сбоку. В. пермь Ю. Африки. (Boonstra 1954)

Molybdopygus Tchudinov, 1964; в. пермь (II зона), СССР (Кировская обл.). Описан по тазовому поясу. Тип рода — *M. arcatus* Tchudinov, 1964.

СЕМЕЙСТВО ANTEOSAURIDAE BOONSTRA, 1954

Растительноядные титанозухии, очень близкие к *Estemmenosuchidae* и отличающиеся от них главным образом сравнительно короткой мордой и малочисленными щечными зубами. Череп с узкой мордой и выдающимися костными выростами позади глазниц. Височная яма большая, заглазничная кость внизу не соприкасается с чешуйчатой. Височная дуга высокая. Затылок вогнутый, наклоненный верхней частью назад; челюстное сочленение умеренно смещено вперед от затылочного. Квадратноскуловая кость не выходит на наружную поверхность черепа. Небные зубы хорошо развиты. Резцы сильные, без пяткок; клыки овальные в сечении, щечные зубы небольшие, со вздутыми коронками в числе до 10. В. пермь.

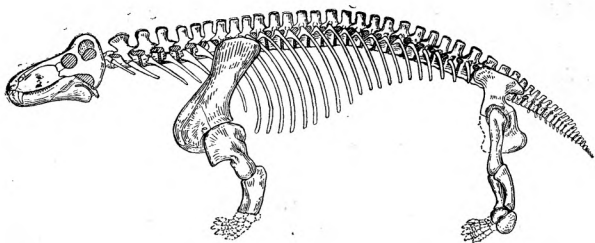


Рис. 211. *Jonkeria truculenta* Ноерен.

Реконструкция (× 1/2). В. пермь Ю. Африки (Вroom, 1932)

Anteosaurus Watson, 1921 (= *Titano-gnathus* Broili et Schröder, 1935; = *Dinosuchus* Broom, 1936; = *Broomosuchus* Camp, Taylor et Welles, 1942). Тип рода — *Anteosaurus magnificus* Watson, 1921; в. пермь (зона *Tapinocephalus*), Ю. Африка. Череп массивный, с костными выростами позади глазниц и по верхнему краю морды, а у старых особей — и на скуловой и квадратноскуловой костях. Височная яма с передней вырезкой в нижней части. Заглазничная и чешуйчатая кости практически не выходят на дорсальную поверхность черепа. Височная область черепа разрастается далеко за уровень затылка. Межкитеригондные ямы очень маленькие. Край верхней челюсти впереди клыка наклонен вверх. Обычно четыре-пять резцов, один клык и четыре — восемь заклыковых зубов. Небные зубы хорошо развиты и расположены на небных буграх (рис. 210). Около 10 видов. В. пермь (зона *Tapinocephalus*) Ю. Африки.

Micranteosaurus Boonstra, 1954; *Paranteosaurus* Boonstra, 1954; *Pseudanteosaurus* Boonstra, 1954 — все из в. перми (зона *Tapinocephalus*) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО TITANOSUCHIDAE BROOM, 1903

(= *Jonkeriidae* Boonstra, 1954)

Крупные растительноядные титанозухи, с удлинённой лицевой и расширенной заглазничной частью черепа, резко выраженным пахиостозом костей крыши черепа и маленькой височной ямой. Морда невысокая, широкая, округлая. Теменное отверстие расположено у переднего края теменных костей.

Височная дуга высокая, заглазничная кость смыкается с чешуйчатой по нижнему краю заглазничной дуги и полностью окаймляет височную яму. Затылок вогнутый. Квадратноскуловая кость выходит на наружную поверхность черепа. Квадратная кость высокая, наклоненная впереди; челюстное сочленение расположено впереди затылочного. Край верхней челюсти впереди клыков обычно прямой. Резцы небольшие, с пятками по внутреннему краю, клыки овальные в сечении, заклыковых зубов много (до 15 и более). Небные зубы редуцированы или совсем утрачены. В. пермь.

Titanosuchus Owen, 1879 (= *Scapanodon* Broom, 1904; = *Enobius* Broom, 1922; = *Dinocynodon* Broom, 1929; = *Scullya* Broom, 1929; ? = *Archaeosuchus* Broom, 1905; ? = *Lamiasaurus* Watson, 1914). Тип рода — *Titanosuchus ferrox* Owen, 1879; в. пермь (зона *Tapinocephalus*), Ю. Африка. Череп большой и массивный, с утолщениями на лбу, глазницами и в теменной области. Лицевая часть черепа сравнительно укороченная. Область челюстного сочленения значительно опущена, затылок резко наклонен назад. Край верхней челюсти впереди клыков слегка скошен вверх. Резцы длинные, со слабо выраженными пятками. Зубная формула: $1 \frac{4-5}{4}, C \frac{1}{1}, P \frac{11-15}{7-12}$. Семь-восемь видов. В. пермь (зона *Tapinocephalus*) Ю. Африки.

Jonkeria van Hoepen, 1916 (= *Dinosphaeus* Broom, 1929; = *Dinopolis* Broom, 1936; ? = *Glaridodon* Seeley, 1888; ? = *Dinophoneus* Broom, 1923). Тип рода — *Jonkeria truculenta*

van Hooepen, 1916; в. пермь (зона Tarinoscephalus), Ю. Африка. Средней величины животные со значительно удлиненной лицевой частью черепа и расширенной на конце мордой. Пахиостоз костей крыши черепа выражен сравнительно слабо. Затылок почти вертикальный. Край верхней челюсти впереди клыка прямой. Резцы с очень хорошо выраженными пятками, заклыковые зубы с ложечковидными коронками, многочисленные, смещенные несколько внутрь от края челюсти. Перед верхнечелюстным клыком диастема, в которую входит нижний клык. Зубная формула: $I \frac{5}{4}, C \frac{1}{1}, P \frac{14-19}{13-15}$. Конечности массивные, короткие (рис. 211). Восемь видов. В. пермь (зона Tarinoscephalus) Ю. Африки.

Dinartamus Broom, 1923; в. пермь (зона Tarinoscephalus) Ю. Африки.

НАДСЕМЕЙСТВО ТАРИНОСЕРHALOIDEA. ТАПИНОЦЕФАЛЫ

Растительоядные дейноцефалы, обычно лишенные клыков и небных зубов. Череп с высокой и широкой мозговой, обычно короткой и наклоненной вниз лицевой частью; лишь в редких случаях лицевая часть черепа бывает заметно удлинена. Крыша черепа обычно с резко выраженным пахиостозом и костными выростами над глазами и на лбу перед глазами. Глазницы и височные ямы маленькие, теменные кости очень широкие. Скуловая и заглазничные дуги массивные и широкие; чешуйчатая кость достигает заглазничной; квадратноскуловая кость слабо развита. Затылок очень широкий, вогнутый и наклоненный назад; затылочный мыщелок выступает вентрально. Околзатылочные отростки на конце изогнуты вниз. Сошники очень широкие. Базиптеригиальные отростки укорочены, крыловидные кости соединяются по средней линии непосредственно впереди базисфеноида и перед сошниками; межптеригиальные ямы редуцированы; фланги крыловидных костей слабо развиты. Сфензтмид разрастается назад и может соединяться с предшлунной костью. Овальное окно слуховой капсулы смещено вентрально. Нижняя челюсть высокая, с выпуклым верхним краем. Передние зубы часто приспособлены для жевания и обладают хорошо развитыми пятками. Клыки, если имеются, всегда округлые в сечении. Посткраниальный скелет массивный, конечности высокие. Фаланговая формула, по-видимому: 2, 3, 3, 3, 3; концевые фаланги расширенные. В. пермь. Пять семейств.

СЕМЕЙСТВО DEUTEROSAURIDAE SEELY, 1894

Примитивные тапиноцефалы с укороченным, узким и высоким черепом без сильного пахиостоза. Лицевая часть черепа в общем треугольная в поперечном разрезе. Слезная кость крупная. Глазницы средней величины, расположены на середине высоты черепа. Височная яма крупная, ее нижний край на уровне нижнего края глазницы. Теменные кости сужены и образуют утолщенный гребень. Теменное отверстие расположено на краю затылка. Мозговая коробка типа Brithopodidae. Нёбо в плане треугольное; небные кости утолщенные; хоаны лежат в глубокой впадине. Резцы с острой вершиной и хорошо развитой пяткой на внутренней стороне. Верхние клыки крупные, постклыковые зубы небольшие. Посткраниальный скелет в общем еще титаноухоидного облика. В. пермь.

Deuterosaurus Eichwald, 1861 (= *Eurosaurus* Eichwald, 1860, part.; = *Mnemeosaurus* Nopcsa, 1923; *Uraniscosaurus* Nopcsa, 1928. Тип рода — *Deuterosaurus biarmicus* Eichwald,

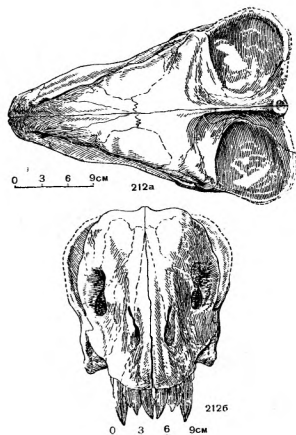


Рис. 212. *Deuterosaurus biarmicus* Eichwald.
Череп: а — сверху, б — спереди. В. пермь СССР
Башкирия) (Ефремов, 1964)

1861; в. пермь (II зона), СССР (Башкирия). Череп с очень узкой клиновидной лицевой частью и с широкой, высокой, почти отвесной затылочной стороной. Челюстной край морды слегка вперед приподнят. Кости предглазничной части черепа, особенно примыкающие к переднему краю глазницы, утолщены. Слезная кость укороченная, но с оттянутым дорсально передне-верхним отделом. Теменное отверстие на высоком теменном бугре. Симфиз нижней челюсти не образует подбородочного выступа. Зубная формула $I \frac{5}{4}, C \frac{1}{1}, P \frac{6}{6}$. Резцы не вполне однородные.

Клыки крупные, округлые в поперечном сечении, с гладкими краями. Плечевой пояс массивный. Туловище высокое (почти сжатое с боков). Крестец из двух позвонков, кроме того, с ним тесно связан и задний поясничный позвонок. Межключичная узкая. Супинаторный гребень плечевой кости отсутствует. Бедренная кость округлая в сечении, длиннее голени (рис. 212). Два вида. В. пермь (II зона), СССР (Башкирия).

СЕМЕЙСТВО TAPINOCEPHALIDAE OWEN, 1876

Крупные животные с массивным, коротким и широким черепом. Морда низкая. Черепные кости сильно утолщенные, массивные. Височная яма маленькая, шелеполобная, резко укороченная в передне-заднем направлении, без латеральных вырезок в межвисочном отделе. Теменная кость принимает участие в образовании верхнего края височной ямы. Передние зубы обычно с пятками на лингвальной стороне. Клыки не дифференцированы. В. пермь.

Tapinocephalus Owen, 1876 (рис. 213); *Phocosaurus* Seeley, 1888; *Keratocephalus* Huxley, 1931; *Taurops* Broom, 1912; ?*Criocephalus* Broom, 1928; ?*Pelosuchus* Broom, 1905 — все из в. перми (зона *Tapinocephalus*) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО MOSCHORIPIDAE HAUGHTON, 1924

Череп небольшой, очень широкий и высокий, с резко укороченной мордой. Кости крыши черепа обычно сильно утолщены. Глазницы маленькие, расположены посредине черепа. Предчелюстные кости глубоко вклиниваются между носовыми. Слезная кость маленькая. Челюстная кость достигает предлобной, отделяя слезную кость от носовой. Лобные кости обычно входят в край глазниц. Заглазничная дуга широкая. Височная яма, как правило, маленькая. Затылок широкий, наклоненный верхней частью назад, слегка вогнутый. Таблитчатые кости очень большие.



Рис. 213. *Tapinocephalus atherstonei* Owen.

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу ($\times \frac{1}{4}$). В. пермь Ю. Африки (Boonstra, 1956)

Затылочный мыщелок отогнут вентрально, и голова при жизни была несколько наклонена вниз. Челюстное сочленение смещено далеко вперед и вниз от затылочного. В. пермь.

Ulemosaurus Rjabinin, 1938. Тип рода — *U. svijagensis* Rjabinin, 1938; в. пермь (II зона), СССР (Татария). Крупный тапино-

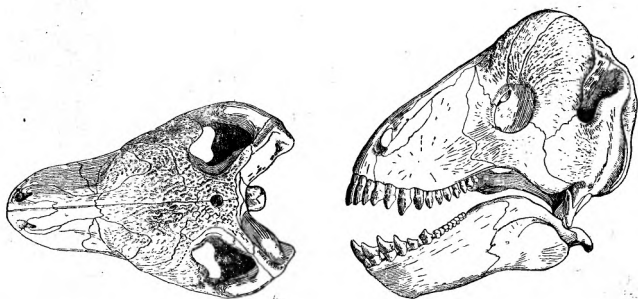


Рис. 214. *Ulemosaurus sijagensis* Riabinin.

Череп: а — сверху, б — сбоку ($\times 1/2$). В. пермь СССР (Татария) (Efremov, 1940)

цефал с широким и высоким черепом. Сильный пахиостоз костей в межглазничной и теменной областях. Лицевая часть черепа узкая, вытянутая, наклоненная вперед и вниз. Височные ямы неправильной формы, открываются вверх и немного в стороны; задний,

сильно утолщенный край заднеглазничных костей сильно нависает над ними. Теменные кости в плане образуют фигуру крестов. Затылок слабогнутый, с мощными гребнями. Затылочный мыщелок направлен назад и вниз. Околзатылочные отростки очень мас-

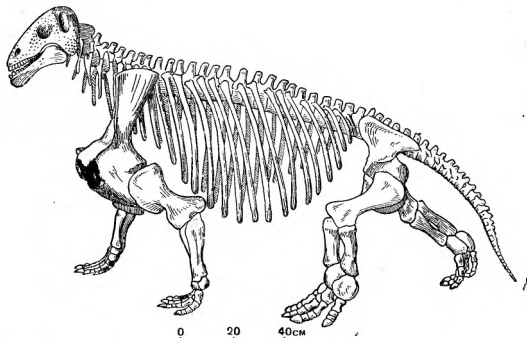


Рис. 215. *Moschops capensis* Broom.

Реконструкция. В. пермь Ю. Африки (Gregory, 1925)

сивные. Слуховая косточка толстая. Челюстной сустав опущен значительно ниже уровня затылочного. Нижняя челюсть относительно укороченная, массивная и высокая, с отогнутой вниз сочленованной частью и очень массивным симфизом. В верхней челюсти 14—15 зубов, в нижней — 16. В предчелюстных костях три пары крупных зубов, шестой верхнечелюстной и пятый нижнечелюстной зубы увеличены и могут рассматриваться как рудименты клыков. Щечные зубы маленькие. Коронки передних зубов с высоким и острым передним краем и очень широкой пяткой по заднему краю. В целом зубная система показывает признаки приспособления к растительности. Посткраниальный скелет известен не полностью, близок по типу к скелету *Moschops*. Тела позвонков укороченные. Клейтрум, по-видимому, отсутствовал. Малая берцовая кость сильно изогнутая (рис. 214). Два вида. В пермь (II зона) Европейской части СССР.

Avenantia Boonstra, 1952; *Delphinognathus* Seeley, 1892; *Moschognathus* Broom, 1914; *Moschoides* Byrne, 1937; *Moschops* Broom, 1911 (рис. 215); *Prigalion* Watson, 1914 — все из в. перми (зона Tapinocephalus) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО MOSCHOSAURIDAE HAUGHTON, 1924

Очень близки к *Moschopidae* и отличаются от последних главным образом удлинённой, полого понижающейся кпереди мордой. Утолщения на костях черепа не развиты. Заглазничная дуга тонкая, узкая. Теменная кость не достигает края височной ямы. В. пермь.

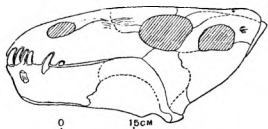


Рис. 216. *Moschosaurus longiceps* Haughton.
Череп сбоку. В. пермь Ю. Африки (Gregory, 1926)

Agnosaurus Boonstra, 1952; *Moschosaurus* Haughton, 1915 (рис. 216) — оба из в. перми (зона Tapinocephalus) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО MORMOSAURIDAE BOONSTRA, 1936

Череп большой, длинный и умеренно широкий. Морда длинная и низкая. Кости крыши черепа сильно утолщенные; развиты теменные, лобно-носовые и заглазничные костные выросты, часто сливающиеся между собой. Глазницы маленькие, округлые. Заглазничная дуга обычно широкая и массивная. Лицевая часть черепа тонкая и отделена от задней массивной части сужением. Височные ямы малы и больше в высоту, чем в ширину. Теменные кости умеренно широкие. Квадратные ветви крыловидных костей идут выше и назад за челюстной сустав, который вынесен далеко вперед и несколько опущен. Затылок резко наклонен назад, и затылочный мыщелок направлен вентрально, так что при жизни голова была наклонена вниз. Околзатылочные отростки смещены вентрально и лежат کنارужи от основной затылочной кости. Зубы однородные. Коронки зубов довольно высокие и тонкие. В. пермь.

Mormosaurus Watson, 1914; *Riebeckosaurus* Boonstra, 1954; *Struthiocephalellus* Boonstra, 1954; *Struthiocephaloides* Boonstra, 1952; *Struthiocephalus* Haughton, 1915 (рис. 217); *Struthionops* Boonstra, 1952; *Taurocephalus* Broom, 1928 — все из в. перми (зона Tapinocephalus) Ю. Африки.

ПОДОТРЯД THERIODONTIA. ТЕРИОДОНТЫ

Как правило, хищные терапсиды, с зубами, дифференцированными на режцы, клыки и коренные (щечные). Лицевая часть черепа умеренной длины, обычно несколько укороченная. Восходящие отростки предчелюстных костей сравнительно короткие. Теменные кости, как правило, узкие и зачастую образуют сагиттальный гребень. Височные ямы большие и обычно ограничиваются сверху непосредственно теменной костью. Заглазничная дуга иногда редуцируется. Заднелобная кость часто утрачивается. У прогрессивных териодонтов развивается вторичное небо за счет выростов челюстных и небных костей. Сошник в большинстве случаев непарный. Квадратные ветви крыловидных костей часто редуцируются. Фланги крыловидных костей хорошо развиты. Верхняя крыловидная кость обычно несколько расширена. Квадратные и квадратноскуловые кости малы. Зубная кость увеличена и обычно образует венечный отросток;

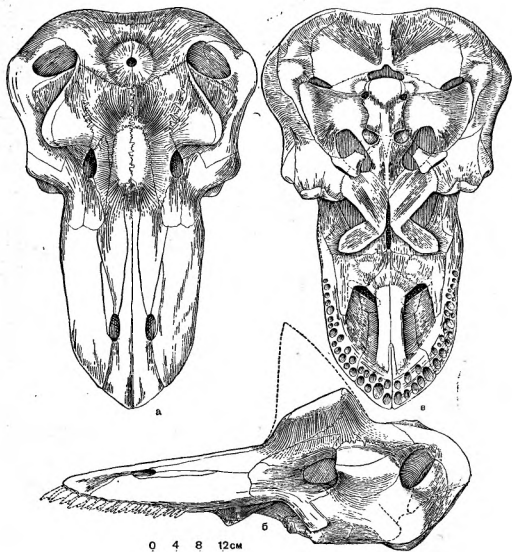


Рис. 217. *Struthiocephalus kitchingi* Brink.

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу. В. пермь Ю. Африки (Brink, 1969)

задние кости нижней челюсти иногда редуцируются. Щечные зубы могут приобретать дополнительные бугорки на коронке и иногда дифференцируются на предкоренные и коренные. В. пермь — ср. юра. Шесть надсемейств.

У прогрессивных териодонтов появляются многие признаки, сближающие их с млекопитающими. У них за счет выростов челюстных и небных костей развивается вторичное небо, теменные кости сужаются и образуют сагитальный гребень, теменное отверстие теряется. Заглазничная дуга вместе с предлобной, заднелобной и заглазничной костями исчезает. Верхняя крыловидная кость расширяется и входит в стенки мозговой коробки. Затылочный мыщелок разделяется надвое. Задние

кости нижней челюсти редуцируются, и образуется высокий венечный отросток зубной кости. Дифференцируется поясничный отдел позвоночника. Намечается переход конечностей в вертикальную плоскость. Наконец, у иктиозавров появляется дополнительное челюстное сочленение, образованное, как и у млекопитающих, чешуйчатой и зубной костями.

НАДСЕМЕЙСТВО GORGONOPSIDEA. ГОРГОНОПСЫ

Примитивные териодонты с длинным и массивным рылом, широкой и теменной областью черепа и простыми остроконечными щечными зубами; вторичного неба нет. Septomaxillare

широко выходит на поверхность черепа. Височные ямы сравнительно низкие, обращенные главным образом наружу; заглазничная и чешуйчатая кости смыкаются над верхним краем височной ямы. Теменные кости широкие, теменное отверстие почти всегда развито. Заднелобная кость неизменно сохраняется. Обычно имеется претеменная кость, расположенная впереди теменного отверстия. Чешуйчатая кость толстая, с мощным отростком, входящим сзади в скуловую дугу. Сошник непарный. В области хоан обычные ямки для нижнечелюстного клыка. Небных отверстий нет. Базиптеригиальные отростки хорошо развиты; межптеригиальные ямы исчезают; квадратные ветви крыловидных костей широко прилегают к основанию черепа, и вырезка для челюстной мускулатуры кнаружи от них очень велика. Верхняя крыловидная кость узкая. Затылочный мыщелок непарный. Зубная кость нижней челюсти с умеренно развитым веночным отростком. В верхней челюсти обычно пять сравнительно больших резцов, один очень длинный клык и не более пяти простых щечных зубов. Небные зубы, как правило, сохраняются. Лопатка узкая, со слабо выраженным акромиальным отростком; клейтрум иногда сохраняется. Подвздошная кость расширенная. Тазовый пояс без тироидного отверстия, но запирательное лобковой кости иногда увеличено. Грудина окостеневает. Фаланговая формула: 2, 3, 4, 5, 3 (4). В пермь. Пять семейств. Большинство горгонопсов — хищники, однако Ictidorhinidae могли быть лазающими, растительноядными или насекомоядными.

СЕМЕЙСТВО PHTHINOSUCHIDAE EFREMOV, 1954

Архаичные горгонопсы с черепом 20—25 см длиной. Череп высокий и узкий с большими глазницами. Есть кольцо склеротики. Теменной отдел расширен отчасти за счет выростов чешуйчатых костей. Затылок отвесный или слабо наклоненный верхней частью назад. Большое теменное отверстие расположено на костном бугре у самого края затылка. Хаонная яма очень глубокая. Сошники тонкие, сильно изогнуты вверх. Хорошо развиты небные зубы, расположенные на буграх, образованных небными костями. Боковые отростки крыловидных костей покрыты шагренью мелких зубов. Край верхней челюсти впереди клыков приподнят, как у сфенжодонтиных пеликозавров. Нижняя челюсть низкая, с приподнятым вверх симфизом; веночный отросток зубной кости не развит. В. пермь. Ромер (Roemer, 1962) выделяет это семейство в особый инфраотряд, стоящий в основании общего ствола терапсид.

Phthinosuchus Efremov, 1954 (= *Rhopalodon* in errore Seeley, 1894). Тип рода — *Phthinosuchus discors* Efremov, 1954; в пермь (II зона), СССР (Башкирия). Череп укорочен, особенно в посторбитальном отделе. Височные ямы высокие, в форме полумесяца. Скуловые дуги тонкие, сильно выгнутые наружу. Небные бугры снизу чашеобразно выгнутые. Нижняя челюсть плоская, утонченная. Корень верхнечелюстного клыка доходит до шва между предлобной и слезной костями.

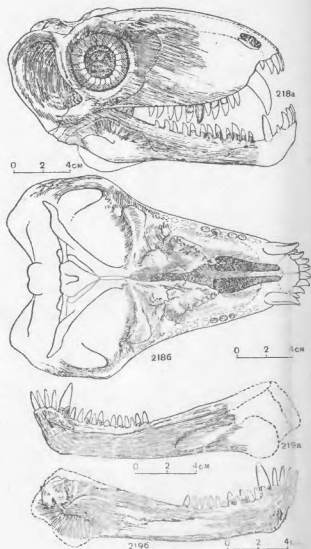


Рис. 218. *Phthinosuchus discors* Efremov.
Череп а — сбоку, б — снизу. В. пермь СССР (Башкирия) (Ефремов, 1954)

Рис. 219. *Phthinosaurus borisiaki* Efremov.

Нижняя челюсть: а — снаружи, б — с внутренней стороны.
В. пермь СССР (Башкирия) (Ефремов, 1954)

Щечные зубы уплощенные, с высокими кинжаловидными коронками. Зубная формула: $I \frac{4}{4}, C \frac{1}{1}, P c \frac{12}{12}$ (рис. 218). Один вид.

Phthinosaurus Efremov, 1938. Тип рода — *Ph. borissiakii* Efremov, 1938; в. пермь (II зона); СССР (Башкирия). Череп сравнительно удлиненный. Нижняя челюсть относительно массивная, овально-округлая в сечении; на симфизе намечается выступ нижнего края. Область челюстного сочленения смещена вверх. Зубы средней величины, с острыми верхушками и округлыми в сечении коронками. Зубная формула нижней челюсти: $I \frac{4}{4}, C \frac{1}{1}, P c \frac{12}{12}$ (рис. 219). Один вид.

СЕМЕЙСТВО ICTIDORHINIDAE BROOM, 1913

(= *Ictidosaurinidae* Huene, 1948; = *Hipposauridae* Watson et Romer, 1956)

Небольшие животные, с очень большими глазами, значительно превышающими размеры маленьких височных ям. Крыша черепа выпуклая в предглазничной области и заметно опускающаяся вниз — в заглазничной. Лобные и теменные кости очень широкие. Глазницы и височные ямы обращены наружу; последние расположены очень низко. Надглазничные гребни массивные. Теменное отверстие очень большое, окруженное массивным костным утолщением. Затылок вогнутый. Челюстное сочленение расположено немного ниже уровня зубного ряда. В. пермь.

Lemurosaurus Broom, 1949. Тип рода — *L. pricei* Broom, 1949; в. пермь (зона *Cistecephalus*), Ю. Африка. Небольшое животное с очень узкой и высокой мордой (длина черепа

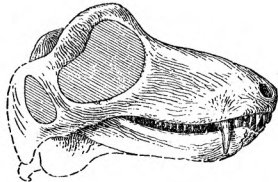


Рис. 220. *Lemurosaurus pricei* Broom.

Череп сбоку ($\times \frac{1}{2}$). В. пермь Ю. Африки (Broom, 1949)

8,6 см). Зубная формула: $I \frac{5}{5}, C \frac{1}{1}, P c \frac{8}{8}$. Щечные зубы сжаты с боков и с резкой зубчатостью по заднему краю (рис. 220). Один вид.

Hipposauroides Broom, 1940; *Hipposaurus* Haughton, 1929; *Ictidorhinus* Broom, 1913

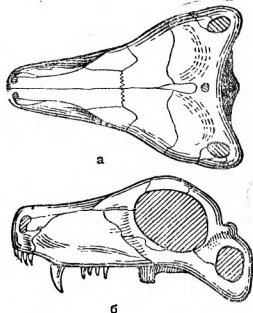


Рис. 221. *Ictidorhinus martinsi* Broom.

Череп: а — сверху, б — сбоку ($\times \frac{1}{2}$). В. пермь Ю. Африки (Broom, 1932)

(рис. 221); *Pseudohipposaurus* Boonstra, 1952 — все из в. перми Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО RUBIDGEIDAE BROOM, 1938

Очень крупные горгонопсы с черепом длиной до 40—50 см. Морда сравнительно узкая и очень высокая, особенно на уровне клыков, но заглазничная часть черепа резко расширена (расстояние между заднебоковыми углами черепа превышает 0,75 его общей длины). Глазницы небольшие, обращены наружу и слегка вперед. Заглазничная дуга очень толстая, массивная. Височные ямы небольшие, открытые сверху. Теменные кости широкие; теменное отверстие большое; предтеменная кость, по-видимому, отсутствует. Скуловая дуга массивная. Затылок высокий, наклонный, верхней частью вперед. Впереди клыка край верхней челюсти образует небольшой уступ. Отогнутая пластина угловой кости с гребнем. Небных зубов нет. В. пермь.

Clelandina Broom, 1948; *Pardocephalus* Broom, 1948; *Prorubidgea* Broom, 1940; *Rubidgea* Broom, 1938 (рис. 222); *Smilesaurus* Broom, 1948; *Tigrisaurus* Broom et Kitching, 1950 — все из в. перми Ю. Африки. *Dinogorgon* Broom,

1936 (= *Broomicephalus* Brink et Kitching, 1953; = *Dracocephalus* Brink et Kitching, 1953); в. пермь Ю. и В. Африки. ? *Tangagorgon* Boonstra, 1953; в. пермь В. Африки.

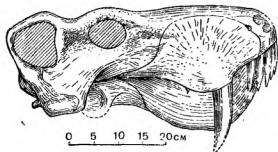


Рис. 222. *Rubidgea atrox* Broom.
Череп сбоку. В. пермь Ю. Африки (Broom, 1938)

СЕМЕЙСТВО GORGONOPSIDAE LYDEKKER, 1890

Средней величины и крупные горгонопсы с умеренно или сильно развитыми режцами и клыками. Лицевая часть черепа удлинённая, широкая, почти квадратная в сечении. Теменные кости широкие. Обычно имеется предтеменная кость. Скуловые дуги умеренно выступают наружу. Небо сводчатое. Крыловидные кости обычно соприкасаются с сошником. Зубная формула: I 5, C 1, Pс 1-7. Имеются небные зубы. В. пермь. 15 подсемейств.

Раньше к этому семейству относили большинство родов горгонопов. Колберт (Colbert, 1948) первым отметил искусственность такого объединения. Уотсон и Ромер (Watson, Romer, 1956) разделяют эту группу на 15 самостоятельных семейств.

ПОДСЕМЕЙСТВО GALESUCHINAE WATSON ET ROMER, 1956

Мелкие горгонопсы без верхнечелюстного уступа. Лобные кости широко входят в край глазниц. Височные ямы большие, но не заходят назад за уровень затылочного мыщелка. Задняя часть нижней челюсти необычно высокая. В. пермь.

Cerdodon Broom, 1915; *Eoarcetops* Haughton, 1929; *Galesuchus* Haughton, 1915; ? *Scylacognathus* Broom, 1913 — все из в. перми Ю. Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО PACHYRHININAE WATSON ET ROMER, 1956

Крупные горгонопсы без верхнечелюстного уступа. Глазницы маленькие, височные ямы большие. Высота лицевой части черепа равна

ее ширине. Лобные кости на незначительном протяжении достигают глазниц. Чешуйчатые кости разрастаются далеко назад. Затылок глубоко вогнутый. В. пермь.

Pachyrhinos Broili et Schröder, 1934 (рис. 223); в. пермь (зона *Tapinocephalus*) Ю. Африки.

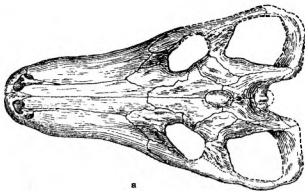


Рис. 223. *Pachyrhinos kaiserii* Broili et Schröder.
Череп: а — сверху, б — сбоку. В. пермь Ю. Африки (Broili et Schröder, 1934)

ПОДСЕМЕЙСТВО CYNARIOPSINAE WATSON ET ROMER, 1956

Лицевая часть черепа округлая сверху, не удлинённая. Предчелюстной край верхней челюсти толсто загibaется вверх. Височные ямы короткие. В. пермь.

Cynarioides Broom, 1925; *Cynariops* Broom, 1925 — оба из в. перми Ю. Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО GORGONOPSINAE LYDEKKER, 1890

Лицевая часть черепа длинная и массивная, квадратная в сечении. Край верхней челюсти с хорошо выраженным предчелюстным уступом. Скуловые дуги умеренно выступают наружу. Теменные кости широкие. В. пермь.

Gorgonops Owen, 1876 (рис. 224); *Leptotrachelus* Watson, 1921 — оба из в. перми (зона *Endothiodon*) Ю. Африки.

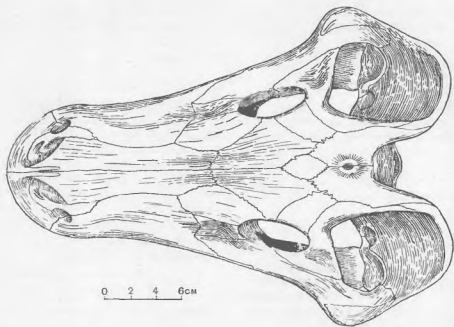


Рис. 224. *Gorgonops torvus* Owen.
Череп сверху. В. пермь Ю. Африки (Mantel, 1909)

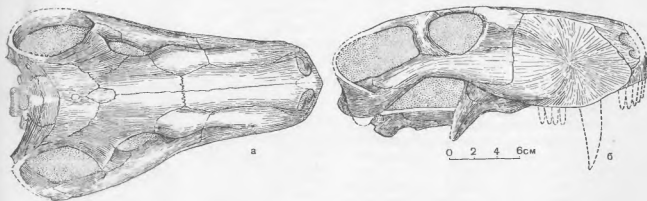


Рис. 225. *Arctops watsoni* Brink et Kitching.
Череп: а — сверху, б — сбоку. В. пермь Ю. Африки (Brink, Kitching, 1953)

ПОДСЕМЕЙСТВО SCYMNOGNATHINAE WATSON ET ROMER, 1956

Лицевая часть черепа удлиненная, квадратная в сечении. Предклыковый уступ хорошо выражен. Скуловые дуги заметно выступают наружу. Теменные кости очень широкие. Мозговая коробка с массивными околотатылочными отростками; ее дно и затылочный мыщелок утолщенные. В. пермь.

Arctops Watson, 1914 (рис. 225); *Lycaenoides* Broom, 1925 — оба из в. перми Ю. Африки. *Chiwetasaurus* Haughton, 1926; *Dixeya*

Haughton, 1926 — оба из в. перми В. Африки. *Scymnognathus* Broom, 1912 (= *Scymnosuchus* Watson, 1912); в. пермь Ю. и В. Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО AELUROSURINAE BROOM, 1903

Лицевая часть черепа длинная, высокая, но узкая. Край верхней челюсти выпуклый, поднимающийся впереди клыка, но не образующий выраженного уступа. Теменные кости широкие; скуловые дуги не выступают заметно наружу. В. пермь.

Aelurosauroides Boonstra, 1934; в пермь Ю. Африки. *Aelurosaurus* Owen, 1881; в пермь Ю. и В. (?) Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО GALERHININAE WATSON
ET ROMER, 1956

Мелкие формы с уплощенным черепом и короткой височной ямой. Скуловые дуги тонкие. Затылок резко наклонен верхней частью вперед. Затылочный мыщелок выступает назад. В. пермь.

Galerhinus Broom, 1935; в пермь (зона *Cistecephalus*) Ю. и В. Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО GORGONOGNATHINAE WATSON
ET ROMER, 1956

Крупные горгонопсы с очень длинной мордой, резко расширенной на границе предчелюстных и челюстных костей. Верхнечелюстного уступа нет. Височные ямы маленькие; скуловые дуги массивные. В. пермь.

Gorgonognathus Haughton, 1915; в пермь (зона *Cistecephalus*) Ю. и В. Африки. *Gorgonothinus* Broom, 1937; *Tigricephalus* Broom, 1948 — оба из в. перми (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО ARCTOGNATHOIDINAE WATSON
ET ROMER, 1956

Крупные горгонопсы с широкой мордой и высоко расположенными глазами. Верхнечелюстного уступа нет. Теменное отверстие, если имеется, расположено у края затылка; иногда предтеменная кость и теменное отверстие отсутствуют. Скуловые дуги широкие. В. пермь.

Arctognathoides Boonstra, 1934; *Leontcephalus*, Broom, 1940; *Leontosaurus* Broom et George, 1950 — все из в. перми (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО SCYLACOPSINAE WATSON
ET ROMER, 1956

Мелкие горгонопсы с низкой, округлой в сечении мордой. Височные ямы удлиненные. Теменные кости широкие. Скуловые дуги не выступают наружу. Лобные кости едва касаются края глазниц. Затылок наклонен верхней частью вперед. В. пермь.

Cyniscopoides Brink et Kitching, 1953; *Cynosaurus* Olson, 1937; *Galerhynchus* Broom, 1937; *Scylacops* Broom, 1913; *Syclocephalus*

Brink et Kitching, 1953 — все из в. перми (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки. *Cyniscops* Broom, 1937; в. пермь (зона *Cistecephalus*) Ю. и В. Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО SYCOSAUURINAE WATSON
ET ROMER, 1956

Средней величины горгонопсы с массивной мордой, составляющей по длине около половины черепа. Заглазничная дуга широкая. Височные ямы короткие. Скуловые дуги широкие. Лобная кость не достигает края глазниц. Предтеменной кости нет. Затылок резко наклонен верхней частью вперед. В. пермь.

Sycosaurus Haughton, 1924; в. пермь (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО ARCTOGNATHINAE WATSON
ET ROMER, 1956

Прогрессивные короткокрылые горгонопсы с короткой и округлой в сечении мордой. Нижний край верхней челюсти выпуклый. Предтеменная кость мала или отсутствует, теменные кости узкие. Нижняя челюсть массивная впереди, с очень высоким венечным отростком. В. пермь.

Arctognathus Broom, 1911; *Lycaenodontoides* Haughton, 1929 — оба из в. перми (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО AELUROSAUROPSINAE WATSON
ET ROMER, 1956

Мелкие горгонопсы с заметно уплощенным и широким рылом, составляющим почти половину общей длины черепа. Теменное отверстие соприкасается с предтеменной костью и расположено явно позади уровня заглазничной дуги. Затылочный мыщелок выступает назад. В. пермь.

Aelurosauropsis Haughton et Brink, 1954; в. пермь (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО SCYLACOPHALINAE WATSON
ET ROMER, 1956

Лицевая часть черепа короткая, высокая и узкая. Лобные кости образуют край глазниц. Височные ямы длинные; ширина крыши черепа между ними не уступает межглазничной. Симфизная часть нижней челюсти высокая; отогнутая пластинка угловой кости хорошо развита. В. пермь.

Scylacophaeus Broom, 1940; в. пермь (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО BROOMISAURINAE WATSON
ET ROMER, 1956

Лицевая часть черепа короткая, высокая и широкая, округлая сверху. Нет верхнечелюстного уступа. Височные ямы короткие и широкие, теменные кости широкие. Затылочный мыщелок выступает назад. Верхнечелюстной зубной ряд без диастемы. В. пермь.

Broomisaurus Joleaud, 1920 (= *Scymnorhinus* Broom, 1913); в. пермь (зона *Tapinoscerhalus*) Ю. Африки.

GORGONOPSIDAE INCERTAE SEDIS

Sauroctonus Bystrov, 1955. Тип рода — *Arctognathus progressus* Hartmann-Weinberg, 1938; в. пермь (татарский ярус, IV зона), СССР (Татария). Длина черепа до 25 см. Зубная формула $I \frac{5}{5}$, $C \frac{1}{1}$, $Pc \frac{5}{5}$. Нижний край верхнечелюстной кости перед клыком лишен зубов и образует пологую

ступеньку. Носовые кости узкие; межглазничная и теменная области слабо расширены. Затылок вогнутый и несколько скошенный впереди вверх. Височные ямы умеренной величины, только в задней трети вынесены за уровень затылочного суставного бугра. Предтеменная кость, по-видимому, отсутствует. Хоаны в передней части сильно расширены, образуют вместилище для клыков нижней челюсти. Ряды и группы мелких зубов на сошнике, небных и крыловидных костях. Венечный отросток зубной кости тонкий. Атлант состоит из двух несросшихся невральных дуг и самостоятельного гипоцентра. Первое шейное ребро имеется. Шейные позвонки с интерцентрами (рис. 226). Один вид.

Lycaenops Broom, 1925. Тип рода — *L. ornatus* Broom, 1925; в. пермь (зона *Endothiodon*), Ю. Африка. Длина животного около 2 м. Череп длиной 120 см. Предтеменная кость большая. Квадратная кость редуцированная. Зубная формула верхней челюсти: $I \ 5$, $C \ 1$,

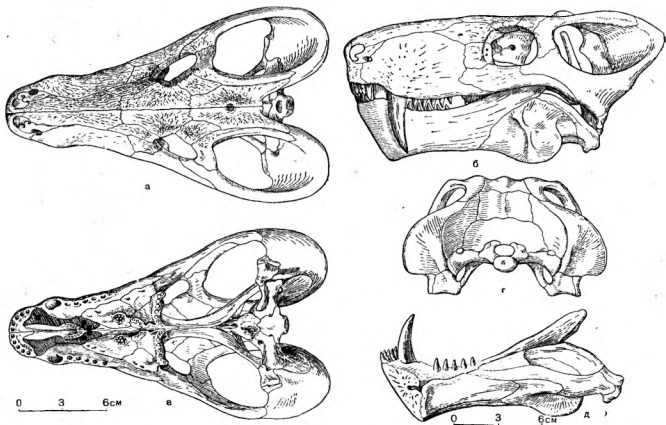


Рис. 226. *Sauroctonus progressus* Hartmann-Weinberg.

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу, г — сзади; д — нижняя челюсть с внутренней стороны. В. пермь СССР (Поволжье) (Быстров, 1955)

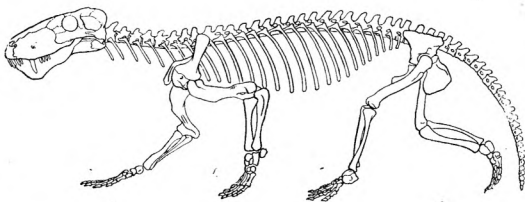


Рис. 227. *Lycanops ornatus* Broom.

Реконструкция (ж/к). В. пермь Ю. Африки (Broom, 1932)

Рс 4. Последний резец помещается на челюстной кости; клык большой, зазубренный по заднему краю; щечные зубы маленькие. 27 предкрестцовых, три крестцовых, 25—30 хвостовых позвонков. Интерцентры в шейной области. Хорошо развитые поперечные и сравнительно короткие остистые отростки. Кости конечностей сравнительно тонкие. Фаланговая формула: 2, 3, 3, 4, 3 (рис. 227). Один вид.

Aelurognathus Haughton, 1924; *Alopecorhynchus* Brink et Kitching, 1953; *Aloposauroides* Brink et Kitching, 1953; *Cedrorhinus* Broom, 1936; *Lycaenodon* Broom, 1925; *Nanogorgon* Broom et Robinson, 1948 — все из в. перми Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО INOSTRANCEIIDAE HUENE, 1948

Крупные горгонопсы с очень мощными клыками и сравнительно сильными резцами. Череп в предглазничной области и симфиз нижней челюсти очень высокие. В верхней челюсти развита предклыковая диастема, ступенька между челюстной и предчелюстной костями отсутствует. Заклыковые зубы мелкие, немногочисленные, в нижней челюсти отсутствуют. Межтеменной отдел умеренно широкий, затылок вертикальный, широкий, глубоко вогнутый, так что височные ямы, хотя и имеют умеренные размеры, на две трети своей длины вынесены за плоскость средней части затылка и челюстного сочленения. Теменное отверстие расположено почти у самого затылочного края. Небные зубы и предтеменная кость, по-видимому, отсутствуют. В. пермь.

Inostrancevia Amalitzky, 1922 (= *Amalitzkia* Pravoslavlev, 1927). Тип рода — *Inostrancevia alexandri* Amalitzky, 1922; в. пермь (татарский ярус, IV зона), СССР (Архангельская обл.). Очень крупные (длина черепа до

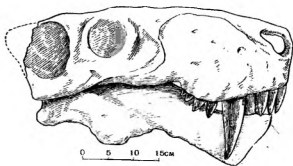


Рис. 228. *Inostrancevia alexandri* Pravoslavlev.
Череп сбоку. В. пермь СССР (Архангельская обл.)
(Православлев, 1927)

50 см). Предглазничный отдел черепа составляет 0,7 его общей длины. В верхней челюсти четыре резца, верхнечелюстной клык с ножевидными пальчатыми передним и задним краями (рис. 228). Два вида. В. пермь (татарский ярус, IV зона), СССР (Архангельская обл.).

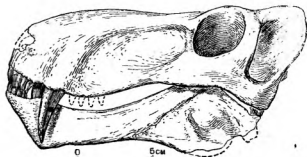


Рис. 229. *Pravoslavlevia parva*
(Pravoslavlev).

Череп сбоку. В. пермь СССР (Архангельская обл.) (Православлев, 1927)

Pravoslavlevia Vjuschkov, 1953. Тип рода — *Inostrancevia parva* Pravoslavlev, 1927, в. пермь (татарский ярус, IV зона), СССР (Архангельская обл.). Средней величины (длина черепа 20—25 см). Предглазничный отдел составляет 0,6 общей длины черепа. В верхней челюсти пять резцов; клык с округлым передним и ножевидным пальчатым задним краями (рис. 229). Один вид.

СЕМЕЙСТВО BURNETIDAE BROOM, 1923

Горгонопсы с очень причудливым строением черепа. На его крыше сложная система костных выростов: громадное вздутие на носовых костях; высокие парные надглазничные гребни; огромные рогообразные выросты на затылочном крае, образованным таблитчатыми и теменными костями; направленные в стороны и вниз выросты чешуйчатых костей. Морда низкая и суженная. Височные ямы маленькие, обращенные наружу. Скуловые дуги массив-

ные. Затылок глубоко вогнутый; задневисочное отверстие, по-видимому, отсутствует. Базисфеноидные бугры в виде низких гребней, ограничивающих широкую овальную впадину. Затылочный мыщелок маленький. Число щечных зубов достигает 11. В. пермь.

Бунстра (Boonstra, 1962) выделяет р. *Styracoecephalus* в особое семейство в составе Тарипоцефалоидеа.

Styracoecephalus Haughton, 1929; в. пермь (зона Тарипоцефалус) Ю. Африки. *Burnetia* Broom, 1923 (рис. 230); в. пермь (зона Cistecephalus) Ю. Африки.

GORGONOPSOIDAE INCERTAE SEDIS

Atoposaurus Broom, 1910; *Arctosuchus* Owen, 1876; *Cerdognathus* Broom, 1915; *Cyniscodon* Broom, 1915; *Cynodraco* Owen, 1876 (= *Cynodrakon* Owen, 1876); *Delphacognathus* Broom, 1937 (= *Astenognathus* Broom, 1915); *Eriphosoma* Broom, 1911; *Genovum* Huene, 1950;

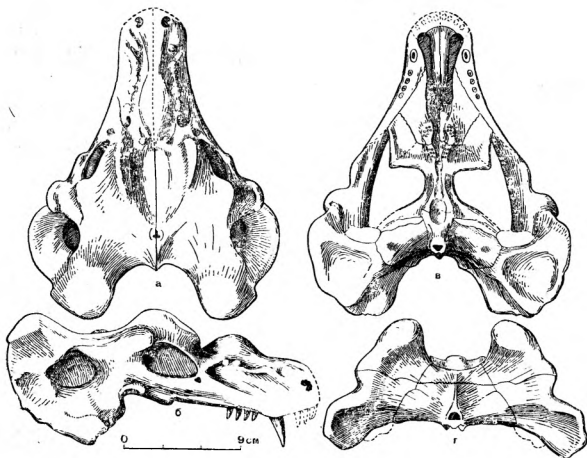


Рис. 230. *Burnetia mirabilis* Broom.

Черепа: а — сверху, б — сбоку, в — снизу, г — спереди. В. пермь Ю. Африки (Broom, 1923)

Lycosaurus Owen, 1876; *Tetraodon* Broili et Schroeder, 1936; *Tigrisuchus* Owen, 1876 — все из в. перм. Ю. Африки.

НАДСЕМЕЙСТВО GALESAUROIDEA.

ЦИНОДОНТЫ

(= *Cynodontia*)

Прогрессивные териодонты с узким рылом, значительно расширенной заглазничной частью черепа, хорошо развитым вторичным небом, образованным челюстными и небными костями, и с уплощенными коронками щечных зубов, имеющих дополнительные бугорки. *Septomaxillae* лишь незначительно выходит на поверхность черепа. Носовые кости расширены кзади, заднелобной кости нет; лобные кости малы, предлобная смыкается с заглазничной по верхним краям глазниц. Теменные кости узкие; обычно они срастаются и образуют сагиттальный гребень. Височные ямы большие и обращены главным образом вверх; заглазничная кость не смыкается с чешуйчатой по их верхнему краю. Темное отверстие мало, иногда отсутствует. Скуловая дуга обычно широкая; верхняя часть ее образована далеко вперед отступком чешуйчатой кости. Сошник непарный; небных отверстий и, обычно межтеригондных ям нет. Вырезка для челюстной мускулатуры на небе большая. Квадратные отростки крыловидных костей редуцированы; верхняя крыловидная кость расширенная и соединяется швом с передней ушной и теменной костями; наружная крыловидная кость мала. Затылок широкий, с узкой верхней затылочной костью и хорошо развитыми задними височными отверстиями. Затылочный мыщелок двухраздельный или парный. Сфеноид часто не окостеневает. Квадратная и квадратноскуловая кости очень маленькие, располагающиеся в вырезке нижнего края чешуйчатой кости. Нижняя челюсть с очень длинной зубной костью, образующей высокий венечный отросток, и с укороченными задними костями. Имеется один большой клык и 7—16 щечных зубов. Небных зубов нет. В позвоночнике обособливается хорошо выраженный поясничный отдел с резко укороченными ребрами, что связывают с развитием мышечной диафрагмы. Иногда на позвонках развиваются дополнительные отростки — анафизы. В крестце три — восемь позвонков. Лопатка расширенная, с хорошо выраженным акромияльным отростком; клейтрума нет; грудина не окостеневает. Коракоиды маленькие. Подвздошная кость широко разрастается вперед и вверх вдоль крестца. Между лобко-

вой и седалищными костями имеется хорошо выраженное тироидное отверстие. Плечевая кость обычно с эктэпикондильным отверстием. Фаланговая формула: 2, 3, 4, 4, 3; предпоследние фаланги III и IV пальцев резко укорочены. В. перм. — триас. Восемь семейств.

В эволюции цинодонтов характерно постепенное приобретение прогрессивными формами признаков, свойственных млекопитающим. У них намечается переход конечностей из горизонтальной плоскости в вертикальную, щечные зубы усложняются, число смен их уменьшается и намечается дифференциация между передними щечными («ложнокоренными») и задними щечными («истинными коренными»). В некоторых случаях «истинные коренные зубы» цинодонтов, как и у млекопитающих, не имеют смены, однако корни зубов всегда остаются простыми (нераздвоенными). По некоторым косвенным признакам допускают развитие у цинодонтов теплокровности, а иногда и живорождения. Для головного мозга цинодонтов характерно увеличение обонятельных долей и мозжечка.

СЕМЕЙСТВО PROCYNOSUCHIDAE BROOM, 1937

Небольшые примитивные цинодонты с черепом длиной 10—15 см. Вторичное небо неполное, и по крайней мере у *Procynosuchus* челюстные и небные кости не смыкаются по средней линии. Задний край вторичного неба на уровне шестой-седьмой пар заклыковых зубов. Лицевая часть черепа сравнительно удлиненная. Височные ямы большие. Теменное отверстие сохраняется. Квадратная и квадратноскуловая кости сравнительно большие. Затылочный мыщелок слегка двухраздельный. Заднее височное отверстие на уровне затылочного. Яремные отверстия расположены сравнительно высоко. Зубная кость составляет не более двух третей общей длины нижней челюсти. Венечный отросток сравнительно небольшой. В верхней челюсти шесть резцов, 8—13 щечных зубов и два-три клыка, из которых удлинен лишь задний. Коронки заклыковых зубов несут зачаточные дополнительные бугорки; обычно общее число бугорков равно трем. Посткраниальный скелет известен только у *Leavachia*. Предкрестцовых позвонков 26. Коракоиды и межключица сравнительно хорошо развиты. В. перм.

Galeophrys Broom, 1948 (= *Galecranium* Broom, 1948); *Leavachia* Broom, 1948 (= *Aelurodraco* Broom et Robinson, 1948); *Nanictosuchus* Broom, 1940; *Paracynosuchus* Parrington, 1936; *Scalopocynodon* Brink, 1961 — все из в. перм. (зона Cistecephalus) Ю. Африки.

Procynosuchus Broom, 1937 (рис. 231); в. пермь (зона *Cistecephalus*) Ю. и В. Африки. *Parathrinaxodon* Parrington, 1936; в. пермь (зона *Cistecephalus*) В. Африки.

СЕМЕЙСТВО GALESURIDAE, LYDEKKER, 1890

(= *Thrinaxodontidae* Watson et Romer, 1956)

Небольшой и средней величины примитивные цинодонты с полным вторичным небом, но еще хорошо развитыми задними костями нижней челюсти. Лобные кости невелики и входят в края глазниц. Теменное отверстие сохраняется. Височные ямы очень велики, и скуловые дуги широко выступают наружу. Заглазничная дуга обычно тонкая. Квадратная кость маленькая. Яремные отверстия расположены низко на черепе. Небные кости кзади расходятся и не на всем протяжении образуют вторичное небо. Нижняя челюсть с хорошо развитым венечным отростком. Число резцов колеблется от четырех до шести; имеются только один клык, щечных зубов до 13. По-видимому, все щечные зубы многократно замещались при жизни, по крайней мере задние щечные зубы имеют различное число дополнительных бугорков; передние щечные зубы построены проще и иногда называются предкоренными. В. пермь — н. триас.

Род *Cynosaurus*, у которого передние щечные зубы не имеют дополнительных бугорков, иногда выделяют в особое семейство.

Percynosodon Sushkin, 1929. Тип рода — *P. sushkini* Woodward, 1930; в. пермь (татарский ярус, IV зона), СССР (Архангельская обл.). Небольшой цинодонт, с черепом около 10 см длиной при максимальной ширине 7,3—7,5 см. Череп с сильно расширенной височной областью и с суженной, сжатой позади клыков мордой. Глазницы обращены вперед и немного наружу. Длина височных ям составляет примерно половину длины черепа. Межптеригоидная яма развита. Сагиттальный гребень высокий, острый; теменное отверстие в передней его части рудиментарное. Позади поздней в челюстной кости крупные сквозные отверстия для клыка нижней челюсти. Зубная формула: $\frac{15}{6}$ или $\frac{6}{6}$, $\frac{C^1}{1}$, $\frac{P_{12}^{12}}{12}$. Три передних послеклыковых зуба маленькие, конические; коронки остальных щечных зубов многовершинковые, с большим центральным конусом и развитыми на его стенках добавочными бугорками в числе от нуля до восьми. Затылок широкий, треугольный. Вторичное небо оканчивается на уровне восьмого-девятого щечного зуба, причем задние края образующих его небных костей расходятся от срединной плоскости под

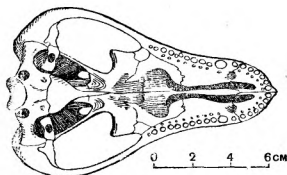


Рис. 231. *Procynosuchus rubidgei* Broom.
Череп снизу. В. пермь Ю. Африки (Romer, 1956)

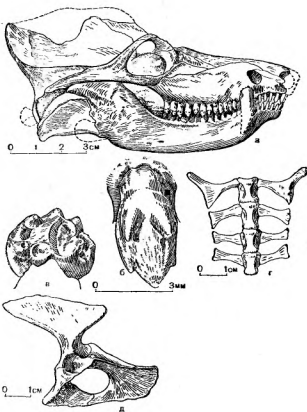


Рис. 232. *Percynosodon sushkini* Woodward:
а — череп сбоку; б — коренной зуб снаружи; в — коренной зуб сверху; г — крестец; д — таз, левая половина. В. пермь СССР (Архангельская обл.) (Конжукова, 1948)

углом до 45°. Нижняя челюсть с вытянутым вперед симфизным отделом. Зубная кость с мощным венечным отростком. Предкрестцовые позвонки амфицелльные, несут ребра; всего в крестце четыре позвонка. Верхний отросток подвздошной кости сильно разрастается вперед. Тироидное отверстие очень большое,

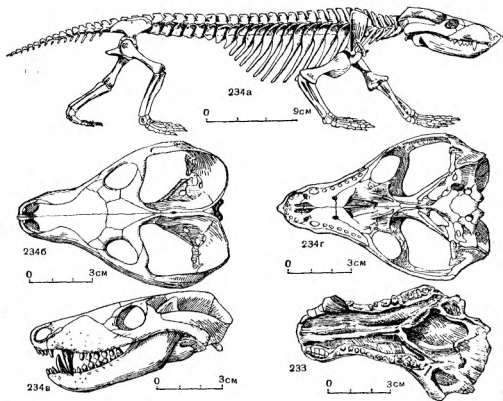


Рис. 233. *Dvinia prima* Amalitzky.

Череп снизу. В. пермь СССР (Архангельская обл.) (Амалитский, 1922)

Рис. 234. *Thrinaxodon liorhinus* Seeley.

а — реконструкция; череп: б — сверху, в — сбоку, г — снизу. В. пермь Ю. Африки (а — Brink, 1957; б — г — Romer, 1956)

почти круглое. Полость таза большая. Бедренная кость стройная, с хорошо выраженной головкой (рис. 232). Один вид. Возможно, этот род принадлежит сем. Procyonodidae.

Dvinia Amalitzky, 1922. Тип рода — *D. prima* Amalitzky, 1922; в. пермь (татарский ярус, IV зона), СССР (Архангельская обл.). Известен по неполным остаткам. Отличается от *Permocynodon* несколько большими размерами (длина черепа 15 см) и незначительными особенностями в форме костей и зубов. Во вторичном небе узкая щель на уровне клыков. В верхней челюсти один клык и 12—13 щечных зубов (рис. 233). Один вид.

Возможно, синоним *Permocynodon*.

Cynosaurus Schmidt, 1932 (= *Cynosuchus* Owen, 1876; = *Cynosuchoides* Broom, 1931); *Nanictosaurus* Broom, 1936 — оба из в. перми (зона Cistecephalus) Ю. Африки. *Notictosaurus* Broom, 1936; *Nythosaurus* Owen, 1876 — оба из в. перми (зона Cistecephalus) и н. триаса (зона Lystrosaurus) Ю. Африки. *Galesaurus* Owen, 1859 (= *Glochinodon* Hoern, 1916; = *Glochinodontoides* Naughton, 1924); *Platycraniellus* Hoern, 1917 (= *Platycranion* Hoe-

ren, 1916); *Thrinaxodon* Seeley, 1894 (= *Lctidopsis* Broom, 1924) (рис. 234); ? *Micriclodon* Broom, 1937 — все из н. триаса (зона Lystrosaurus) Ю. Африки. *Sysphinctostoma* Broili et Schroeder, 1936; н. триас (зона Cynognathus) Ю. Африки. *Sinognathus* Young, 1959, н. триас Китая.

СЕМЕЙСТВО CYNOGNATHIDAE SEELEY, 1895

Средней величины и крупные (до 2 м) прогрессивные динозавры с полным вторичным небом и значительно редуцированными задними костями нижней челюсти. Предглазничная часть черепа узкая и обычно несколько укороченная. Височные ямы очень велики, скуловые дуги массивные и широко выступают наружу; их верхний край расположен много ниже сагиттального гребня; сзади скуловые дуги широко соединяются с мозговой коробкой. Теменное отверстие мало или отсутствует. Чешуйчатая кость с желобком для наружного слухового прохода. Заглазничная дуга широкая. Небные кости смыкаются очень широко. Квадратноскуловые и квадратные кости редуцированы. Нижнезадний угол зубной кости выступает назад от края нижней челюсти,

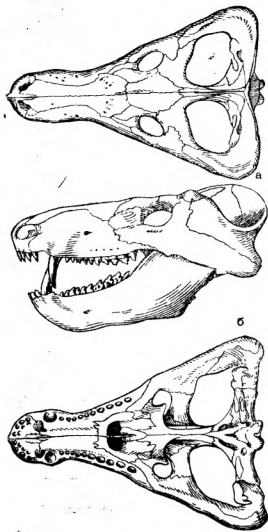


Рис. 235. *Cynognathus crateronotus* Seeley.

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу (X $\frac{1}{4}$). Н. триас Ю. Африки (Romer, 1956)

задние кости нижней челюсти редуцированы. В позвоночнике шесть-семь шейных, 17—18 грудных, четыре-пять поясничных и три-четыре крестцовых позвонка. Задние ребра расширенные. Тазовый пояс с укороченной седалищной костью и хорошо развитым запирательным отверстием. Н. триас — ср. (в. ?) триас. Пять-шесть родов.

Cynognathus Seeley, 1895 (= *Lycognathus* Broom, 1913; = *Lycaenognathus* Broom, 1915; = *Cynidiognathus* Haughton, 1922; = *Cynogomphus* Broom, 1932) (рис. 235); *Karroomys* Broom, 1903; *Tribolodon* Seeley, 1894 — все из н. триаса (зона *Cynognathus*) Ю. Африки. ? *Belesodon* Huene, 1936; *Chiniquodon* Huene, 1936 (рис. 236) — оба из ср. триаса Ю. Америки. ? *Pachygenelus* Watson, 1913; в триас Ю. Африки.

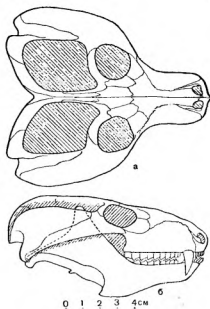


Рис. 236. *Chiniquodon thetonicus* Huene.

Череп: а — сверху, б — сбоку; ср. триас Ю. Америки [(Huene, 1956)]

СЕМЕЙСТВО GOMPHOGNATHIDAE SEELEY, 1895

Небольшие прогрессивные цинодонты с полным вторичным нёбом, резко редуцированными задними костями нижней челюсти и расширенными поперечно-щечными зубами, хорошо дифференцированными на «предкоренные» и «коренные». Предглазничная часть узкая, недлинная, височные ямы очень большие и массивные, скуловые дуги резко выступают наружу. Верхний край скуловых дуг расположен на уровне сагиттального гребня, сзади он соединяется с мозговой коробкой выраженным сужением. Наружный слуховой желобок на чешуйчатой кости хорошо выражен. Заглазничные дуги сужены. Теменное отверстие малю или отсутствует. Квадратная и квадратноскуловые кости редуцированы. Зубная кость выступает ниже задних костей нижней челюсти и имеет очень высокий венечный отросток; задние кости нижней челюсти резко редуцированы и входят в желобок на внутренней поверхности зубной. Имеется 24 резца и один клык. Щечные зубы расширены поперечно и имеют хорошо выраженные дополнительные бугорки. Смена зубов ограниченная; задние зубы, по-видимому, не имеют смены и развиваются сравнительно поздно. «Новорожденные» особи имеют очень небольшое число просто устроенных «предкоренных» зубов (Brink, 1957). Поясничный отдел позвоночника выражен очень хорошо,

задние грудные ребра направлены поперечно к длинной оси тела и широко перекрывают друг друга расширенными краями. Н.—ср. триас. Три подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО GOMPHOGNATHINAE,
SEELEY, 1895

Щечные зубы не имеют центральной вершинки, но по их наружному и внутреннему краям развито несколько мелких бугорков. Новорожденные особи имеют всего четыре «предкоренных» зуба, у взрослых число щечных зубов возрастает до 15. Н.—ср. триас.

Cynochampsia Owen, 1860; *Diademodon* Seeley, 1894 (= *Gomphognathus* Seeley, 1895;

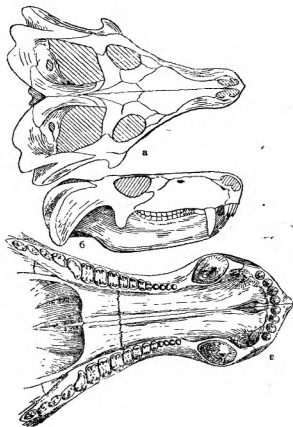


Рис. 237. *Diademodon* Seeley.

Череп *D. brauni* (Seeley): а — сверху ($\times \frac{1}{2}$); б — сбоку ($\times \frac{1}{2}$); в — череп *D. mastacius* (Seeley) ($\times \frac{1}{2}$). Н. триас Ю. Африки (а, б — Broom, 1932; в — Brink, 1957)

= *Diastemodon* Seeley, 1907; = *Octagomphus* Broom, 1919; *Microhelodon* Broom, 1931) (рис. 237); *Gomphodontoides* Brink et Kitching,

1951; *Protacmon* Watson, 1920; *Trirachodon* Seeley, 1894 (? = *Inusitatodon* Brink et Kitching, 1953; *Trirachodontoides* Broom, 1932 — все из н. триаса (зона *Cynognathus*) Ю. Африки. ? *Ordosiodon* Young, 1961; н. (ср. ?) триас Китая; *Aleodon* Crompton, 1955; *Cricodon* Crompton, 1955 (рис. 238); *Theropsodon* Huene, 1950 — все из ср. триаса Ю. Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО GOMPHODONTOSUCHINAE
HUENE, 1936

Очень близки к *Diademodontinae*. Коронки щечных зубов верхней челюсти треугольные, направленные вершиной внутрь; коронки нижнечелюстных зубов овальные. Число щечных зубов уменьшено (иногда до шести). Ср. триас.

Gomphodontosuchus Huene, 1928; ср. триас Ю. Америки, сомнительные остатки обнаружены в ср. триасе В. Африки (рис. 239).

ПОДСЕМЕЙСТВО TRAVERSODONTINAE HUENE, 1936

Щечные зубы имеют серповидные бугорки, расположенные поперечно. На верхнечелюстных зубах имеется по три бугорка, на нижнечелюстных по два. Ср. триас.

Scalenodon Crompton, 1955 (рис. 240); ср. триас В. Африки. *Scalenodontoides* Crompton, 1957; ср. триас Ю. Африки. *Traversodon* Huene, 1936 (рис. 241); ср. триас Ю. Америки.

Условно к этому же подсемейству отнесены роды *Exaeraton* Cabrera, 1943; *Theropsis* Cabrera, 1943 — все из ср. триаса Ю. Америки.

GALESAUROIDEA INCERTAE SEDIS

Kunminia Young, 1947. Тип рода — *K. minima* Young, 1947; в. триас Китая (Юньнань). Небольшое животное. Череп удлинённый. Глазницы и височные ямы большие. Заднелобные кости, по-видимому, имеются, заглазничные отсутствуют. Лобные кости малые, слезные — велики. Мозговая капсула расширена, объем мозговой полости очень велик. Нижняя челюсть низкая, венечный отросток незначительный. 10 щечных зубов. Коронки их высокие, слабо усложненные; корни слабо разделенные. Один вид.

Lycorhinus Haughton, 1924; в. триас Ю. Африки.

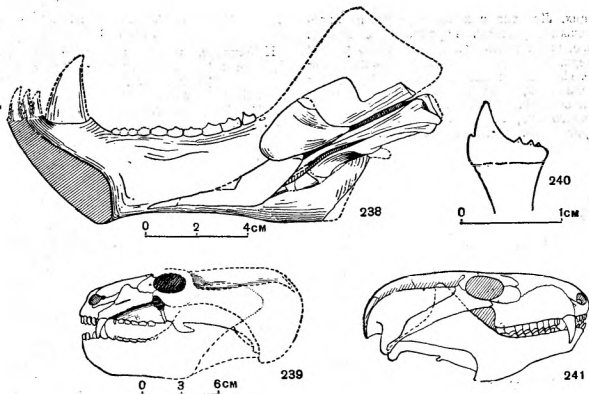


Рис. 238. *Cricodon metabolus* Crompton.

Нижняя челюсть с внутренней стороны. Ср. триас В. Африки (Crompton, 1955)

Рис. 239. *Gomphodontosuchus brasiliensis* Huene.

Череп сбоку. Ср. триас Ю. Америки (Huene, 1956)

Рис. 240. *Scalenodon* Crompton.

Щечный зуб с жевательной поверхности. В. триас В. Африки (Crompton, 1955)

Рис. 241. *Traversodon stahlekeri* Huene.

Череп сбоку (x0,3). Ср. триас Ю. Америки (Huene, 1956)

НАДСЕМЕЙСТВО TRITYLODONTOIDEA. ТРИТИЛОДОНТЫ

Прогрессивные потомки цинодонтон, перешедшие к растительноядному питанию и по ряду признаков приблизившиеся к млекопитающим. Череп с узкой и заметно укороченной лицевой частью, огромными височными ямами, сливающимися с глазницами, и с широко выступающими наружу скуловыми дугами. Предлобные, заднелобные и заглазничные кости утрачены, лобные образуют края глазницы; теменные кости узкие и почти всегда образуют сагиттальный гребень. Теменное отверстие нет. Заглазничная дуга полностью утрачена. Вторичное небо хорошо развито, и небные кости широко сливаются по средней линии. Поперечные и квадратные ветви крыловидных костей редуцированы. Межптеригоидных ям и небных отверстий нет. Верхняя

крыловидная кость расширена и соединяется швом с передней ушной костью. Чешуйчатая кость с хорошо выраженным желобком для наружного слухового прохода; квадратная кость редуцирована. Нижняя челюсть почти целиком образована разросшейся массивной костью с громадным вентральным отростком; задние кости нижней челюсти редуцированы и располагаются в желобке на внутренней поверхности зубной кости. Резцы отделены от щечных зубов диастемой, клыков нет, щечные зубы расширенные, с низкими коронками и продольными рядами бугорков. Небных зубов нет. Предкрестцовых позвонков 26, крестцовых три. Все предкрестцовые позвонки (кроме атланта) несут ребра, но имеются хорошо обособленные шейный отдел из семи позвонков и поясничный из трех позвонков. Пояс конечностей по строению очень сходен с поясами конечностей однопроходных млекопита-

тающих. Лопатка с хорошо развитым акромияльным отростком. Грудина окостеневает. Подвздошная кость направлена резко вперед и вверх. Тироидное отверстие хорошо выражено. Плечевая и бедренная кости с округлыми головками, но расположены в горизонтальной плоскости. Пяточная кость не образует пяточного бугра. Известны сумчатые кости. В. триас — ср. юра. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО TRITHELEDONTIDAE BROOM, 1912

Небольшие, плохо известные животные. Щечные зубы с одним продольным рядом заостренных бугорков. Диастема между резцами и щечными зубами хорошо выражена; резцы однородные, неспециализированные. В. триас.

Tritheledon Broom, 1912; в. триас Ю. Африки.

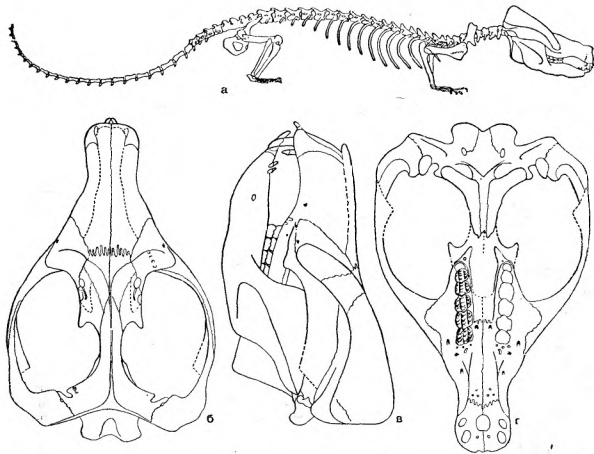


Рис. 242. *Oligokyphus* Hennig

а — реконструкция ($\times 1/2$); череп; б — сверху, в — сбоку, г — снизу ($\times 1$); Н. юра Англии (Kühne, 1956)

СЕМЕЙСТВО TRITYLODONTIDAE COPE, 1884

Носовое отверстие непарное. Морда низкая. Квадратная кость рыхло соединена с чешуйчатой. Нижняя челюсть без венецной кости. Вторичное небо достигает середины длины черепа. Зубная формула: I 2—3, C0, Pс 5—7. Верхние резцы выступают вперед. Верхние щечные зубы несут по три продольных ряда серповидных бугорков, нижние — по два. В. триас — ср. юра.

Oligokyphus Hennig, 1922 (= *Mucrotherium* E. Huene, 1933; = *Uniserium* E. Huene, 1933). Тип рода — *O. triserialis* Hennig, 1922; рэт — лейас, Германия. Небольшое животное с черепом длиной около 90 мм. Предчелюстная кость очень короткая, сагиттальный гребень высокий. Скуловая дуга сравнительно тонкая, округлая. Задние височные ямы расположены на уровне верхнего края затылочного отверстия. Зубная формула: I 3, C 0,

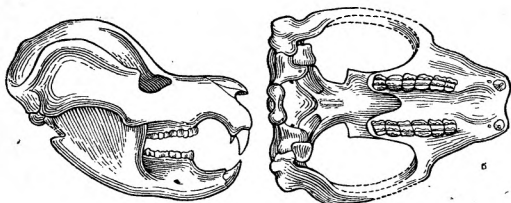


Рис. 243. *Bienotherium gunnannense* Young.
Череп: а — сбоку, б — снизу ($\times 1/2$). В. триас Китая (Ниепе 1956)

Рс 6—7. Вторая пара верхних и первая пара нижних резцов резко увеличена, остальные резцы слабые. Щечные зубы имеют до 11 бугорков в каждом продольном ряду (рис. 242). Три вида. В. триас — н. юра 3. Европы.

Triglyphus Fraas, 1886; в. триас 3. Европы. *Likhoelia* Ginsburg, 1961; *Tritylodont* Owen, 1884 — оба из в. триаса Ю. Африки. *Bienotherium* Young, 1949 (рис. 243); *Lufjengia* Chow, 1959; *Tritylodontoides* Fourie, 1963 — все из в. триаса Китая. *Chalepotherium* Simpson, 1928; в. триас — н. юра 3. Европы. *Stereognathus* Charlesworth, 1855; ср. юра 3. Европы.

НАДСЕМЕЙСТВО SCYLACOSAUROIDEA.

ТЕРОЦЕФАЛЫ

(= Therocephalia)

Мелкой и средней величины примитивные териодонты. Череп массивный, обычно несколько уплощенный, с узкими теменными костями, широко разделяющими заглазничные и чешуйчатые я образующими главную часть верхнего края височных ям. Морда умеренно удлиненная, низкая, широкая. Скуловая и глазничные дуги обычно узкие; теменное отверстие маленькое; теменные кости часто образуют сагиттальный гребень. Предтеменной кости нет, заднелобная обычно сохраняется. Отросток чешуйчатой кости не заходит далеко вперед по скуловой дуге. Квадратная и квадратноскуловая кости маленькие. Основание черепа короткое. Базисфеноидные бугры умеренно развиты. Рострум парасфеноида с вентральным килем, заходящим далеко назад, в область базитеригонидного сочленения. Сфензатмид имеется. Вторичное небо отсутствует или зачаточное. Межитеригонидные ямы

шеловидные. Сошник парный. Небные (подглазничные) отверстия обычно большие. Вырезка для челюстной мускулатуры на вентральной поверхности черепа заходит далеко вперед кнаружи от экзотеригоида. Крыловидные кости соприкасаются друг с другом впереди межитеригонидных ям; с основанием черепа они сочленяются посредством треугольных пластинок, расположенных на квадратных ветвях. Верхняя крыловидная кость расширенная, но не образует шовного соединения с передней ушной костью. Затылок обычно низкий и широкий, затылочный мыщелок непарный. Нижняя челюсть высокая, но симфиз слабый. Задние кости нижней челюсти хорошо развиты. Зубная кость с небольшим веночным отростком. В верхней челюсти семь резцов, один-два клыка и не более девяти щечных зубов, не имеющих дополнительных бугорков на коронке. Небные зубы развиты лишь как исключение. Посткраниальный скелет плохо известен. Имеется клейтрум. Лопатка со слабым акромиальным отростком. Тироидное отверстие мало или отсутствует. Плечевая кость с энтипикондильным отверстием. Фаланговая формула: 2, 3, 3, 3, 3. В. пермь. Семь семейств.

Главная масса тероцефалов описана из Ю. Африки, но их остатки известны также в верхнепермских отложениях В. Африки, Европейской части СССР и 3. Китая. Большинство тероцефалов — хищники, некоторые, возможно, были падальщиками. *Euchambersia* была ядовитым животным. Первые тероцефалы описаны в конце прошлого столетия Оузом и Сили. Группа была установлена Брумом (Broom, 1903). Позднее Брум (Broom, 1903) из состава тероцефалов выделил горгонисов, а Уотсон — бауриаморфов (Watson, 1914a).

СЕМЕЙСТВО PRISTEROGNATHIDAE BROOM, 1908

Средней величины примитивные тероцефалы с высокой и округлой мордой, увеличенными резцами и одним большим клыком; только у *Porosteognathus* имеется два верхнечелюстных клыка. Лобные и предлобные кости большие, заднелобные всегда развиты. Теменное отверстие сравнительно большое. Затылок высокий, треугольный. Зубная кость с прямым нижним краем. Зубная формула: $\frac{2-7}{3}, C \frac{1-2}{4}, P \frac{3-9}{9}$. В. пермь.

Porosteognathus Vjuschkov, 1954. Тип рода — *P. efremovi* Vjuschkov, 1954; в. пермь (II зона), СССР (Татария). Средней величины хищное животное. Зубная формула верхней челюсти: I 6, C 2, P 9. Оба клыка велики. Межвисочный гребень очень узкий, у самцов он в полтора раза выше, чем у самок. Канал пинеального органа широкий, расположен в

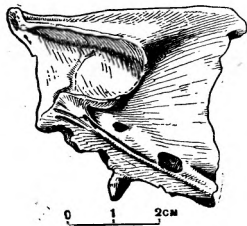


Рис. 244. *Porosteognathus efremovi* Vjuschkov.

Фрагмент верхней челюсти. В. пермь СССР (Татария) (Выюшков, 1954)

передней части теменных костей, слегка наклонен назад. Заглазничные кости лишь слегка заходят на стенки теменных. Височные ямы и мозговая полость укорочены (рис. 244). Один вид.

Возможно, этот род следует относить к сем. Trochosuchidae.

Alopecognathus Broom, 1915; *Alopecorhinus* Broom, 1912; *Cynariognathus* Broom, 1931; *Glanosuchus* Broom, 1904; *Hyorhynchus* Seeley, 1889; *Ictidoparia* Broom, 1925; *Lycedops* Broom, 1935; *Maraisaurus* Boonstra, 1953; *Pristerognathoides* Boonstra, 1954; *Pristerognathus* Seeley, 1895; *Pristerosaurus* Boonstra,

1954; *Ptmolestes* Boonstra, 1954; *Scylacoides* Broom, 1915; *Scymnosaurus* Broom, 1903; *Therioides* Boonstra, 1953; *Walteria* Brink et Kitching, 1951; ? *Notaelurodon* Broom, 1936; ? *Tamboeria* Seeley, 1904 — все из в. перми (главным образом, зона Tapinocephalus) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО SCYLACOSAURIDAE BROOM, 1903

Небольшие и средней величины тероцефалы, очень близкие к Pristerognathidae, но обладающие двумя клыками, из которых передний очень маленький. В. пермь — н. триас (?).

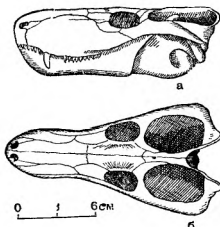


Рис. 245. *Scylacosaurus slateri* Broom.

Череп: а — сбоку, б — сверху. В. пермь Ю. Африки (Huene, 1956)

Akidnognathus Haughton, 1918; *Cerdops* Broom, 1948; *Cerdosuchus* Broom, 1936; *Ictidosaurus* Broom, 1903; *Scylacorhinus* Broom, 1915; *Scylacosaurus* Broom, 1903 (рис. 245) — все из в. перми Ю. Африки. *Cerdosuchoides* Broom, 1936; ? н. триас (зона *Lystrosaurus*) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО ALOPECODONTIDAE BROOM, 1932

Небольшие и средней величины тероцефалы, близкие к Pristerognathidae, но с двумя маленькими клыками, расположенными в челюстной кости впереди большого, постоянно функционирующего. Морда обычно низкая. В. пермь. Род *Urumchia*, обладающий лишь одним клыком, отнесен сюда условно.

? *Urumchia* Young, 1953. Тип рода — *U. ili* Young, 1953; в. пермь Китая (Синцзян). Череп с укороченной и массивной мордой, слегка сжатый позади клыков. Глазницы боль-

шие, направленные в стороны и слегка вперед и вверх. Имеется сагиттальный гребень, протягивающийся до задней части носовых костей. Теменное отверстие мало. Симфиз нижней челюсти сравнительно мощный. Зубная формула: $I_{\frac{5}{5}}, C_{\frac{1}{1}}, P_{\frac{7}{8}}$. Мелкие зубы на крыловидных дугах. Посткраниальный скелет неизвестен (рис. 246). Один вид.



Рис. 246. *Urumchia ili* Young, 1953.

Череп сбоку ($\times 1/2$). В. пермь, Китай (Хуане, 1956)

Alopecideops Broom, 1932; *Alopecodon* Broom, 1932; *Pardosuchus* Broom, 1908 — все из в. перми (зона Tapinocephalus) Ю. Африки. *Ictidochampsia* Broom, 1948; в. пермь (зона Cistecephalus) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО ANNIDAE VJUSCHKOV, 1954

Небольшие и средней величины тероцефалы. Два клыка в верхней челюсти, передний клык мал. Зачаточные небные выросты на верхнечелюстных костях. Крыловидные кости несут зубы. Нижняя скуловая и заглазничные дуги узкие. Теменное отверстие отсутствует. В. пермь.

Anna Amalitzky, 1922. Тип рода — *Anna petri* Amalitzky, 1922; в. пермь (татарский ярус, IV зона), СССР (Архангельская обл.). Хищные тероцефалы с черепом длиной до 25 см. Череп уплощен. Предглазничная часть расширена, затылок низкий, широкий. Межптеригоидные ямы малы. Зубная кость высокая, узкая, с хорошо развитым венечным отростком. Фисочные ямы широкие, короткие, субквадратные. Околозатылочные отростки длинными и прочно срастаются с чешуйчатыми костями. Зубная формула: $I_{\frac{5}{3}}, C_{\frac{2}{1}}, P_{\frac{6}{6}}$. Послеклыковых диастем нет. Посткраниальный скелет не изучен (рис. 247). Один вид.

Chthonosaurus Vjuschkov, 1954. Тип рода — *Ch. velocidens* Vjuschkov, 1954; в. пермь (татарский ярус, IV зона), СССР (Оренбургская обл.). Небольшой тероцефал с черепом длиной не свыше 20 см. Череп вытянут, предглазничная часть удлинена и

сужена. Затылок довольно высокий. Заднеглазничная дуга очень узкая. Околозатылочный отросток укорочен, расширен, примыкает к чешуйчатой кости, но не срастается с ней. Межптеригоидные ямы большие. Зубная формула: $I_{\frac{3+?}{2}}, C_{\frac{2}{1}}, P_{\frac{6}{5+?}}$. Все зубы в сече-

нии округлые. Передний верхнечелюстной клык маленький, после клыков — большие диастемы. Посткраниальный скелет почти не известен (рис. 248). Один вид.

СЕМЕЙСТВО LYCOSUCHIDAE BROOM, 1910

Средних размеров тероцефалы с пятью — шестью резами и двумя большими функционирующими верхнечелюстными клыками. В остальном близки к *Pristerognathidae*. В. пермь более уплощенный, морда шире и ниже, сагиттальный гребень выше, а затылок шире, чем у последних. В. пермь.

hyaenosuchus Broom, 1908; *Trochorhinus* Broom, 1936; *Trochosuchus* Broom, 1908 (= *Trochosaurus* Haughton, 1915) — все из в. перми (зона Tapinocephalus) Ю. Африки. *lycosuchus* Broom, 1902 (рис. 249); в. пермь (зоны Tapinocephalus и Endothiodon) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО WHAITSIIDAE HAUGHTON, 1918

Средней величины тероцефалы с массивным, укороченным и расширенным черепом. Морда крайне широка и несколько уплощена. Теменное отверстие маленькое. Заднелобной кости нет. Сагиттальный гребень обычно имеется. Околозатылочные отростки сильно развиты. У большинства имеется зачаточное вторичное небо, образованное отростками челюстных костей, смыкающимися с непарным сошником и полностью разделяющими хоаны на передний и задний отделы. Небные отверстия малы или отсутствуют. Межптеригоидных ям нет, или они зачаточные. Верхняя крыловидная кость широкая. Нижний край челюстной кости направлен косо внутрь. Нижняя челюсть с выпуклым нижним краем и хорошо выраженным венечным отростком. Вырезка угловой кости развита исключительно сильно. Зубная система сильно видоизменена; в верхней челюсти имеется пять резов и один хорошо развитый клык; щечные зубы обычно отсутствуют или представлены лишь двумя — пятью рудиментарными; возможно, они были замещены роговым клювом. Посткраниальный скелет довольно массивный. В. пермь — н. триас.

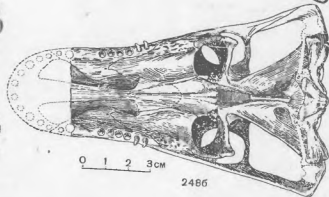
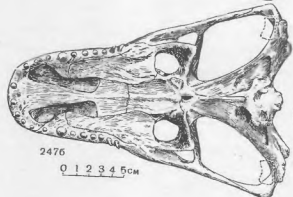
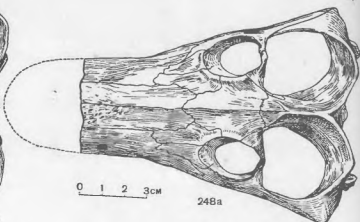
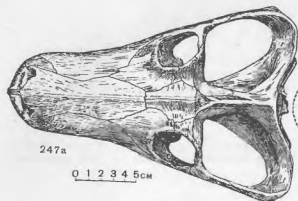


Рис. 247. *Anna petri* Amalitzky.

Череп: а — сверху, б — снизу. В. пермь СССР (Архангельская обл.) (Вышков, 1954)

Рис. 248. *Chthonosaurus velocens* Vjushkov.

Череп: а — сверху, б — снизу. В. пермь СССР (Оренбургская обл.) (Вышков, 1954)

В последнее время (Brink, 1959) семейство разделяют на два: *Whaitsiidae* sensu stricto, у которых нет щечных зубов и небных отверстий, и *Moschorhinidae*, сохраняющих небные отверстия и щечные зубы.

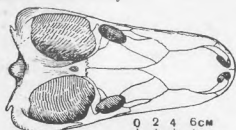


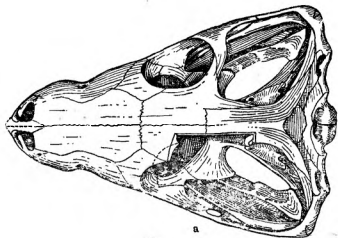
Рис. 249. *Lycosuchus vanderiet* Broom.

Череп сверху. В. пермь Ю. Африка (Romer, 1956)

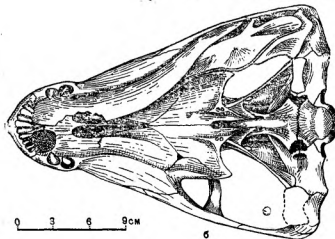
Whaitsia Haughton, 1918. Тип рода — *Wh. platyceps* Haughton, 1918; в. пермь (зона *Cistecephalus*), Ю. Африка. Сравнительно крупные тероцефалы. Небных отверстий,

щечных зубов и зубов на крыловидных костях нет. Морда обычно слегка уплощена, реже она высокая и узкая. Ноздри округлые. Зачаточное вторичное небо образовано выростами верхнечелюстных и небных костей. Сошники, располагающиеся значительно ниже зубного края, крестообразны и совместно с челюстными костями разделяют хоаны на передние и задние отверстия. Плечевая кость с расширенными эпифизами и отогнутым внутрь дельтопекторальным гребнем; длина его составляет примерно половину длины черепа. Три вида В. пермь (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки.

Aneugomphius Broom et Robinson, 1949. Тип рода — *A. icidiceps* Broom et Robinson, 1949; в. пермь (зона *Cistecephalus*), Ю. Африка. Близок к *Whaitsia*, от которой отличается главным образом небольшими размерами, наличием двух клыков с каждой стороны в верхней и нижней челюстях и сохранением двух маленьких зубов на поперечной крыловидной кости (рис. 250). Один вид.



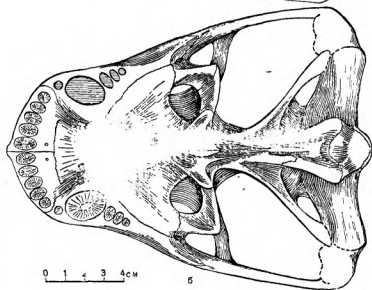
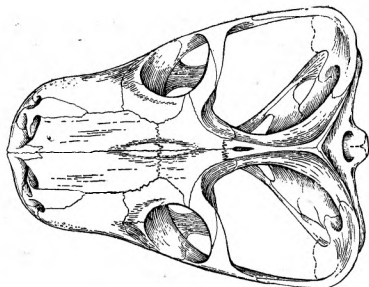
а



б

0 3 6 9 cm

Рис. 250. *Aneugomphius ictidoceps* Broom et Robinson.
Череп: а — сверху, б — снизу. В. перья Ю. Африки (Brink, 1958)



б

0 1 2 3 4 cm

Рис. 251. *Moschorhinus natalensis* Brink.
Череп: а — сверху, б — снизу. Н. тропе Ю. Африки (Brink, 1959)

Moschorhinus Broom, 1920. Тип рода — *M. kitchingi* Broom, 1920; в. пермь (зона *Cistecephalus*), Ю. Африка. Крупный тероцефал с короткой, широкой мордой. Сохраняются щечные зубы и небные отверстия. На крыловидных костях, впереди зачаточных межптеригоидных ям, развит срединный гребень. Костное вторичное небо не развито. В предчелюстной кости пять зубов, на челюстной кости впереди клыка маленький зуб, а позади клыка — обычно три щечных зуба (рис. 251). Два — три вида. В. пермь (зона *Cistecephalus*) — п. триас (зона *Lystrosaurus*) Ю. Африки.

Moschowia Tatarinov, 1963. Тип рода — *M. vjuschkovi* Tatarinov, 1963; в. пермь (IV зона) СССР (Владимирская обл.). Вторичное небо образовано выростами челюстных костей, соединяющимися с сошником. Большие небные отверстия. Щечных зубов семь, впереди клыка зачаточный зуб. Один вид.

Alopecopsis Broom, 1920; *Hofmeyeria* Broom, 1935; *Hyenosaurus* Broom, 1935; *Moschorhynchus* Broom, 1936; *Notaelurops* Broom, 1936; *Notosollasia* Broom, 1925; *Proalopocopsis* Brink et Kitching, 1951; *Promoschorhynchus* Brink, 1954; *Theriognathus* Owen, 1876 — все из в. перми (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО EUCHAMBERSIDAE BOONSTRA, 1903

Небольшие тероцефалы, утратившие заглазничную и скуловую дуги. Позади клыка расположена огромная полость, вмещающая, по-видимому, ядовитую железу; от этой полости к основанию клыка идет ложбинка, вмещавшая выводящий проток железы. Заднелобная и скуловая кости утрачены, и чешуйчатая кость не соприкасается с заглазничной. Теменного отверстия нет. Небные отверстия малы. Вторичное небо практически не развито, и сошник лишь незначительно выступает вниз. Щечные зубы утрачены. Происходят, по-видимому, от *Whaitsidae*. В. пермь.

Euchambesia Broom, 1931. Тип рода — *E. mirabilis* Broom, 1931; в. пермь (зона *Cistecephalus*), Ю. Африка. Длина черепа около 10 см. В верхней челюсти пять резцов и один клык. На наружной поверхности клыка проходит бороздка и гребень, служившие для проведения секрета ядовитой железы. Нижняя челюсть и посткраниальный скелет неизвестны (рис. 252). Один вид.

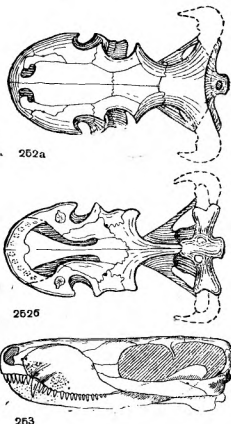


Рис. 252. *Euchambesia mirabilis* Broom.
Череп а — сверху, б — сбоку ($\times 1/2$). В. пермь Ю. Африки (Boonstra, 1934)

Рис. 253. *Lycideops longiceps* Broom.
Череп сбоку ($\times 1/2$). В. пермь Ю. Африки (Huene, 1956)

НАДСЕМЕЙСТВО ICTIDOSUCHNOIDEA. БАУРИАМОРФЫ

Прогрессивные потомки тероцефалов, приобретшие более или менее развитое вторичное небо. Череп легко построенный, обычно с удлиненной лицевой частью. Височные ямы сравнительно короткие. Теменные кости сужены и зачастую образуют сагиттальный гребень; теменное отверстие мало или отсутствует. Заднелобной кости нет; скуловая и заглазничная дуги тонкие, последняя частично неполная. Предчелюстная и челюстная кости часто с многочисленными сосудистыми отверстиями. Небные отверстия большие; межптеригоидные ямы сохраняются. Верхняя крыловидная кость значительно расширенная. Затылочный мыщелок непарный, иногда двухраздельный. Нижняя челюсть тонкая, со значительно удлиненной зубной костью, обыч-

но образующей венечный отросток. Нижний край зубной кости выпуклый; задние кости нижней челюсти укорочены. Клыки развиты слабее, чем у тероцефалов; щечные зубы маленькие, но обычно уплощенные и иногда с дополнительными бугорками. Тазовый пояс обычно с небольшим тироидным отверстием. Пяточная кость образует пяточный бугор. Фаланговая формула: 2,3,3,3,3. В. пермь — н. триас. Девять семейств.

Триасовые бауриаморфы резко отличаются от примитивных тероцефалов наличием хорошо развитого вторичного неба и другими признаками, характерными для млекопитающих. Обильное кровоснабжение верхней челюсти триасовых бауриаморф рассматривается как указание на наличие у них вибрисс и, следовательно, волосяного покрова. Первоначально (Watson, 1914a) надсемейство бауриаморфов было предложено только для триасовых представителей группы, однако оказалось, что прогрессивные особенности приобретались различными линиями триасовых бауриаморфов самостоятельно, и теперь к бауриаморфам обычно относят и многообразные пермские формы, очень близкие к типичным тероцефалам. Развитием прогрессивных особенностей бауриаморфы несколько напоминают цинодонтов и могут рассматриваться в качестве группы, параллельной последним. Бауриаморфы были предками иктидозавров, а тем самым, возможно, и млекопитающих. За исключением одной формы из Приуралья, все бауриаморфы известны только из Ю. и В. Африки.

СЕМЕЙСТВО LYCIDEOPSIDAE BOONSTRA, 1934

Примитивные крупные бауриаморфы с исключительно длинным и плоским черепом и зачаточным вторичным небом. Теменное отверстие маленькое. Заглазничная дуга полная. Височные ямы короткие. В верхней челюсти впереди клыков имеется уступ, так что нижний край предчелюстной кости расположен намного выше края челюстной. Нижняя челюсть длинная и тонкая. Зубная формула: $I \frac{5}{4}, C \frac{1}{1}, P \frac{10}{5-10}$. Щечные зубы слабые и у старых особей могут, по-видимому, утрачиваться. В. пермь.

Lycideops Broom, 1931 (рис. 253); ? *Arnognathus* Broom, 1931 — оба из в. перми (зона Cistecephalus) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО ICTIDOSUCHIDAE BROOM, 1903

Средней величины бауриаморфы с высокой и узкой лицевой частью черепа. Височные ямы большие, расширенные поперечно. Те-

менные кости образуют высокий сагиттальный гребень. Теменное отверстие сохраняется. Заглазничная дуга полная. Вторичное небо зачаточное. Нижняя челюсть с высоким венечным отростком. В верхней челюсти один клык. В. пермь.

Ictidosuchus Broom, 1900; в. пермь (зона Endothiodon) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО NANICTIDOPSIDAE WATSON ET ROMER, 1956

Средней величины бауриаморфы с удлинённым низким черепом. Теменные кости образуют гребень, и теменное отверстие иногда отсутствует. Заглазничная дуга иногда неполная. Вторичное небо зачаточное. Венечный отросток низкий. В верхней челюсти обычно

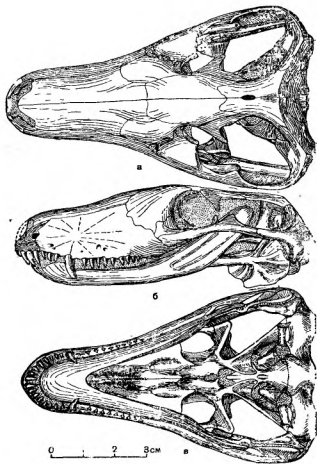


Рис. 254. *Ictidosuchops intermedius* (Broom).

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу.
пермь Ю. Африки (Crompton, 1955)

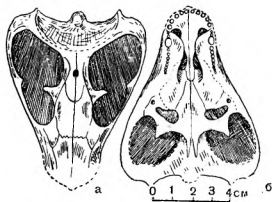


Рис. 255. *Nanictidops kitchingi* Broom.

Череп: а — сверху, б — снизу. В. пермь Ю. Африки (Huene, 1956)

шесть резцов и два — три клыка, из которых только задний имеет большие размеры. Щечных зубов восемь. В. пермь.

Ictidosuchoides Broom, 1931; *Ictidosuchops* Broom, 1938 (рис. 254); *Nanictidops* Broom, 1940 (рис. 255); *Pelictosuchus* Broom, 1940 — все из в. перми (зона Cistecephalus) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО SILPHOLESTIDAE WATSON ET ROMER, 1956

Мелкие бауриаморфы с узкой мордой. Теменные кости сравнительно широкие и не образуют сагиттального гребня; теменное отверстие сохраняется. Заглазничная дуга полная. Вторичное небо зачаточное. Угловая кость высокая, ornamentированная гребнями. В верхней челюсти шесть резцов и один — четыре клыка, из которых сильным бывает только задний. Число щечных зубов увеличено и может достигать 12. В. пермь.

Ictidodraco Broom et Robinson, 1948 (рис. 256); *Scaloporhinus* Boonstra, 1953;

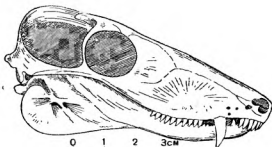


Рис. 256. *Ictidodraco longiceps* Broom et Robinson.

Череп сбоку. В. пермь Ю. Африки (Broom, Robinson, 1948)

Siupholestes Broom, 1948; *Tetracynodon* Broom et Robinson, 1948 — все из в. перми (зона Cistecephalus) Ю. Африки. *Silphoictidoides* Huene, 1950; в. пермь (зона Cistecephalus) В. Африки.

СЕМЕЙСТВО SCALOPOSAURIDAE BROOM, 1914

Мелкие бауриаморфы с широким и низким черепом. Лицевая часть черепа обычно удлиненная, височная — укороченная. Теменные кости сравнительно широкие и не образуют сагиттального гребня. Теменного отверстия нет. Скуловая дуга тонкая, заглазничная почти всегда неполная. Базисфеноид позади резко расширен. Передняя ушная кость образует горизонтальные отростки. Межптеригонидные ямы хорошо развиты. Вторичное небо зачаточное. Нижняя челюсть очень тонкая, с удлиненной зубной костью; венечный отросток очень слабый или совсем не развит. Задние кости нижней челюсти укорочены. Число зубов в каждой челюсти увеличено до 20—30, зубы слабо дифференцированные, резцы не увеличены, клыки лишь немного длиннее остальных зубов. Число резцов в верхней челюсти достигает четырех — восьми, клыков — три, но передние клыки, если они развиты, всегда короче заднего. Посткраниальный скелет легко построенный. В. пермь.

По многим признакам Scaloposauridae являются переходными к высшим триасовым бауриаморфам с хорошо развитым вторичным небом.

Blattoidealestes Boonstra, 1954. Тип рода — *B. gracilis* Boonstra, 1954; в. пермь (зона Tapinoscephalus), Ю. Африка. Небольшой тероцефал с узким черепом (длина 25 мм) и вытянутой низкой мордой. Зубная формула: $I \frac{6}{4}, C \frac{1}{1}, P \frac{8}{8}$. Резцы тупоконические. Клыки короткие, вздутые. Заклыкковые зубы простые, остроконические, кроме двух последних верхнечелюстных, у которых намечаются по две добавочных вершинки. Зубная кость длинная, тонкая, со сравнительно хорошо развитым венечным отростком, достигает 0,8 длины нижней челюсти. Задние конечности тонкие. Один вид.

Scaloposaurus Owen, 1876. Тип рода — *S. constrictus* Owen, 1876; в. пермь (зона Cistecephalus), Ю. Африка. Первый описанный бауриаморф. Лицевая часть черепа умеренно удлиненная. Длина черепа около 60 мм. Заглазничная дуга неполная. Затылочный мыщелок непарный. Зубная формула верхней челюсти: $I 6, C 3, P 9$ (рис. 257). Один вид.

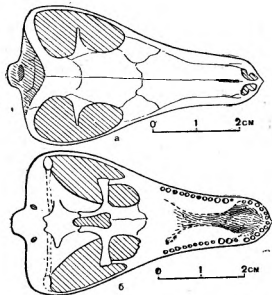


Рис. 257. *Scaloposaurus constrictus* Owen.

Череп: а — сверху, б — снизу. В. пермь Ю. Африки (Broom, 1932)

Choerosaurus Haughton, 1929; ? *Haughtoniscus* Kuhn, 1937 (= *Macroscelesaurus* Haughton, 1918); ? *Homodontosaurus* Broom, 1949; *Icticephalus* Broom, 1915; *Ictidodon* Broom, 1925; *Ictidognathus* Broom, 1911; *Ictidostoma* Broom, 1931; *Nanictocephalus* Broom, 1940; *Nanictosuchus* Broom, 1936; *Polycynodon* Broom et Robinson, 1948 (= *Octocynodon* Broom, 1940); *Scalocephalus* Huene, 1937; *Scaloposuchus* Broom, 1940 — все из в. перми Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО SILPHEDESTIDAE HAUGHTON ET BRINK, 1954

Небольшая группа мелких прогрессивных бауриаморфов, обладающих хорошо развитым вторичным нёбом, разделенным срединной щелью. Череп удлинённый; скуловая и заглазничная дуги обычно неполные. Теменное отверстие сохраняется. Подглазничное отверстие почти полностью редуцировано. Затылочный мыщелок двухраздельный или парный. Квадратная кость подвижна. Нижняя челюсть с хорошо развитым венечным отростком. Щечные зубы с дополнительными бугорками. В. пермь. Сомнительные остатки указаны для н. триаса.

Хаутон и Бринк (Haughton, Brink, 1954) относят это семейство к цинодонтам.

Protocynodon Broom, 1949; *Scalopocynodon* Brink, 1961; *Silphedestes* Broom, 1949; *Silphedocynodon* Brink, 1951 — все из в. перми (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО ERICOLACERTIDAE WATSON ET ROMER, 1956

Очень мелкие прогрессивные бауриаморфы во многом близкие к *Scaloposauridae*, но обладающие хорошо развитым вторичным нёбом. Череп умеренно удлинённый, уплощённый. Заглазничная дуга неполная. Теменное отверстие нет. В образовании вторичного нёба участвуют сошник и небные кости; сошник, по-видимому, непарный. Нижняя челюсть тонкая и длинная, с зачаточным венечным отростком. Клыки не выделяются среди остальных зубов. Последняя пара нижнечелюстных зубов обычно направлена косо вперед. В. пермь — н. триас.

Ericolacerta Watson, 1931. Тип рода — *E. parva* Watson, 1931; н. триас (зона *Lystrosaurus*), Ю. Африка. Маленькое животное, длиной 20—25 см, с грушевидным черепом. Квадратные ветви крыловидных костей очень тонкие. Сосудистые отверстия в предчелюстной и челюстной костях многочисленны. Симфиз нижней челюсти длинный и скошенный. Щечные зубы мелкие, цилиндрические, с тупыми слабо трехраздельными коронками. Поясничные отдел позвоночника хорошо выражены. Три крестцовых позвонка. Лопатка длинная и тонкая; верхний конец ее приближен к черепу. Таз низкий, короткий и широкий, с тироидными отверстиями. Кости конечностей тонкие и длинные. Строение стопы указывает на пальцехождение (рис. 258). Один вид.

Dongusaurus Vjushkov, 1964. Тип рода — *D. schepetovi* Vjushkov, 1964; н. триас (баскунчакская серия), СССР (Оренбургская обл.). Небольшое животное с черепом длиной около 6 см. В нижней челюсти 10 зубов. Щечные зубы назад постепенно увеличиваются в размерах. Коронки их округлы, с плоскими жевательными поверхностями. Задний конец зубной кости отогнут вверх под углом 25°. Последний щечный зуб расположен внутри от этого отогнутого конца. Ветви нижней челюсти сходятся под углом 55—60° (рис. 259). Один вид. Н. триас (баскунчакская серия) СССР (Оренбургская обл.).

Cyrbasiodon Broom, 1931; в. пермь (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки. *Cisteocynodon* Brink et Kitching, 1953; н. триас (зона *Cynognathus*) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО BAURIIDAE WATSON, 1914

Небольшие и средней величины прогрессивные бауриаморфы с укороченным черепом. Теменные кости образуют сагиттальный гребень;

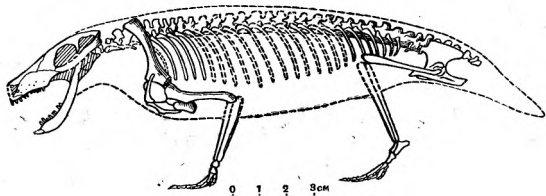


Рис. 258. *Eriolacerta parva* Watson.
Реконструкция. Н. триас Ю. Африки (Watson, 1931)

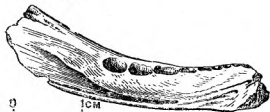


Рис. 259. *Dongusaurus schepetovi* Vjushkov.
Нижняя челюсть с внутренней стороны. Н. триас СССР (Оренбургская обл.) (Вьюшков, 1963)

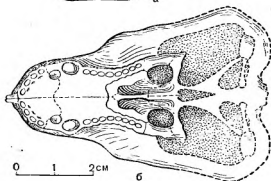
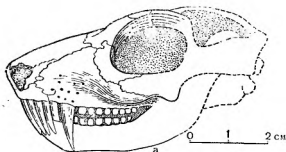


Рис. 260. *Watsoniella breviceps* Broili et Schröder.
Череп: а — сбоку, б — сверху. Н. триас Ю. Африки (Broili, Schröder, 1935)

теменного отверстия нет; заглазничная дуга утрачена. Вторичное небо хорошо развито. Межптеригоидные ямы большие. Передняя ушная кость с горизонтальными гребнями. Затылочный мыщелок подразделен на два. Нижняя челюсть довольно массивная. Зубная кость значительно увеличенная, с хорошо развитым венечным отростком. В верхней челюсти четыре резца. Клыки развиты, но они лишь немного больше резцов. Щечных зубов 4—12, с низкими вершинками. Н. триас.

Watsoniella Broili et Schröder, 1935. Тип рода — *W. breviceps* Broili et Schröder, 1935; н. триас (зона Cynognathus), Ю. Африка. Небольшой бауриоморф с короткой и суженной мордой. Поздри большие. Вторичное небо хорошо развито; задний край его расположен на уровне передних краев глазниц. Зубная формула: $I \frac{4}{3}, C \frac{1}{4}, P c \frac{8}{8}$. Клыки сравнительно очень большие (рис. 260). Один вид.

Aelurosuchus Broom, 1906; *Bauria* Broom, 1905 (= *Baurioides* Broom, 1925); *Microgomphodon* Seeley, 1895; *Sesamodon* Broom, 1905 (= *Sesamodontoides* Broom, 1950) — все из н. триаса (зона Cynognathus) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО RUBIDGINIDAE BROOM, 1943

Небольшие животные с удлиненным и суженным впереди черепом. Межтеменной отдел расширен. Заглазничные и чешуйчатые кости соединяются над височными ямами. Височные ямы меньше глазниц. Теменное отверстие велико и окружено высоким костным валиком. Небные отверстия большие. Вторичное небо отсутствует. Крыловидные кости несут зубы, соединяются друг с другом только в передней части, а сзади разделены медиально вклинивающимися парасфеноидом. Нижняя челюсть легко построена; зубная кость удлинена, со

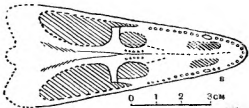
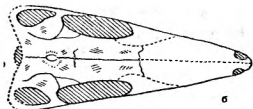
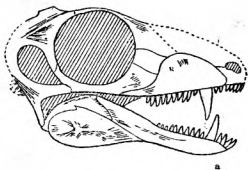


Рис. 261. *Rubidgina angusticeps* Broom.

Череп: а — сбоку, б — сверху, в — снизу. В. пермь Ю. Африки (Broom, 1942)

слабообразным венечным отростком или без него. Нижнечелюстной сустав вынесен вниз. Три клыка в верхней челюсти, задний из них очень длинный; коронки щечных зубов усложненные, с дополнительными бугорками и зубчиками. Посткраниальный скелет легко построенный. В. пермь. Брум (Broom, 1943)

склонен выделять семейство в особый подотряд. Уотсон и Ромер (Watson, Romer, 1956) условно относят его к бауриаморфам.

Mygalesaurus Broom, 1942; *Mygalesuchus* Broom, 1942; *Rubidgina* Broom, 1942; (рис. 261) — все из в. перми (зона Cistecephalus) Ю. Африки.

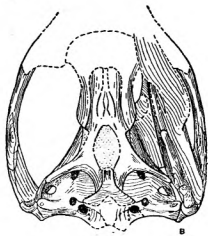
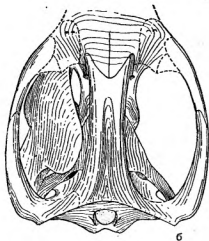
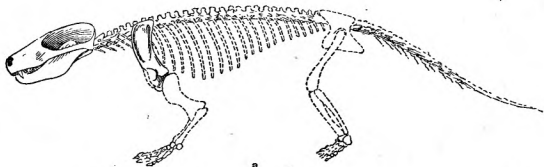


Рис. 262. *Diarthrognathus broomi* Crompton:

а — реконструкция, ($\times 3/4$); череп: б — сверху, в — снизу ($\times 2$). В. триас Ю. Африки (а — Broom, 1932; б, в — Crompton, 1958)

ICTIDOSUCHOIDEA INCERTAE SEDIS

Baurocynodon Brink, 1951; *Herpetochirus* Seeley, 1895; *Ictidochamps* Broom, 1948; *Theromus* Seeley, 1895 — все из в. перми Ю. Африки. *Micriodon* Broom, 1937; н. триас Ю. Африки.

НАДСЕМЕЙСТВО DIARTHROGNATHOIDEA.

ИКТИДОЗАВРЫ

(= *Ictidosauria*)

Прогрессивные потомки бауриаморфов с хорошо развитым вторичным нёбом и двойным челюстным сочленением, образованным как сочленовой и квадратной, так и зубной и чешуйчатой костями. Лицевая часть черепа сравнительно широкая и короткая; височные ямы очень велики и полностью сливаются с глазницами; теменные кости широкие; теменного отверстия нет. Предлобные, заднелобные и заглазничные кости утрачены, лобные кости широко входят в верхний край глазниц. Желобка для наружного слухового прохода на чешуйчатой кости нет. Нёбо с большими подглазничными отверстиями и хорошо выраженными мектиригоидными ямами. Верхняя крыловидная кость с узким основанием, но входит в стенки мозговой коробки впереди передней ушной кости. Квадратные ветви крыловидных костей сохраняются. Затылочный мышцелок парный. Нижняя челюсть с массивной зубной костью, сочленяющейся с чешуйчатой посредством венечного отростка. Задние кости нижней челюсти редуцированы и помещены в желобке на внутренней поверхности зубной кости. Щечные зубы расширенные. Небных зубов нет. В. триас. Одно (? два) семейство.

СЕМЕЙСТВО DIARTHROGNATHIDAE CROMPTON, 1958

Мелкие животные. Теменные кости с небольшим сагиттальным гребнем. Скуловая дуга тонкая, выпуклая. Квадратная кость располагается на передней поверхности чешуйчатой и очень мала. Сочленовная поверхность квадратной кости вогнутая. Венечная кость сохраняется. Имеются три резца и один клык; щечные зубы со слабо выраженными дополнительными верхинками. В. триас.

Diarthrogathus Crompton, 1958 (= *Broomitherium* Huene, 1956); в триас. Ю. Африки (рис. 262).

СЕМЕЙСТВО HARAMIYIDAE SIMPSON, 1947

(= *Microcleptidae* Simpson, 1928)

Описаны по изолированным зубам. Характерно наличие на коренных зубах двух продольных рядов бугорков, из которых передние самые крупные и соединены седловидным гребнем. Возможно, это семейство следует относить уже к млекопитающим. Рэт — лейас.

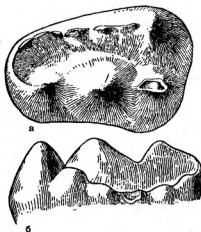


Рис. 263. *Haramiya moorei* (Owen).

Зуб: 5 — сперху, 6 — сбоку (× 25). Н. юра Германии (Peyer, 1956)

Haramiya Simpson, 1947 (= *Microcleptes* Simpson, 1928) (рис. 263). *Thomasia* Poche, 1908 (= *Microclestes* Plieninger, 1847; = *Plieningeria* Krausse, 1919); ? *Hypsiprymnopsis* Dawkins, 1864 — все и рэт — лейаса 3. Европы.

INCERTAE SEDIS

Dromatherium Emmons, 1857; в. триас С. Америки. *Eoraetia* Dietrich, 1937; в. триас 3. Европы. *Archaeodon* Huene, 1925 (= *Archaeotherium* Huene, 1925); в. триас Ю.-З. Африки. Эти роды, описанные по изолированным зубам, принадлежат или иктидозаврам, или млекопитающим.

ПОДОТРЯД ANOMODONTIA.

АНОМОДОНТЫ

Растительоядные терапиды с зачаточным, вторичным нёбом, образованным разросшимися вентрально предчелюстными и челюстными костями, и с вынесенным далеко вниз челюстным сочленением. Череп с удлинёнными височными ямами и широким затылком.

обычно наклоненным слегка верхней частью назад. Предчелюстные кости массивные и обычно сросшиеся друг с другом. Лицевая часть черепа обычно несколько наклонена. Слезные кости умеренной длины, лобные достигают глазниц. Заглазничная и чешуйчатая кости смыкаются по верхнему краю височной ямы, но теменные кости могут резко сужаться и образовывать сагиттальный гребень. Теменное отверстие всегда развито. Верхняя затылочная кость широкая, околосагиттальные отростки массивные, изогнутые на концы вниз. Чешуйчатая кость с длинным нижним отростком, прикрывающим снаружи квадратную кость и отделенным от костей лицевой части черепа глубокой вырезкой; передний отросток чешуйчатой кости, входящий в скуловую дугу, очень длинный. Овальное окно ушной капсулы смещено ventрально и соединено с внутренним ухом длинным перилимфатическим проходом. Небо укорочено, хоаны смещены назад и разделены узкими, обычно срастающимися друг с другом сошниками. Небные кости разрастаются вперед по внутреннему краю челюстных и могут достигать предчелюстной. Базилтеригонидные отростки редуцированы. Крыловидные кости смыкаются непосредственно впереди и под телом базисфеноида и межтеригонидные ямы укорочены. Фланги крыловидных костей слабо развиты. Челюстное сочленение расположено примерно на уровне затылочного, нижняя челюсть высокая, с выпуклым верхним краем. Небных зубов нет, челюстные — уплощенные, короткие, иногда многорядные; у дицинодонтов образуется пара мощных верхне-челюстных клыков, а остальные челюстные зубы замещаются роговым клювом. Позвонки глубоко амфицельные. Конечности массивные, в плечевом поясе может сохраняться клейтрум. Фаланговая формула: 2, 3, 3, 3. В. пермь — триас. Три надсемейства.

НАДСЕМЕЙСТВО VENUKOVIOIDEA

Примитивные аномалонты с умеренно удлиненной и слегка наклоненной вниз лицевой частью черепа и полным рядом более или менее уплощенных зубов. Предчелюстные кости всегда парные, их восходящие отростки глубоко вклиниваются между носовыми костями, почти достигая уровня переднего края глазниц. Теменные кости широкие и не образуют сагиттального гребня. Затылок расширен умеренно. Небо глубоко вогнутое. Область челюстного сочленения умеренно опущена вниз. В. пермь. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО VENUKOVIIAE EFREMOV, 1940

(= *Myctosuchidae* Efremov, 1938)

Небольшие животные с высокой лицевой частью черепа и большими, широко открытыми сверху глазницами. Межтеригонидные ямы маленькие, расположенные на уровне поперечных ветвей крыловидных костей. Наружные крыловидные кости вместе с поперечными ветвями крыловидных костей заггибаются ventрально, образуя «фланги», направленные к внутренней стороне нижней челюсти. Предтеменной кости нет. В. пермь. Два подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО OTSHERIINAE TCHUDINOV, 1960

Череп треугольный, легко построенный, с широко расставленными ноздрями, очень большими глазницами и тонкой заглазничной дугой. Кости черепа леутоцильные. Слезные кости короткие и высокие. Затылок наклонен вперед. Небные кости не соприкасаются с предчелюстной. Сошник непарный. Зубы короткие, вздутые, с заостренными вершинками. В. пермь.

Otsheriinae резко отличаются от типичных *Venukovidae* и заслуживают выделения в особое семейство. По некоторым признакам близки к *дромазаврам*.

Otsheria Tchudinov, 1960. Тип рода — *O. netzvetajevi* Tchudinov, 1960; в. пермь (I зона), СССР (Пермская обл.). Мелкие животные с черепом длиной около 10 см. Верхняя часть морды слегка сужена. Носовые кости широкие, длинные, изогнутые. Межглазничная область слабоогнута. Предлобные кости слегка уплощены. Височные ямы удлиненные. Теменное отверстие очень большое, расположено посредине длины теменных костей и окружено тонким костным валиком. За теменным отверстием теменные кости плавно переходят на поверхность затылка. Межтеменная кость высокая, в форме правильного пятиугольника. Затылочный мыщелок небольшой. Задние ветви крыловидных костей широко расставлены. Хоаны большие, широкие. В предчелюстной кости четыре зуба, в челюстной — девять. В челюстных костях наиболее крупные четвертый-пятый зубы (рис. 264). Один вид.

ПОДСЕМЕЙСТВО VENUKOVIIAE EFREMOV, 1940

Череп массивный, с небольшими глазницами и резко утолщенными челюстями. Ноздри расположены высоко, слезные кости длинные

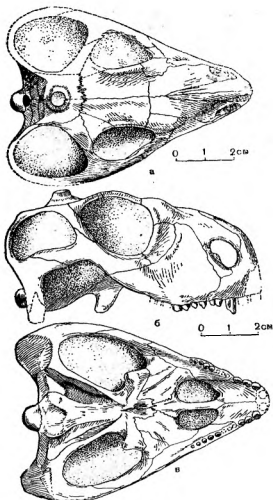


Рис. 264. *Osheria netzelajevi* Tchudinov.

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу. В. пермь СССР (Пермская обл.) (Чудинов, 1960)

и низкие. Небные кости утолщенные, соприкасаются с предчелюстной. Сошник парный. Передние резцы массивные, долотообразные. В. пермь.

Venyukovia Amalitzky, 1922 (= *Myctosuchus* Efremov, 1937; = *Venyukovia* Efremov, 1940). Тип рода — *Venyukovia prima* Amalitzky, 1922; в. пермь (II зона), СССР (Оренбургская обл.). Лицевая часть черепа длинная, низкая, массивная, приблизительно квадратная в сечении. Нижние челюсти слиты в массивном симфизе, по сторонам которого развиты подбородочные выступы. Между задним концом зубной и угловой костей имеется отверстие. Челюстной сустав расположен низко, сочленовные ямки вынесены на нижние углы заднего конца нижней челюсти. Передние резцы долотообразные, массивные; за

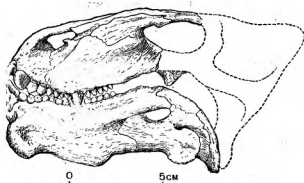


Рис. 265. *Venyukovia prima* Amalitzky.

Череп: сбоку. В. пермь СССР (Оренбургская обл.) (Efremov, 1940)

ними следуют несколько (пять-шесть) мелких зубов и низкий массивный клык; в нижней челюсти клыка нет. Заклыкковые зубы мелкие, тупые, местами располагающиеся в два тесно стоящих ряда; при этом пара рядом стоящих зубов функционируют как один двухбугорчатый. При смыкании челюстей верхнечелюстные зубы ложжились кнаружи от нижнечелюстных, не противопоставляясь им; это говорит о сильном развитии рогового покрова на деснах и небе (рис. 265). Два вида. В. пермь (II зона) СССР (Поволжье и Приуралье).

? *Rhopalodon* Fischer, 1841. Тип рода — *Rh. wangenheimi* Fischer, 1841; в. пермь (II зона), СССР (Оренбургская обл.). Описан по обломку нижней челюсти с листовидными, сжатыми с боков и редко посаженными зубами. Передние зубы увеличены (рис. 266). Один вид.

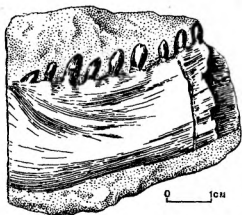


Рис. 266. *Rhopalodon wangenheimi* Fischer.

Нижняя челюсть: сбоку. В. пермь СССР (Оренбургская обл.) (Efremov, 1954)

Не исключено, что остатки *Rhopalodon* в действительности принадлежат форме, близкой к дейноцефалам рода *Estemmenosuchus*.

НАДСЕМЕЙСТВО GALEOPOSOIDEA.

ДРОМАЗАВРЫ

(= Dromasauria)

Мелкие примитивные аномодонты с укороченной и слегка наклоненной вниз лицевой частью черепа и обычно с полным рядом однородных уплощенных зубов. Предчелюстная кость парная. Глазницы очень большие; височная яма сравнительно короткая; теменные кости широкие. Челюстное сочленение вынесено далеко вниз; нижний отросток чешуйчатой кости резко удлинненный. Скуловая дуга тонкая. Слезная кость большая, соприкасающаяся с septomaxillare. Затылок расширен умеренно. Позвонки глубокоамфицельные, прободенные хордой; в крестце два — три позвонка;

хвост длинный. Лопатка узкая, без акромиона; клейтрума нет; коракоиды широкие. Подвздошная кость очень слабо расширена; ventральный отдел тазового пояса пластинчатый. Конечности тонкие; конечные фаланги когтевидные. Имеются брюшные ребра. В. пермь. Одно семейство.

Хаутон и Бринк (Houghton, Brink, 1954) относят дромазавров к пеликозаврам.

СЕМЕЙСТВО GALEOPSIDAE BROOM, 1912

Нижняя челюсть без венечной кости, но вечный отросток, образованный зубной костью, иногда имеется. Шея хорошо обособлена (пять — семь позвонков), спинных позвонков около 20, хвостовых 30—40. Шейные ребра короткие. Поясничный отдел позвоночника не обособлен. Коракоиды и межклубица расширенные. Запирательное отверстие лобковой кости увеличено, но тирондное отсутствует. Плечевая кость с энтикондиллярным отверстием. В кисти две центральные косточки, в

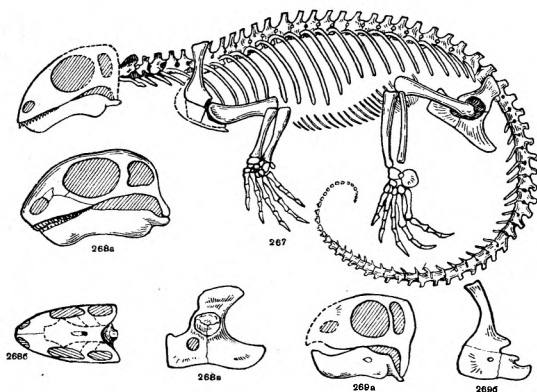


Рис. 267. *Galechirus scholtzi* Broom.

Реконструкция (×½). В. пермь Ю. Африки (Нише, 1956)

Рис. 268. *Galepus jouberti* Broom.

Череп: а — сбоку (×½); б — сверху (×½); в — таа. В. пермь Ю. Африки (Нише, 1956)

Рис. 269. *Galeops whaitsi* Broom:

а — череп сбоку (×½); б — плечевой пояс. В. пермь Ю. Африки (Нише, 1956)

стопе — одна. Пяточная кость увеличена. Концевые фаланги когтевидные. В. пермь.

Galechirus Broom, 1907 (рис. 267); *Galepus* Broom, 1910 (рис. 268); *Galeops* Broom, 1912 (рис. 269); ? *Simorhinella* Broom, 1915 — все из в. перми (зона *Tarinocephalus*) Ю. Африки.

НАДСЕМЕЙСТВО DISYNOONTOIDEA. ДИЦИНОДОНТЫ

Аномодонты с массивным черепом, расширенным в злглатичной области и укороченным в лицевой, и с зубами, в той или иной степени редуцированными и замещенными рогами кловом; передние концы челюстей всегда лишены зубов. Предчелюстные кости сливаются друг с другом. Межзлглатичный отдел черепа сравнительно высокий, темной — узкий. Впереди темного отверстия обычно развита дополнительная предтеменная кость. Височные ямы очень большие, и скуловые дуги широко выступают в стороны и назад. Челющчатые кости массивные, с широким отростком, нисходящим к области челюстного сочленения, и с длинным передним отростком, входящим в скуловую дугу. Темные кости часто образуют сагиттальный гребень. Заднелобные кости могут исчезать. Отростки небных костей обычно достигают предчелюстной кости, образуя вторичное небо; наружные крыловидные кости часто редуцированы и крыловидные кости могут непосредственно достигать челюстных. Сошник непарный. Квадратная кость широкая, но короткая, сростается с редуцированной квадратноскуловой и обычно рыхло соединяется с челющчатой костью. Затылок широкий; поверхность его увеличивается за счет разросшихся челющчатых костей; задневисочные отверстия маленькие. Нижняя челюсть высокая и короткая, с массивным симфизом. У примитивных дицинодонтов на челюстях, кроме верхних клыков, развиты мелкие уплощенные зубы, обычно смещенные внутрь *от альвеолярного края кости, но у большинства форм щечные зубы исчезают и верхние клыки остаются единственными зубами; в некоторых случаях исчезают и клыки. Эмаль на клыках не развита. Иногда сохраняется кольцо склеротики. Тело удлиненное, но широкое, боченкообразное; шея короткая; хвост короткий, резко ограниченный от туловища. Обычно около 28 предкрестцовых позвонков, из них около семи шейных. В крестце 3—6 позвонков, но у некоторых триасовых форм к нему присоединяются и задние спинные позвонки, и число позвонков в крестце может достигать восьми. Пояснич-

ный отдел позвоночника не выражен. Тела позвонков глубокоамфиленные, укороченные; интерцентры отсутствуют. Плечевой пояс с широкой лопаткой и с акромияльным отростком. Иногда сохраняется клейтрум. Грудина обычно хорошо окостеневает. Подвздошная кость расширенная, но тазовый пояс, по-видимому, без симфиза. Парные конечности, как правило, в той или иной степени переходят в вертикальную плоскость. Плечевая кость массивная, без эктпикондильярного отверстия. Фаланговая формула: 2, 3, 3, 3, 3. В. пермь — триас. Пять семейств.

Размеры дицинодонтов варьируют от размеров крысы до размеров носорога. Большинство дицинодонтов, по-видимому, растительноядные, некоторые, возможно, были падальщиками. Представители семейства *Lystrosauridae* рассматривались как обитатели водоемов, а семейства *Cistecephalidae* — роющие формы.

Пермские дицинодонты исключительно обильны в в. перми Ю. Африки, но известны также из Европы. Триасовые дицинодонты известны со всех материков, кроме Австралии и Антарктиды.

СЕМЕЙСТВО ENDOTHIODONTIDAE SEELEY, 1895

Небольшой и средней величины примитивные дицинодонты, сохраняющие более или менее многочисленные зубы на обеих челюстях. Верхнечелюстные клыки обычно развиты, но иногда не дифференцированы или утрачены. Щечные зубы расположены несколькими рядами или образуют неправильные скопления; число их может уменьшаться до двух-трех. Передний конец предчелюстной кости всегда лишен зубов, но на их задней половине зубы иногда развиты. Заднелобные кости сохраняются. В. пермь. — н. триас. Четыре подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО ENDOTHIODONTINAE SEELEY, 1895

Предчелюстная кость без зубов. Клыков нет. Щечные зубы обычно образуют неправильные скопления на небных отростках челюстных костей. Небные кости, как правило, не соприкасаются с предчелюстными. В. пермь.

Emydochampsa Broom, 1912 (рис. 270); *Endogomphodon* Broom, 1932; *Endothiodon* Owen, 1876; *Esoterodon* Seeley, 1895 — все из в. перми (зона *Endothiodon*) Ю. Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО PRISTERODONTINAE TOERJEN, 1953

Предчелюстная кость без зубов. Небная кость может соприкасаться с предчелюстной.

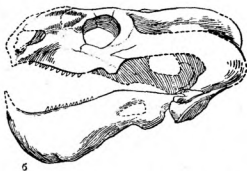
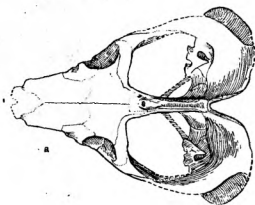
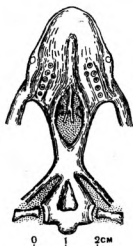
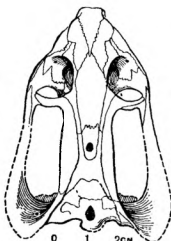


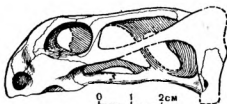
Рис. 270. *Emydochamps oweni* Broili et Schröder.
Череп: а — сверху, б — сбоку (×¼). В. пермь Ю. Африки
(Broili, Schröder, 1936)



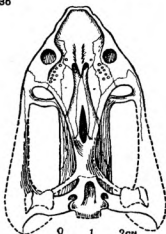
271



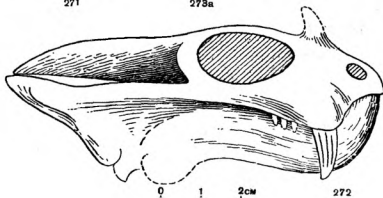
273а



273б



273а



272

Рис. 271. *Brachyuraniscus merwevillensis* Toiren.

Нёбо. В. пермь Ю. Африки (Toiren, 1953)

Рис. 272. *Ceralaelurus mirabilis* Broom.

Череп сбоку. В. пермь Ю. Африки (Broom, 1932)

Рис. 273. *Synostocephalus vanhoepeni* Broili et Schröder.

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу. В. пермь Ю. Африки (Broili, Schröder, 1935)

Клыки обычно развиты. Щечные зубы расположены на альвеолярном гребне или смещаются внутрь от него; иногда щечные зубы редуцируются. В. пермь — н. триас.

Aulacocephalus Seeley, 1898; *Brachyuraniscus* Broili et Schröder, 1935 (= *Brachyprosopus* Olson, 1937) (рис. 271); *Broilius* Toerien, 1953; *Koupia* Boonstra, 1948; *Robertia* Boonstra, 1948 — все из в. перми (зона *Tapinocephalus*) Ю. Африки. *Pristerodon* Huxley, 1868 (= *Opisthoctenodon* Broom, 1904; = *Diaelurodon* Broom, 1911); в. пермь (зона *Tapinocephalus* — *Cistecephalus*) Ю. Африки. *Cerataelurus* Broom, 1931 (рис. 272); *Chelyposaurus* Broom, 1904; *Ctenosaurus* Broom, 1935; *Emyduranus* Broom, 1921; *Eurychororhinus* Broili et Schröder, 1935; *Prodyconodon* Broom, 1904; *Taognathus* Broom, 1911 — все из в. перми (зона *Endothiodon*) Ю. Африки. *Cryptocynodon* Seeley, 1895; в. пермь (зона *Endothiodon*) Ю. и В. Африки. *Emydops* Broom, 1912 (= *Emydopsis* Broom, 1921; = *Emydopsoides* Hoepen, 1934); в. пермь (зоны *Endothiodon* и *Cistecephalus*) Ю. Африки. *Compsodon* Hoepen, 1934; *Myosauroides* Broom, 1941; *Palemydops* Broom, 1922; *Tropidostoma* Seeley, 1889 — все из в. перми (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки. *Myosaurus* Naughton, 1917; н. триас (зона *Lystrosaurus*) Ю. Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО EUMANTELLINAE TOERIEN, 1953

Зубы развиты не только на челюстной кости, но и задней половине предчелюстной кости. Клыки слабо дифференцированы. Вторичное небо хорошо развито, и небные кости соединяются с предчелюстной. В. пермь.

Eumantella Broom, 1915 (= *Eumantella* Broom, 1935); *Storthyggognathus* Janensch, 1952; *Synostcephalus* Broili et Schröder, 1935 (рис. 273) — все из в. перми (зона *Endothiodon*) Ю. Африки. *Pachylegos* Naughton, 1932; в. пермь (зона *Endothiodon*) В. Африки. *Hueneus* Toerien, 1953; *Newtonella* Broom, 1937 — оба из в. перми (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО PARRINGTONIELLAE TOERIEN, 1953

Зубы на предчелюстной кости не развиты. Клыки смещены внутрь от щечных зубов. Небные кости соприкасаются с предчелюстными. Челюстная кость с клыкообразным костным отростком. В. пермь.

Parringtoniella Toerien, 1953 (рис. 274); в. пермь (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО KISTECEPHALIDAE SEELEY, 1895

Небольшие дицинодонты с черепом длиной до 10 см. Зубы утрачены, клык замещен выростом челюстной кости. Череп относительно высокий, с очень коротким и суженным предглазничным отделом и с сильно расширенной височной областью. Теменной отдел крыши черепа почти вдвое шире глазничного. Заднелобные и, по-видимому, таблитчатые кости отсутствуют. Челюстной сустав на уровне затылочного мыщелка. Небные кости не соединяются с предчелюстными. Межптеригонидные ямы отсутствуют. В. пермь.

Kistecephalus Owen, 1876 (= *Cistecephalus* Lydekker, 1890). Тип рода — *K. microrhinus* Owen, 1876; в. пермь (зона *Cistecephalus*), Ю. Африка. Морда без костных утолщений. Предтеменной кости нет. Кости плечевого пояса массивные и сильные. Передние конечности укорочены; плечо в 2,5 раза короче черепа. Локтевая кость с большим олекраном. Фаланговая формула: 2, 3, 4, 1, 1. I, IV и V пальцы кисти сильно редуцированы, II и III увеличены; их фаланги (кроме основных) срастаются и несут сильные когти (рис. 275). Восемь видов. В. пермь (зона *Cistecephalus*). Ю. Африки. Вели, по-видимому, роющий образ жизни.

Emydorhinus Broom, 1935; в. пермь (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО DICYNODONTIDAE OWEN, 1866

Обычно средней величины дицинодонты, утратившие все зубы, кроме верхнечелюстных клыков; иногда утрачиваются и последние, по крайней мере у самок. Лицевая часть черепа укороченная и без перегиба переходит в лобно-теменную. Височная часть черепа расширена; скуловые дуги широко расставлены. Небные кости в большинстве случаев не соприкасаются с предчелюстными, и хоаны занимают переднее положение. В. пермь — н. триас (?). Четыре подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО DICYNODONTINAE OWEN, 1866

Средней величины дицинодонты, обычно сохраняющие клыки. Лицевая часть черепа сравнительно хорошо развитая. За редкими исключениями, небные кости не соприкасаются с предчелюстными. В. пермь — н. триас (?).

Dicynodon Owen, 1845 (= *Keirognathus* Seeley, 1888; = *Eurycarpus* Seeley, 1889; = *Cirognathus* Lydekker, 1890; *Rhachicephalodon* Seeley, 1898; = *Dicranozygoma* Seeley,

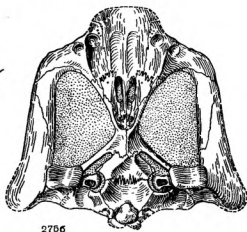
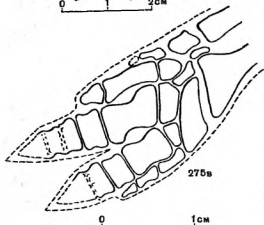
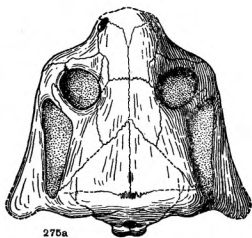
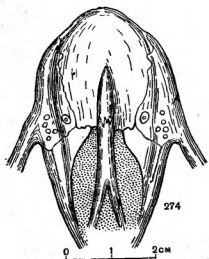


Рис. 274. *Parringtoniella broomi* Tolren.

Нёбо, В. пермь Ю. Африки (Tolren, 1953)

Рис. 275. *Kistecephalus planiceps* Owen.

Череп: а — сверху; б — снизу; в — кисть. В. пермь Ю. Африки (а, б — Broili, Schröder, 1935; в — Brink, 1952).

1900; = *Baiopsis* Hoepen, 1934; = *Mastocephalus* Hoepen, 1934; = *Orophicephalus* Hoepen, 1934; = *Pytaecephalus* Hoepen, 1934; = *Syntocephalus* Hoepen, 1934; ? = *Theromus* Seeley, 1895). Тип рода — *Dicynodon lacerticeps* Owen, 1844; в. пермь (зона *Cistecephalus*), Ю. Африка. Размеры сильно варьируют от очень мелких до средней величины. За одним исключением (*D. dartocephaloides*), крыловидные кости отделены от челюстных наружными крыловидными, а небные не соприкасаются с предчелюстными. Предтеменная кость обычно ограничивает спереди теменное отверстие. У некоторых видов самки утрачивают клыки (рис. 276). До 100 видов. В. пермь Ю. и В. Африки (зона *Tarinoscephalus* — *Cistecephalus*), Европейской части СССР (тагарский ярус, IV зона) и Китай. Сомнительные остатки указаны для н. триаса Ю. Африки.

? *Rhadiodromus* Efremov, 1951. Тип рода — *Lystrosaurus klimovi* Efremov, 1938; н. триас (баскунчакская серия), СССР (Оренбургская обл.). Довольно крупное животное — до 2 м длиной. Череп с низким затылочным краем; теменной гребень укороченный, низкий, слегка расширенный. Теменное отверстие — у переднего конца теменного гребня. Лобная область широкая; предлобные кости образуют выступы, нависающие над глазами. Суставная поверхность квадратной кости — на уровне основания клыка. Клыки большие. Шейные ребра двухголовчатые, отсутствуют на двух передних позвонках. Крестец из восьми позвонков, однако у четырех передних срастание неполное. Верхние отростки подвздошных костей сильно расширены и значительно приближены к срединной плоскости. Передние конечности довольно массивные. Локтевая кость с

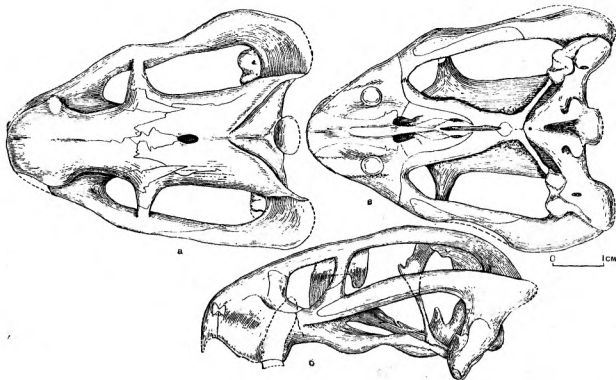


Рис. 276. *Ditynodon grimbeeki* Broom.

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу. В. пермь Ю. Африки (Agnew, 1959)

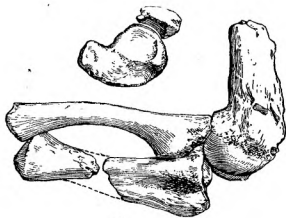


Рис. 277. *Rhadiodromus kilmoti* (Efremov).

Задняя конечность. Н. триас СССР (Оренбургская обл.) (Ефремов, 1951)

сильно развитым олекрономом. Тело бедренной кости цилиндрическое, дистальная головка блоковидная (рис. 277). Один вид.

Diictodon Broom, 1913; в. пермь (зона *Endothiodon*) Ю. Африки. *Daptocephalus* Hoepfen, 1934; *Ditynodontoides* Broom, 1940; *Digalodon* Broom et Robinson, 1948; *Diictodontoides* Wat-

son, 1960; *Dinanomodon* Broom, 1938; *Kingoria* Cox, 1959 — все из в. перми (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки. ? *Shansiodon* Yeh, 1959, н. триас Китая.

ПОДСЕМЕЙСТВО GEIKIINAE HUENE, 1948

Небольшие дицинодонты с резко укороченной лицевой частью черепа. Передний край морды почти вертикальный. Предлобные кости образуют перед глазами мощные выросты. Межглазничная область расширена. Ноздри широко расставлены. Челюстное сочленение вынесено вперед и расположено ниже уровня челюстного края. Клыки утрачены и замещены выростами челюстных костей. В. пермь.

Geikia Newton, 1892 (рис. 278); в. пермь (в. горизонты) Шотландии.

ПОДСЕМЕЙСТВО AULACOSERPHALODONTINAE TOEREN, 1953

Крупные дицинодонты с большими костными выростами на носовых и предлобных костях. Морда короткая. Небные кости широко соприкасаются с предчелюстными, но крыловидные отделены от челюстных. В. пермь.

Proaulacocephalodon Toerien, 1955; *Aulacocephalodon* Seeley, 1898 (= *Bainia* Broom, 1921) (рис. 279) — оба из в. перми (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки.

ПОДСЕМЕЙСТВО OUDENODONTINAE

VAN HOEPEN, 1934

(= *Cryptodontia* Owen, 1866)

Небольшие дицинодонты, во многих отношениях сходные с *Dicynodontinae*, но, как правило, утратившие клыки. Небные кости широко соприкасаются с предчелюстными, а крыло-видные — с челюстными. В. пермь. 13 родов.

Oudenodon Bain, 1857 (= *Udenodon* Lydekker, 1890) (рис. 280); в пермь (зоны *Tarinocephalus* — *Cistecephalus*) Ю. Африки. *Chelyrhyynchus* Haughton, 1917; *Eocyclops* Broom, 1913; *Eosynops* Broom, 1922 — все из в. перми (зона *Endothiodon*) Ю. Африки. *Neomegacyclops* Boonstra, 1953 (= *Megacyclops* Broom, 1931); в. пермь (зона *Endothiodon*) Ю. и В. Африки. *Kitchingia* Broom et George, 1950; *Pelanomodon* Broom, 1938; *Pelorocyclops* Hoepen, 1934; *Platycyclops* Broom, 1932; *Propelanomodon* Toerien, 1955 — все из в. перми (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки. *Platypodosaurus* Owen, 1880 (= *Rhachiocephalus* Seeley, 1898); в. пермь (зона *Cistecephalus*) Ю. и В. Африки. *Haughtoniana* Boonstra, 1938; в. пермь (зона *Cistecephalus*) В. Африки. *Gordonia* Newton, 1893; в. пермь (в. горизонты) Шотландии.

СЕМЕЙСТВО LYSTROSAURIDAE BROOM, 1903

Средней величины дицинодонты (длина черепа 10—30 см) с резко изогнутой вниз лицевой частью черепа. Щечные зубы утрачены, клыки развиты у обоих полов. Глазницы большие, высоко расположенные; поззри приближены к их переднему краю. Вторичное нёбо хорошо развито; хоаны отнесены назад; наружные крыловидные кости утрачены и крыловидные соприкасаются с челюстными, небные кости не достигают челюстных. В. пермь — н. триас.

Lystrosaurus Cope, 1870 (= *Ptychognathus* Cope, 1860; = *Ptychosigum* Lydekker, 1889; = *Mochlorhinus* Seeley, 1898; = *Rhabdocephalus* Seeley, 1898; = *Prolystrosaurus* Haughton, 1917). Тип рода — *Dicynodon murrayi* Owen, 1870; н. триас (зона *Lystrosaurus*), Ю. Африка. Межглазничный отдел черепа резко расширен; теменные кости большие; предтеменная кость ограничивает спереди теменное отверстие, большая. Височные ямы обращены вверх. Клыки слегка изогнуты. Кольцо склеротики

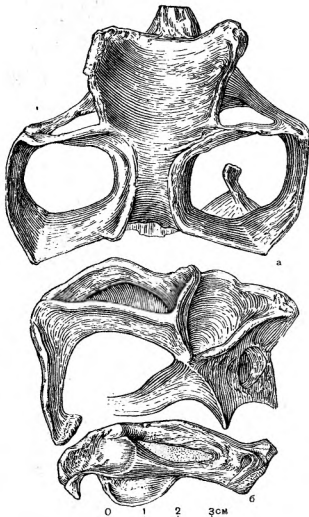


Рис. 278. *Geikia elginensis* Newton.

Череп: а — сверху, б — сбоку. В. пермь Шотландия (Huene, 1866)

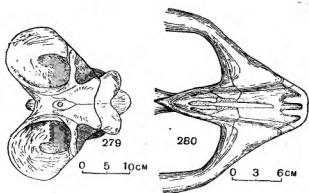


Рис. 279. *Aulacocephalodon baini* (Owen).

Череп сверху. В. пермь Ю. Африки (Huene, 1956)

Рис. 280. *Oudenodon platyceps* (Broom).

Нёбо. В. пермь Ю. Африки (Toerien, 1953)

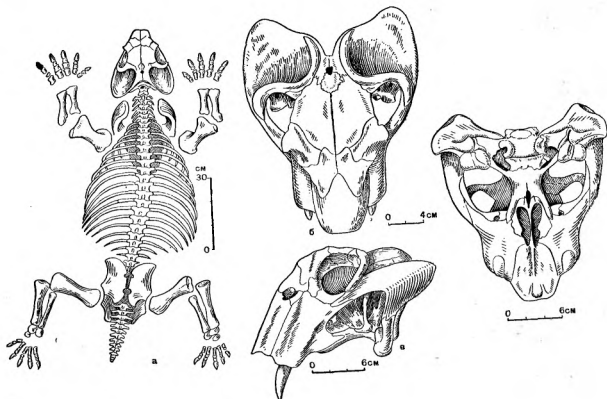


Рис. 281. *Lystrosaurus murrayi* (Huxley):

а — реконструкция скелета сверху; череп: б — сверху, в — сбоку, г — снизу. Н. триас Ю. Африки (Broom, 1932)

хорошо развито. Предкрестцовых позвонков около 25; тела их глубокоамфицельные. Крестец из восьми позвонков. Кости конечностей слабые, передние массивнее задних. Межключица маленькая, грудина хорошо развита и сочленяется с четырьмя-пятью парами ребер. Кисть и стопа плохо окостеневают (рис. 281). Более 20 видов. Н. триас (зона *Lystrosaurus*) Ю. и В. Африки, Индии, Китая и СССР (Сибирь, Тунгусский бассейн); один вид указан для в. перми (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО KANNEMEYERIDAE HUENE, 1948

Крупные дицинодонты, достигавшие размеров носорога. Череп массивный и широкий, часто с шероховатыми утолщениями на носовых костях и над глазницами. Глазницы маленькие; межглазничная область расширенная; дорсальная поверхность черепа вогнута на уровне задних краев глазниц. Теменные кости образуют сагиттальный гребень; теменное отверстие расположено у края теменных костей и ограничено спереди или предтеменной костью, или (если последняя отсутствует) лобными костями. Височные ямы большие. Челющчатые кости резко разрастаются и обра-

зуют значительную часть затылочной поверхности черепа. Небные кости не соединяются с предчелюстными, а крыловидные —

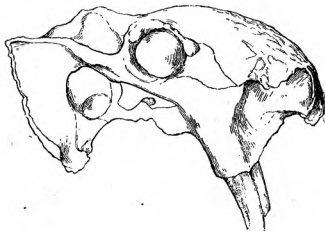


Рис. 282. *Parakannemeyeria dolichocephala* Sun.

Череп сбоку (X $\frac{1}{2}$). Н. триас Китая (Sun, 1959)

с челюстными; наружная крыловидная кость редуцирована, но сохраняется; межкрыловидные ямы редуцированы и превращены в пару

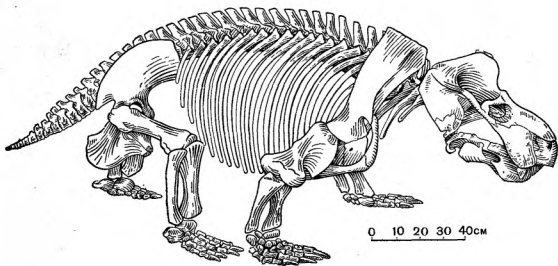


Рис. 283. *Kannemeyeria wilsoni* Broom.
Реконструкция. Н. триас Ю. Африки (Romer, 1956)

узких каналов. Нижняя челюсть укорочена. Щечные зубы утрачены, но верхнечелюстные клыки в большинстве случаев сохраняются и развиты очень сильно. У рода *Stahlekeria* клыки отсутствуют, у *Placerias* они замещены выростами челюстных костей. Триас.

Parakannemeyeria Sun, 1960. Тип рода — *P. dolichocephalica* Sun, 1960; верхн. н. триаса Китая (Шаньси). Каннемейериды с резко удлиненным и узким черепом. Лицевая часть черепа высокая, узкая, височная область укорочена, глазницы обращены наружу. Ширина черепа между глазницами не превышает трети его длины. Чешуйчатые кости лишь слабо разрастаются наружу; затылок высокий и узкий. Основание черепа прямое. Поверхность предчелюстной и носовых костей шероховатая. Предлобная кость разрастается назад; предтеменная кость большая, округлая. Теменные кости образуют невысокий гребень. Сфеноид далеко разрастается назад. Межптеригонидные ямы сравнительно большие. Нижняя челюсть высокая, узкая. Верхнечелюстные клыки хорошо развиты (рис. 282). Один вид.

Sinokannemeyeria Young, 1937; н. триас Китая. *Kannemeyeria* Seeley, 1909 (= *Ptychocynodon* Seeley, 1909; = *Sagecephalus* Jaekel, 1926); н. триас (зона *Cynognathus*) Ю. и В. Африки (рис. 283). *Dinodontosaurus* Romer, 1943; *Ischiqualastia* Cox, 1963; *Stahlekeria* Huene, 1935; (рис. 284) — все из ср. триаса Ю. Америки. *Placerias* Lucas, 1904 (= *Eubrachiosaurus* Williston, 1904; ? = *Dolichobrachium* Williston,

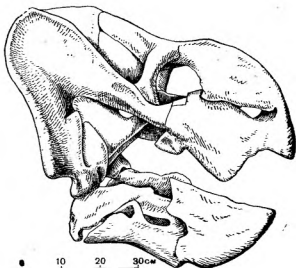


Рис. 284. *Stahlekeria lenzi* Romer et Price.
Череп сбоку. В. триас Ю. Америки (Romer, Price, 1944)

1904); в. триас С. Америки. Из ср. триаса СССР (Оренбургская обл.) известны остатки еще не описанных каннемейерид.

ANOMODONTIA INCERTAE SEDIS

СЕМЕЙСТВО DIMACRODONTIDAE OLSON ET BEERBOWER, 1953

Нижняя челюсть сравнительно тонкая, но с массивным симфизом и с выростами на подбородке. Передний конец челюсти лишен зубов

и скульптирован, что свидетельствует о развитии рогового клюва. Большие верхнечелюстные клыки и мелкие щечные зубы сидят в глубоких альвеолах. Крупные животные. В. пермь. Ол-

сон (Olson, 1962) относит это семейство к *Venyukovioidea*.

Dimacrodon Olson et Beerbower, 1953; низы в. перми США.

ПОДКЛАСС PROGANOSAURIA. ПРОГАНОЗАВРЫ

Небольшие (до 1 м) примитивные водные пресмыкающиеся с узким и длинным черепом и удлинённой тонкой мордой. Как и у многих других водных пресмыкающихся, ноздри отодвинуты далеко назад и расположены перед глазами. Строение височной области черепа не вполне выяснено. По-видимому, у проганозавров имелась одна нижняя височная яма, но некоторые исследователи считают их диапсидами. Базиптеригиальное сочленение подвижное. Вторичного неба нет. Сошник парный. Слуховая косточка массивная и идет к квадратной кости. Шея удлинённая, хвост очень длинный и мощный, сжатый с боков. Тела позвонков амфицельные, но интерцентров нет. Парные конечности ластовидные. Пояса конечностей пластинчатые. Коракоид один. Брюшные ребра хорошо развиты. Панциря нет. Н. пермь (? в. карбон). Один отряд.

Проганозавры были, по-видимому, достаточно хорошими пловцами, активно охотившимися за рыбой. Обитали в пресных водах, но способности выбираться на сушу, очевидно, не утратили.

Систематическое положение и родственные связи проганозавров окончательно не выяснены. Против отнесения их к синансидам свидетельствуют положение височной ямы и наличие всего одного коракоида. Высказывалось мнение, что проганозавры могут быть предками ихтиозавров, однако это маловероятно. Были попытки сближать проганозавров с диапсидами.

Наиболее вероятным представляется отдаленное родство проганозавров с общим стволом теропсид Гудрича (= *Synapsida* + *Synaptosauria* + *Ichthyopterygia*). По-видимому, группа имела длительную самостоятельную эволюционную историю.

Остатки проганозавров найдены в нижнепермских (? верхнекарбоновых) отложениях верхней части серии двайка Ю. Африки и в синхронных отложениях Бразилии (свита ирати).

Такое распространение признается важным свидетельством в пользу существования в карбоне и ранней перми единого Гондванского материка.

ОТРЯД MESOSAURIA. МЕЗОЗАВРЫ

Теменные кости широкие, с большим теменным отверстием. Челюстное сочленение расположено далеко позади затылочного. Челюстные зубы многочисленные, очень длинные и тонкие, слегка загнутые назад. Небные зубы хорошо развиты. Шея удлинённая (11—12 позвонков), спинных позвонков 22—23, крестцовых — два. Ребра утолщенные, с признаками пахиостоза; это связано, по-видимому, с необходимостью повышения удельного веса, что полезно ныряющим животным. Проксимальный конец ребра слабо разделен на головку и бугорок, и ребра сочленяются как с парапофизами, так и с диапофизами. Клейтрума нет. Таз слабо окостеневает. Плечевая кость с энтепикондильярным отверстием. Стопа заметно расширенная и удлинённая, перепончатая. Фаланговая формула передней конечности: 2, 3, 4, 3, задней конечности — 2, 3, 4.

5, 3—6. Н. пермь (? в. карбон). Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО MESOSAURIDAE BAUR, 1888

Небольшие (до 1 м) пресноводные животные, питавшиеся, по-видимому, рыбой Н. пермь (? в. карбон).

Mesosaurus Gervais, 1865 (= *Ditrochosaurus* Guerich, 1890; ? = *Noteosaurus* Broom, 1913). Тип рода — *M. tenuidens* Gervais, 1865; н. пермь или в. карбон (верхи группы двайка), Ю. Африка. Череп не длиннее шеи. Небные зубы образуют два продольных ряда на сошниках и крыловидных костях. Лопатка очень низкая; центральных косточек в стопе и кисти нет. Четыре (?) фаланги в V пальце стопы (рис. 285). Четыре вида. Н. пермь (? в. карбон) Ю. Африки и, по-видимому, Бразилии.

Stereosternum Cope, 1885 (= *Notosaurus* Marsh, 1877); н. пермь Бразилии

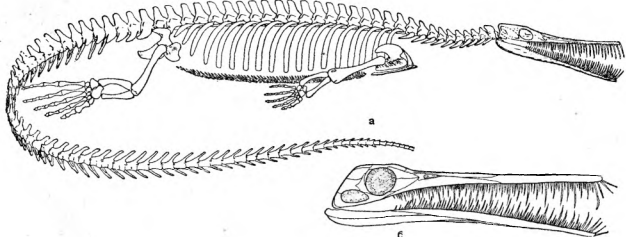


Рис. 285. *Mesosaurus* Gervais:

а — реконструкция *M. brasiliensis* Mc Gregor (X%); б — череп *M. tenuidens* Gervais сбоку (X%); в — череп *M. tenuidens* Gervais сбоку (X%); г — череп *M. tenuidens* Gervais сбоку (X%)

ПОДКЛАСС SYNAPTOSAURIA. СИНАПТОЗАВРЫ

(= Euryapsida)

История изучения

В 1821 г. Ковибир (Copebeare, 1821) описал из юры Англии первых завроптеригий (*Plesiosaurus*). Вскоре были открыты и плакодонты (Münster, 1830). Долгое время обе эти группы рассматривались как не связанные друг с другом близким родством, и еще Иекель (Jaekel, 1907) сближал плакодонтов с черепаками. Лишь в 1925 г. Виллистон (Williston, 1925) объединил плакодонтов с завроптеригиями в особый подкласс Synaptosauria, который он считал связанным родством со зверообразными пресмыкающимися.

Ромер (Romer, 1934) отнес к синаптозаврам и протозавров — плохо изученную группу палеозойских ящерцеобразных пресмыкающихся. До того времени протозавров обычно сближали с предками ящеров (Williston, 1925). Взгляды Ромера на объем подкласса получили широкое распространение, однако в последние годы выяснилось, что протозавры являются сборной группой, включающей, помимо пресмыкающихся с одной верхней височной ямой, и формы, близкие к лепидозаврам (Kuhn-Echnyder, 1953; Vaughn, 1955).

Поскольку род *Protorosaurus*, по имени которого и был назван отряд, принадлежит, по всей вероятности, к лепидозаврам, мы употребляем здесь новое наименование этого отряда синаптозавров — *Agaeoscelidia*, принятое, в частности, в руководстве по палеонтологии Пивето (Piveteau, 1955a).

В изучении ареосцелидий большую роль сыграли работы Виллистона (Williston, 1910), Брума (Broom, 1931), Хюне (Huene, 1926—1944), Ромера (Romer, 1947) и особенно Вона (Vaughn, 1955). Нашими знаниями о плакодонтах мы обязаны Иекелю (Jaekel, 1901—1907), Броилу (Broili, 1912), Древерману (Drevermann, 1915—1933), Хюне (Huene, 1931—1949), Пейеру (Peyer, 1931—1956) и Хаасу (Haas, 1959). В изучение завроптеригий особенно большой вклад внесли работы Сили (Seeley, 1865—1892), Соважа (Sauvage, 1873—1912), Креджина (Cragine, 1888—1891), Эндриуса (Andrews, 1895—1922), Виллистона (Williston, 1889—1908), Уотсона (Watson, 1909—1924), Хюне (Huene, 1902—1958), Пейера (Peyer, 1931—1939), Уайта (White, 1935—1940) и Уэллса (Welles, 1943—1962). С территории СССР из синаптозавров известны только юрские и меловые завроптеригии, описанные в работах Кирпичникова (Kirpichnikov, 1883), Боголюбова (1909—1911), Рябникова (Riabnikov, 1909), Православлева (1915—1916), Меннера (1947), Новожилова (1948) и др.

Общая характеристика и морфология

Синаптозавры — пресмыкающиеся с одной верхней височной ямой, ограниченной темной, заглазничной, чешуйчатой, а иногда и надвисочной костями. В большинстве синаптозавры (завроптеригии и плакодонты) — морские формы, обладающие ластовидными конечностями.

За исключением положения височной ямы, синантозавры имеют мало общего. В большинстве случаев их череп удлинен, глазницы расположены примерно посредине, теменное отверстие почти всегда сохраняется. Носовое отверстие, расположенное почти терминально у ареосцелидий, смещается назад у морских форм — плакодонтов и завроптеригий. Ареосцелидии сохраняют примитивное небо с узкими межтеригиодными ямами, но у плезиозавров от последних остаются лишь небольшие щели, а у нотозавров и плакодонтов крыловидные кости полностью смыкаются по срединной линии. Вторичного яёба нет. Верхняя крыловидная кость с широким основанием. Квадратная кость высокая, неподвижная. Околослезные отростки хорошо развиты, но обычно соединяются же с квадратной костью, а с чешуйчатой. Базисфеноидные бугры обычно хорошо развиты. Надвисочная, а обычно и квадратнослуховая кости у плакодонтов и завроптеригий утрачены. Височная яма у некоторых нотозавров (*Pachipleurosaugidae*) и плакодонтов (*Henodus*) почти полностью зарастает. У плезиозавров межчелюстные кости разрастаются между носовыми костями и достигают лобных; теменная кость у них резко сужается и часто становится непарной. У нотозавров иногда непарной становится лобная кость. Слуховая косточка, ареосцелидий идет от ушной капсулы к квадратной кости, у завроптеригий и плакодонтов она не известна. Нижняя челюсть обычно с хорошо развитым засочленовым отростком. У плакодонтов и завроптеригий в большинстве случаев развит и венежный отросток. Зубы обычно текодонтные. У плакодонтов небные зубы резко разрастаются и уплощаются, у завроптеригий они, за одним исключением, отсутствуют.

У ареосцелидий и плакодонтов позвонки обычно амфицельные, часто со свободными интерцентрами, а у завроптеригий позвонки почти всегда платицельные. У ареосцелидий *Trilophosaurus* шейные и хвостовые позвонки прочные, а туловищные — платицельные. У завроптеригий невральные дуги, как правило, не прирастают к телам позвонков. Шейные позвонки ареосцелидий удлиненны, число их равно 5—10. У завроптеригий шейные позвонки укорочены, но число их в большинстве случаев резко увеличено и может достигать 76 (*Elasmosaurus*). Спинных позвонков до 30, крестцовых два — шесть, хвостовых — до 50. Туловищные ребра, как правило, одноголовчатые, причем они сочленяются не с телами, а с невральными дугами позвонков. У многих ареосцелидий и завроптеригий шейные ребра

остаются двухголовчатыми, у плакодонтов одноголовчатыми бывают и шейные ребра.

Пояса конечностей пластинчатые, расщепленные вентрально у морских форм. Клейтрум отсутствует, за возможным исключением *Petrolacosaurus*. У ареосцелидий, по-видимому, имелось два кораконда. Грудина плакодонтов и завроптеригий не окостеневает, межключица у них обычно треугольная, ключичная дуга обычно мощная. У завроптеригий кораконды соприкасаются друг с другом на значительном протяжении. Конечности ареосцелидий длинные, тонкие, у завроптеригий и плакодонтов предплечье и голень укорочены и конечности становятся ластовидными. У плезиозавров кости предплечья и голени по длине лишь немногим превышают косточки кисти и наблюдается гиперфалангия. Брюшные ребра хорошо развиты у всех синантозавров. В коже некоторых нотозавров сохраняются костные чешуйки, у многих плакодонтов развивается кожный панцирь и тело становится черепахообразным. Известны синантозавры с верхнего карбона или с нижней перми по верхний мел.

Принципы систематики

Синантозавры включают три отряда: *Aegocelidia*, *Sauropterygia* и *Placodontia*. Это разделение основано на строении неба, шейного отдела позвоночника и конечностей. Ареосцелидии отличаются примитивным небом с узкими межтеригиодными ямами, несколько удлиненной шеей и конечностями «наземного» типа, плакодонты — закрытым небом с давящими небными зубами, короткой шеей и ластовидными конечностями. Завроптеригии обладают в той или иной степени закрытым небом, удлиненной шеей со значительно увеличенным числом шейных позвонков и ластовидными конечностями (обычно с гиперфалангией).

Историческое развитие

Древнейшие животные, условно относимые к синантозаврам (ареосцелидия *Petrolacosaurus*), описаны из верхнего карбона США. Ареосцелидии всегда оставались очень малочисленной группой. В перми и триасе они расселяются по Европе и Африке и вымирают в раннемеловую эпоху. Из верхней перми Мадагаскара известны формы, переходные к завроптеригиям, но настоящие завроптеригии появляются лишь в раннетриасовую эпоху — почти одновременно в Китае и в Европе. Одновременно в Европе появляются плакодонты, вымершие уже к началу юры. Интересно,

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ СИНАПТОЗАВРОВ

Систематические группы	Карбон			Пермь		Триас			Юра			Мел	
	ниж- няя	сред- няя	вер- хняя	ниж- няя	вер- хняя	ниж- няя	сред- няя	вер- хняя	ниж- няя	сред- няя	вер- хняя	ниж- няя	вер- хняя
SYNAPTOSAURIA													
AREOSCELIDIA													
Araucoscelidoidei													
Petracosauridae													
Araucoscelidae						?							
Weigeltisauridae	*												
Trilophosauria]													
Variodontidae													
Trilophosauridae													
Pleurosauria													
Pleurosauridae													
SAUROPTERYGIA													
Nothosauria													
Lariosauridae													
Pachypleurosauridae						?							
Simosauridae													
Nothosauridae													
Plesiosauroidea													
Pistosauroidae													
Cymatosauridae													
Pistosauridae													
Plesiosauroidea													
Plesiosauridae													
Cryptocleididae													
Brancasauridae													
Elasmosauridae													
Pliosauroidae													
Leptocleididae													
Polycotylidae													
Trinacromeridae													
Pliosauridae													
Brachaueniidae													
PLACODONTIA													
Placodontoides													
Helveticosauridae													
Placodontidae													
Cyamodontoides													
Cyamodontidae													
Placochelyidae													
Henodontoides													
Henodontidae													

что, за исключением трех родов нотозавров из Китая и Японии и одного рода плезиозавров из США, все триасовые завроптеригии и плакодонты известны лишь из З. Европы и Средиземноморского бассейна. Юра — время расцвета плезиозавров, известных в то время главным образом из Европы. В мелу центр эволюции плезиозавров перемещается в С. Америку, где они достигают значительного

разнообразия. Юрские и меловые завроптеригии расселились по всей Земле и известны со всех материков, кроме Антарктиды. К началу кайнозоя завроптеригии быстро вымирают.

Вопрос о происхождении синапозавров до сих пор еще не ясен. Ареосцелидии имеют много общего в строении затылочной и височной областей черепа с капториниморфными котилозаврами и примитивными синапсидами.

Как и последние, палеозойские ареосциелиды обладают двумя коракоидами, и сейчас стало почти общепринятым представление о происхождении ареосциелий именно от капторинорморфов или, — что менее вероятно, — от примитивнейших синапсид. Однако имеются серьезные основания сомневаться в генетическом единстве подкласса синапозавров, и Уотсон (Watson, 1957), например, считает, что завроптеригии и плакодонты стоят ближе к диаскидам, чем к ареосциелиям. Косвенно в пользу этого говорит и сохранение у некоторых нотозавров (*Simosaurus*) рудимента ушной вырезки амфибийного типа (Kuhn-Schnyder, 1961). Положение околозатылочных отростков, направленных у завроптеригий и плакодонтов к чешуйчатой кости, примерно как и у батрахозавров, а не к квадратной кости, как у большинства пресмыкающихся, свидетельствует о весьма раннем обособлении этих отрядов от общего ствола пресмыкающихся. Некоторые общие признаки завроптеригий и плакодонтов (например, закрытое нёбо, утрата надвисочной кости), как будто, позволяют говорить об общности их происхождения. Однако недавно Кун — Шнидер (Kuhn — Schnyder, 1960, 1961) пришел к выводу о том, что завроптеригии и плакодонты резко обособлены друг от друга. По его мнению, завроптеригии происходят от древнейших диасид, вторично утративших нижнюю височную дугу, а плакодонты — от капторинорморфных котилозавров.

Экология и тафономия

Находки ареосциелий сравнительно редки и приурочены главным образом к «красным слоям» США, Африки и к красноватам З. Европы. Обычно находят отдельные кости, но иногда и целые скелеты. При захоронении происходил некоторый перенос трупов, более значительный для южноафриканских местонахождений. Вмещающие породы представлены песчаниками, известняками, мергелями, а в мезозойских местонахождениях — также и сланцами. Осадки, как правило, пресноводного происхождения, а в типично морских известняках захоронены лишь верхнеюрские *Pleurosauroidea*.

Остатки плакодонтов находятся в сланцах и известняках морского триаса З. Европы. Совместно с ними иногда обнаруживают и завроптеригий, но главные местонахождения последних приурочены к морской нижней и верхней юре Европы и к морскому верхнему мелу США. В этих областях зачастую находят целые скелеты плезиозавров, в то время как в других районах обычно встречаются

лишь отдельные кости и фрагменты черепов. Вмещающие породы представлены известняками, сланцами и мергелями. Верхнемелового *Elasmosaurus* находили в США в известняках пресноводного происхождения, совместно с остатками пресноводных черепов, крокодилов и динозавров.

Экологически синапозавры разнообразны. Большинство ареосциелий — длинношеие ящерцеобразные наземные формы, иногда переходящие к древесному образу жизни. Питались они обычно мелкими беспозвоночными. Типичными растительноядными, возможно, были верхнетриасовые *Trilophosauridae* — крупные формы, напоминающие по облику кошку. Их зубы были резко расширены поперечно. *Trilophosauridae*, по-видимому, были способны к лазанию по деревьям и питались листьями. Поздние ареосциелиды — *Pleurosauroidea* (верхняя юра З. Европы) — перешли к жизни в морях.

Плакодонты представлены дюгоно- и черепахообразными морскими животными с давящими небными зубами. Более примитивные представители их были лишены панциря и обладали сильными хватательными рзцами, использовавшимися ими, по-видимому, для отрывания от субстрата брахиопод. Некоторые плакодонты (*Henodus*) утрачивали зубы и переходили к питанию планктоном.

Основную группу синапозавров составляли завроптеригии. Типичные завроптеригии юры и мела разделялись на две главные группы: пелагических плезиозавров (*Plesiosauroidea*) с короткой шеей, большой головой и сильными зубами, и обитавших в прибрежных водах собственно плезиозавров (*Plesiosauroidea*) с очень длинной шеей и маленькой головой. К числу плезиозавров принадлежали многие опаснейшие морские хищники мезозоя, достигавшие в длину 10—12 м. Настоящие плезиозавры были менее подвижными и менее опасными хищниками, хотя их представители и достигали в длину 16 м. Все же находка скелета мезозавра *Clidastes* внутри скелета *Plesiosaurus gulo* указывает на то, что и плезиозавры были способны выдерживать бой с другими хищниками. Некоторые плезиозавры (*Elasmosaurus*) заходили в пресноводные бассейны. Завроптеригии триаса были менее специализированы, но и среди них намечено разделение на короткошеих (*Pachipleurosauridae*) и длинношеих (*Nothosauridae*). Плавали все завроптеригии с помощью парных конечностей.

Внутри скелетов завроптеригий зачастую находят гастролиты. Иногда допускают, что завроптеригии были живородящими.

Адаптации синапозавров позволяют проследить параллельное развитие черепахообразных (плакодонты) и ящерцеобразных (ареосцелидии) форм. Завроптеригии играли в юре и мелу большую роль в экономике природы и наряду с ихтиозаврами, мезозаврами и акулами были основными морскими хищниками того времени. Адаптации завроптеригий уникальны.

Стратиграфическое значение синапозавров сравнительно невелико, так как их остатки в

большинстве случаев редки. В этом отношении важны лишь завроптеригии, обильные в морской юре Европы и в морском мелу С. Америки. Географическое распространение ареосцелидий дает некоторые указания на близость пермских фаун Ю. Африки, З. Европы и С. Америки.

Интерес представляет крайне узкое распространение плакодонтов, известных лишь из триаса бассейна Средиземного моря. С ними почти совпадает распространение нотозавров, но в последние годы находки их отмечены в триасе Японии и Китая.

ОТРЯД AREOSCELIDIA. АРЕОСЦЕЛИДИИ

Весьма разнородные синапозавры, сохраняющие неспециализированные пятипалые конечности и примитивное небо с умеренно развитыми межтеригиальными ямами и подвижным базиптеригиальным сочленением. Череп, как правило, длинный, узкий, высокий. Ноздри обычно терминальные, глазницы округлые. Лобные кости достигают верхнего края глазницы; надвисочная кость обычно сохраняется. В некоторых случаях известны таблитчатая и заднетеменные кости. Квадратноскуловая кость хорошо развита. Базиптеригиальные отростки и базисфеноидные бугры хорошо выражены. Слуховая косточка обычно массивная и идет от слуховой капсулы к квадратной кости. Зубы акродонтные или плевротекодонтные, реже текодонтные. Позвонки амфицельные, как исключение (*Triphosaurus*), процельные или платицельные; часто сохраняются свободные интерцентры. Позвонков 5—10 шейных, обычно около 20 спинных, два крестцовых и около 50 хвостовых; шейные позвонки, как правило, удлинены и в полтора — два раза длиннее туловищных; в совокупности шейный отдел позвоночника обычно явно длиннее черепа. Ребра длинные, тонкие, шейные — обычно двухголовчатые, с сильно развитым буторком, зачастую одноголовчатые, сочленяющиеся с диафизами. Пояса конечностей примитивные, пластинчатые; коракоид не вырезанный; иногда имеется два коракоида. У примитивных форм суставная поверхность плечевого сустава винтообразная. Тазовый пояс обычно без тироидного отверстия. Конечности, как правило, длинные, тонкие. Плечевая кость примитивна, с обоими эпикондиллярными отверстиями; у специализированных форм они могут исчезать. В стопе обычно сохраняется центральная кость, плюснавая кость I пальца иногда бывает крючковидной. Формула фаланг:

2, 3, 4, 5, 3(4). Брюшные ребра обычно хорошо развиты. В карбон — н. мел. Три подотряда: *Areoscelidoidei*, *Trilophosauria* и *Pleurosaugia*. Степень родства двух последних с типичными ареосцелидиями неясна.

ПОДОТРЯД ARAEOSCELIDOIDEI

Небольшие наземные животные с амфицельными позвонками и хорошо развитыми парными конечностями. Ноздри терминальные. Слезная кость, как правило, хорошо развита и достигает края ноздри. Надвисочная кость сохраняется. Небные зубы хорошо развиты. Шея удлинённая. В изученных случаях имеются два коракоида. В. карбон — н. триас. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО PETROLACOSAURIDAE PEABODY, 1952

Ареосцелидии со сравнительно короткой шеей, не превышающей длины черепа, с широким треугольным парасфеноидом, полностью перекрывающим базисфеноид, и с зубами на небных и крыловидных костях и на парасфеноиде; размеры — около 0,75 м. Глазницы расположены в срединной части черепа. Имеются неясные указания на наличие нижней височной ямы. Небное отверстие между наружной крыловидной и небной костями хорошо развито. Надвисочная кость большая. Челюстное сочленение расположено примерно на уровне затылочного. Крыловидная кость несет три ряда зубов; поперечный отросток крыловидной кости направлен наружу и проходит на уровне задней четверти черепа. Зубы конические, субтекодонтные или плевродонтные. Шейных позвонков шесть, спинных — около 20. Шейный отдел по длине лишь слегка превышает треть туловищного. Тело атланта не прирастает к эпистрофею. Ребра

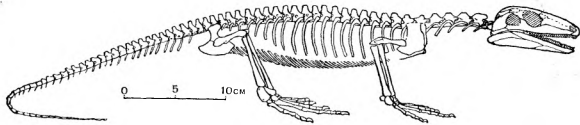


Рис. 286. *Petrolacosaurus kansensis* Lane.
Реконструкция. В. карбон США (Peabody, 1952)

двухголовчатые. В плечевом поясе сохраняется клейтрум. Подвздошная кость направлена дорсально. Длинные кости конечностей тонкие; плечевая кость с эктэпикондиллярным отверстием. В стопе свободной промежуточной кости нет, намечено интертарзальное сочленение. Пятая плюсневая кость некрючковидная. В. карбон.

Иногда это семейство сближают с котилозаврами (Watson, 1957), а иногда с эозухиями (Peabody, 1952). Помер (Romer, 1956) относит его к офиакодонтным пеликозаврам.

Petrolacosaurus Lane, 1945 (= ? *Podargosaurus* Lane, 1945). Тип рода — *Petrolacosaurus kansensis* Lane, 1945; в. карбон (слои кониею), США (Канзас). Череп удлиненный. Задний край парасфеноида прямой. Квадратная кость высокая. Из небных зубов самый мощный ряд проходит по поперечному отростку крыловидной кости, остальные два ряда сближены друг с другом и переходят на небную кость. Зубы развиты также на роstrуме парасфеноида. Челюстные зубы почти равны по длине. Длина шейных позвонков лишь на треть превышает длину туловищных. Спинных позвонков 21. Остистые отростки шейных позвонков удлиненные, спинных — короткие и высокие. Головка и бугорки туловищных ребер сближены и соединены гребнем. Брюшные ребра хорошо развиты. Ключица расширена вентрально. Подвздошная кость наверху расширена; лобковая кость непрободенная. Предплечье и голень почти в полтора раза длиннее плеча и бедра. В кисти имеются две центральные косточки и пять дистальных, в стопе — одна центральная и четыре дистальных (рис. 286). Один вид.

СЕМЕЙСТВО АРАЕОСЦЕЛИДЫ WILLISTON, 1910

Небольшие, по-видимому, насекомоядные животные с удлиненной шеей; размеры до 50 см (без хвоста). Череп удлиненный, глазницы расположены в его срединной части.

Височная яма ограничена теменной, заглазничной и надвисочной костями; ее край может достигать и чешуйчатая кость. Имеется теменное отверстие. Слезая кость достигает края знодры. Чешуйчатая кость широкая, четырехугольная. Крыловидная кость покрыта зубами; ее поперечные фланги идут косо вперед, достигая середины черепа; квадратная ветвь сочленяется с верхним концом очень высокой квадратной кости. Слуховая косточка массивная, пронизанная отверстием, с верхним отростком, идет от овального окна к квадратной кости. Нижняя челюсть с широким венечным отростком. Зубы конические, субтекодонтные. Позвонки, пронизанные хордой, со свободными интерцентрами. Шейных позвонков семь — девять, спинных — около 20. Шейные ребра (за исключением двух-трех задних) одноголовчатые, передние туловищные — двухголовчатые, но задние туловищные ребра утрачивают головку и становятся одноголовчатыми. Шейный отдел по длине равен по крайней мере половине туловищного. Имеются два кораконда и окостеневая грудина. Длинные кости конечностей тонкие. Плечевая кость с экт- и энтепикондиллярным отверстием. Бедро S-образно изогнуто. В стопе намечено интертарзальное сочленение. Плюсневая кость V пальца некрючковидная. Н. пермь (и н. триас?). Два-три рода. Watson (Watson, 1957) сближает *Араеосцелиды* с *Synapsida*, Bon (Vaughn, 1955) — с капториноморфными котилозаврами.

Araeoscelis Williston, 1910 (= *Ophiodelirus* Broom, 1914; = *Tomicosaurus* Hay, 1929). Тип рода — *Araeoscelis gracilis* Williston, 1910; н. пермь (свита клиф-форк), США (Техас). Стройные, возможно, лазающие животные со слабо выраженной гетеродонтичностью: передние зубы конические, с острыми вершинами, задние расширены поперечно и у основания острого зубца вершины имеют площадку, расположенную на верхнечелюстных зубах у язычного, а на нижнечелюстных — у губного

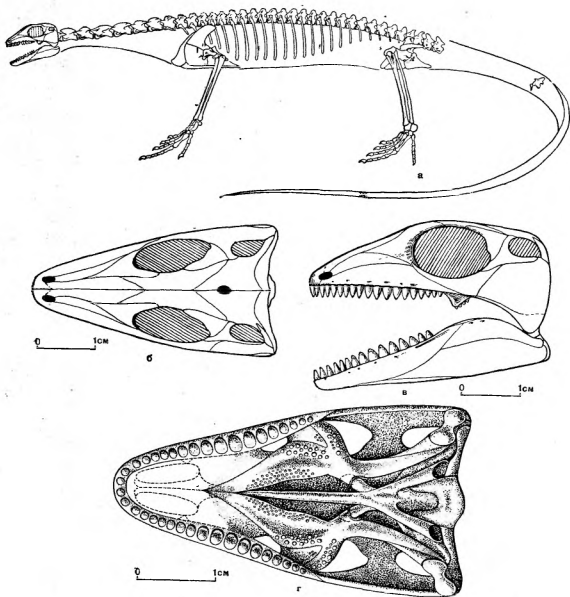


Рис. 287. *Araucoscelis casei* (Broom):

а — реконструкция ($\times 0,3$); череп: б — сверху, в — сбоку, г — снизу. Н. пермь США (Vaughn, 1955)

края зуба. Носовые кости вклиниваются между лобными; чешуйчатая кость достигает края височной ямы. Имеются парные заднечелюстная и таблитчатая кости. Небная ветвь крыловидной кости с двумя рядами зубов, разделенными желобком; зубы покрывают и поперечные фланги крыловидной кости. Вентральная поверхность базисфеноида прикрыта снизу парасфеноидом. На переднечелюстной кости два зуба, на челюстной — не бо-

лее 20. Позвонки с горизонтальными зигапофизами и низкими остистыми отростками; спинных позвонков 22. Длина шеи более чем вдвое превышает длину головы; длина среднего шейного позвонка почти вдвое превышает длину среднего спинного позвонка; высота средних шейных позвонков не превышает половины длины последних. По-видимому, имелась способность к автотомии хвоста (как у ящериц). Длинные кости конечностей по-

лые; предплечье и голень длиннее плеча и бедра. В стопе хорошо выражено интертарзальное сочленение. Брюшные ребра неизвестны (рис. 287). Два вида. Н. пермь США (Техас).

Kadaliosaurus Credner, 1889 (= *Cadaliosaurus Boulenger*, 1891). Тип рода — *Kadaliosaurus priscus* Credner, 1889; н. пермь, Германия.

? *Aenigmatosaurus* Parrington, 1953. Тип рода — *A. grallator* Parrington, 1953; н. триас (зона *Lystrosaurus*), Ю. Африка. Известен только по посткраниальному скелету. Между туловищными позвонками сохранились свободные интерцентры, но тела позвонков не были прободенными. Крестцовые диапофизы резко расширены, гемальные отростки удлинены и расширены на конце. Туловищные ребра утратили головку и сочленяются только с диапофизами, что отличает *Aenigmatosaurus* от остальных ареосцелидий. В плечевом поясе два кораконда. Длинные кости конечностей пустотелые. Эпифизы плечевой кости повернуты под углом 90° друг к другу; энтепифизное отверстие отсутствует. Один вид. Parrington рассматривает *Aenigmatosaurus* в качестве производного ствола *Captorhinomorphia* — Synapsida.

СЕМЕЙСТВО WEIGELTISAUROIDAE KUHN, 1939

(= *Palaeochameleontidae* Romer, 1934)

Небольшие животные с треугольным черепом, сжатым с боков телом, тонкими ребрами и стройными конечностями; размеры до 1 м. Глазницы и височные ямы крупные. Кости заднего и нижнего краев черепа снабжены направленными назад шипами, образующими «воротник». Нижняя челюсть сравнительно тонкая; вентральный отросток рудиментарный; челюстное сочленение расположено впереди затылочного. Зубы акродонные, тонкие, короткие, слегка изогнутые назад. Позвонки удлиненные. Туловищные ребра односторонние. Брюшные ребра неизвестны. Возможно, древесные животные. В. пермь, Юне (Ниепе, 1956) относит это семейство к эозухиям.

Weigeltisaurus Kuhn, 1939 (= *Palaeochameleo* Weigelt, 1930). Тип рода — *Palaeochameleo jacheli* Weigelt, 1930; в. пермь, Германия. Небольшие животные — длиной до 40 см (без хвоста). Височная яма крайне увеличена и снизу ограничена чешуйчатой и сросшимися квадратноскуловой и скуловой костями. Самостоятельные слезной и заднелобной костей нет; лобная кость достигает верхнего края глазницы. «Воротник» образован выр-

стами чешуйчатой, квадратноскуловой и теменной костей. Носовая кость явно длиннее лобной; тело теменной кости крайне сужено и не превышает в ширину 4 мм при черепе длиной 60 мм. Челюстное сочленение расположено на уровне переднего края височной ямы. Угловая кость заметна снаружи лишь в самом заднем углу нижней челюсти; пластинчатая кость занимает более половины длины нижней челюсти и целиком расположена на ее внутренней стороне; симфиз нижней челюсти образован связкой. В каждой ветви челюсти около 35 зубов. Ребра достигают в толщину лишь 1 мм при длине 11 мм. Конечности по длине

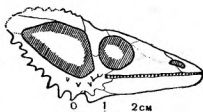


Рис. 288. *Weigeltisaurus jacheli* (Weigelt). Череп боку. В. пермь Германии (Kuhn, 1939)

примерно равны друг другу, относительно короткие; плечо в 4,4 раза длиннее спинного позвонка, бедро — в 4,8 раза. Бедренная кость прямая (рис. 288). Один вид.

Coelurosauravus Piveteau, 1926; в. пермь Мадагаскара.

ПОДОТРЯД TRILOPHOSAURIA

Животные с массивным черепом и расширенными полечечью щечными зубами. Ноздри терминальные. Позвонки платицельные или процельные. Шея умеренной длины. Парные конечности хорошо развиты. Имеется только один кораконд. В. триас и н. мел. Два семейства.

Судя по некоторым признакам, трилофозавры обладали брызгальной перепонкой, и поэтому Уотсон (Watson, 1957) сближает их с лепидозаврами.

СЕМЕЙСТВО VARIODONTIDAE TATARINOV, FAM. NOV.

Зубы развиты по всей длине челюстей, и рогового клюва нет. Передние зубы простые, конические, полуплевродонтные по способу прикреплению. Задние зубы резко расширены

поперечно и расположены в неглубоких альвеолах. В. триас.

Variodens Robinson, 1957. Тип рода — *V. inopinatus* Robinson, 1957; в. триас. Англия. Описан по неполной нижней челюсти длиной

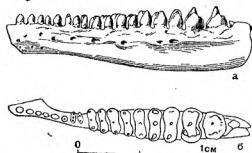


Рис. 289. *Variodens inopinatus* Robinson.

Нижняя челюсть: а — снаружи, б — сверху. В. триас Англия (Robinson, 1957)

около 2 см, несущей спереди шесть простых конических зубов, два переходных по типу между передними и щечными и девять резко расширенных поперечно щечных зубов. Каждый щечный зуб несет по три бугорка, из которых наиболее развит средний (рис. 289). Один вид.

СЕМЕЙСТВО TRILOPHOSAURIDAE J. GREGORY, 1945

Череп короткий и высокий; глазницы расположены в его средней части; теменного отверстия нет. Квадратная кость высокая, вырезанная сзади; в ее вырезке, по-видимому, помещалась барабанная перепонка. Базисфеноидные бугры массивные. Челюстное сочленение расположено немного ниже и слегка позади затылочного; мыщелок квадратной кости расширен поперечно. Нижняя челюсть с сильным засочленовным отростком. Передние зубы утрачены и замещены роговым «клювом», покрывающим расширенные предчелюстные кости и передний конец нижней челюсти. Шейных позвонков семь, спинных 17, крестцовых два, хвостовых около 40. Шея не более чем в полтора раза длиннее головы; шейные позвонки по длине заметно не превышают спинных. Спинные позвонки платицельные, остальные — процельные. Передние туловищные ребра двухголовчатые, остальные — одnogловчатые. Лопатка без акромиального отростка; кораконд пронизан отверстием. Седлищная и лобковая кости не разделены отверстием. Кости конечностей умеренной длины; плечевая и бедренная кости длиннее костей предплечья и голени. Имеется

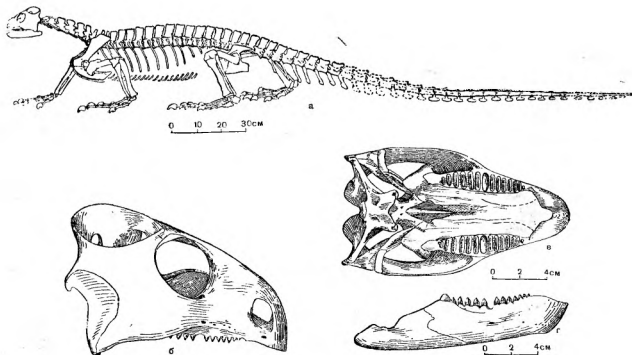


Рис. 290. *Trilophosaurus buettneri* Case:

а — реконструкция; череп: б — сбоку, в — снизу; г — нижняя челюсть снаружи. В. триас США (J. Gregory, 1945)

зигатрикондиллярное отверстие. Пястная кость V пальца крючковидная. Брюшные ребра хорошо развиты. В. триас — н. мел. По-видимому, растительноядные животные.

Trilophosaurus Case, 1928. Тип рода — *T. buettneri* Case, 1928; в. триас, США (Канзас). Крупное животное — размером до 2,5 м. Зубы с тремя расположенными на одной прямой бугорками, соединенными острым режущим гребнем; средний бугорок наиболее высокий. В каждой челюсти по 12—15 зубов; крайние зубы малы; ширина средних зубов в 3—4 раза превышает их длину в передне-заднем направлении. Зубы нижней челюсти входят в промежутки между верхнечелюстными зубами. Высота черепа в области челюстного сочленения составляет до 0,7 его общей длины; височные ямы крупные и разделены темным гребнем. Затылочный мыщелок лежит чуть ниже середины высоты мозговой коробки; базисфеноидные бугры и базиптеригиоидное сочленение расположены намного ниже затылочного мыщелка. Кости черепа в значительной степени срастаются, и швы между ними различимы с трудом. Позвонки со свободными интерцентрами. Шейные позвонки с дополнительными отростками, расположенны-

ми между задними зигапофизами. Хвост длинный; хвостовые позвонки с длинными гемапофизами. Конечности умеренной длины, с сильно сжатыми с боков когтевыми фалангами. В стопе имеется самостоятельная центральная косточка (рис. 290). Один вид.

Tricupsisaurus Robinson, 1957; в. триас Англии. *Toxolophosaurus* Olson, 1959; н. мел. США.

ПОДОТРЯД PLEUROSOURIA

(= *Acrosauria*)

Средней величины угревидные морские пресмыкающиеся с короткой шеей, длинным, сжатым с боков хвостом и короткими парными конечностями, устроенными по типу ластов. Ноздри смещены назад, удлинены и расположены у переднего края глаз. Надвисочная кость сохраняется. Слезная кость маленькая. Небо с зубами. Позвонки амфицельные. Имеется только один коракоеид. В. юра. Одно семейство.

Обычно эту группу сближают с ринхоцефалами и относят к лепидозаврам (Romer, 1956; Huene, 1956). Однако плеврозавры обладают лишь верхней височной ямой. Правда,

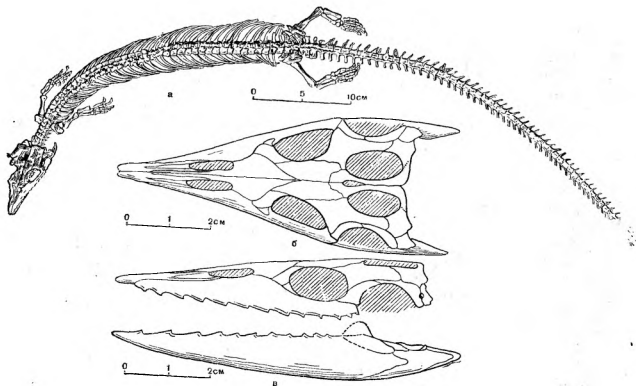


Рис. 291. *Pleurosaurus goldfussi* Meyer:

а — скелет сверху; череп: б — сверху, в — сбоку. В. юра Франции (а — Lortet, 1897; б, в — Huene, 1942)

нижний край черепа в заглазничной области у них вырезан между скуловой и квадратной костями, но квадратноскуловая кость развита вполне типично, что не позволяет говорить о вторичной утрате нижней височной дуги. Мы условно относим эту группу к синапозаврам.

СЕМЕЙСТВО PLEUROSAURIDAE LYDEKKER, 1888

(= Acrosauridae H. Meyer, 1861)

Череп с сильно удлиненной предглазничной частью, составляющей не менее половины его общей длины; предчелюстные кости удлинены, и носовые отверстия сильно отнесены назад; предносовая часть черепа составляет около 1,4 его общей длины. Нижний край черепа глубоко вырезан в заглазничной области. Предлобная кость идет от глазницы к носу; слезная кость маленькая. Имеется темное отверстие. Зубы акродонтичные, с расширенными основаниями и низкими коническими вершинами. Предчелюстная кость и передний конец нижней челюсти лишены зубов. Шейных позвонков пять, спинных более 40, хвостовых — около 100. Шейные позвонки уплощенные, шея короче головы; хвостовые позвонки без поперечных отростков. Ребра одноголовчатые. Плечевая и бедренная кости длиннее костей предплечья и голени; кисть и стопа по длине примерно равны плечу и бедру. Общая

длина конечностей не превышает 0,1 длины животного. Брюшные ребра многочисленные. Размеры — до 1,5 м. В. юра.

Хюне (Huene, 1956) относит это семейство к ринхоцефалам.

Pleurosaurus H. Meyer, 1831 (= *Anguisaur* Münster, 1839; = *Anguinosauros* Münster, 1840; = *Saurophidium* Gervais, 1871). Тип рода — *Pleurosaurus goldfussi* H. Meyer, 1831; в. юра, Германия. Все тело покрыто крупными чешуйками, по медуллярной линии проходит ряд особенно крупных килевых чешуй. Между восходящим отростком предчелюстной кости и передним краем носидра на поверхности черепа выходит большая *septomaxillare*. Нижняя челюсть высокая, с длинным засочленованным и небольшим венечным отростками. Передние зубы короче задних и расположены более густо; верхние задних зубов слегка изогнуты назад. Туловищные позвонки с широкими, а хвостовые — с узкими остистыми отростками. Задние конечности явно длиннее передних. Плечевая кость без эпикондиллярных отростков. Плюсневая кость V пальца неискривленная. Пальцы мало дифференцированы по длине. С возрастом череп относительно удлиняется, а парные конечности укорачиваются (рис. 291). Четыре вида. В. юра. З. Европы.

Acrosaurus H. Meyer, 1854; в. юра З. Европы.

ОТРЯД SAUROPTERYGIA. ЗАВРОПТЕРИГИИ

Морские синапозавры с удлиненной шеей и с ластовидными парными конечностями. Череп низкий и широкий, с удлиненной заглазничной частью. Ноздри смещены назад от переднего конца морды; височная яма обращена дорсально; темное отверстие сохраняется. Предчелюстные кости с сильно развитыми восходящими отростками, вклинивающимися между носовыми костями и часто достигающими лобных. Носовые и слезные кости маленькие или совсем не развитые. Темные кости узкие. Челюстная кость удлиненная и идет назад до уровня височной ямы. Заглазничная часть черепа часто вырезана снизу; скуловая часть короткая, квадратноскуловая обычно отсутствует. Заднотемные и таблитчатые кости известны лишь у единичных нотозавров (*Simosaurus*). Межптеригондные ямы малы или отсутствуют совсем; хвоя разделена сошниками, с которыми сзади соединяются крыловидные кости. Базиптеригондные отростки редуцированы и сочленение

крыловидных костей с основанием черепа неподвижное. Небные кости широко разбобщены передней частью крыловидных; наружные крыловидные кости хорошо развиты, верхние крыловидные имеют широкое основание и наверху достигают крыши черепа. Боковых отростков крыловидных костей нет. Околоротовые отростки направлены к чешуйчатым костям. Слуховая косточка, по-видимому, тонкая. Челюстное сочленение расположено ниже уровня зубного ряда. Нижняя челюсть длинная и тонкая, с низким венечным и хорошо развитым засочленованным отростками. Небные зубы почти всегда отсутствуют. Челюстные зубы тонкие, изогнутые назад, с продольной ребристостью; передние зубы (хватательные) часто бывают значительно удлиненными. Позвонки обычно платицеальные, без свободных интерцентров; у примитивных завроптеригий они иногда амфицельные. Тела позвонков короткие, соединенные с невральными дугами швом. Число шейных позвонков колеблется

от 13 до 76, спинных 17—30, крестцовых три—шесть, хвостовых—до 50. Шейные ребра обычно двухголовчатые, сочленяющиеся с телами позвонков, но у многих меловых завроптеригий обе головки срastaются. Туловищные и хвостовые ребра одноголовчатые, причем туловищные сочленяются с невральными дугами, и хвостовые—с телами позвонков. Вентральные отделы поясов конечностей расширенные. Межключица маленькая или отсутствует; коракоиды, а иногда и вентральные выросты лопаток соприкасаются по средней линии; грудина не окостеневает. Имеется небольшое тирондное отверстие, но запирательная может отсутствовать. Плечевая и бедренная кости массивные, расширенные на конце; у примитивных форм сохраняется энтикондлярное отверстие. Кости предплечья и голени укорочены и уплощены; фаланги резко укорочены, но сохраняют удлиненную форму. Парные конечности пятипалые, ластовидные, обычно с выраженной гиперфалангией. Брюшные ребра хорошо развиты. Кожного панциря нет. Кольцо склеротики не развито. Триас—мел. Два подотряда.

Триасовые завроптеригии (нотозавры) в большинстве—небольшие земноводные животные. Среди юрских и меловых завроптеригий известны гигантские формы, как, например, плеозавры, достигавшие в длину более 12 м и обладавшие мощными зубами. Такой же величины достигали и некоторые позднемеловые эласмозавры. В основном завроптеригии были жителями морей и океанов, но некоторые формы, возможно, обитали в эстуариях, а отдельные позднемеловые эласмозавры проникали и в пресные воды.

Длинношнеле плеозавры с небольшой головой и сравнительно короткими конечностями, не приспособленными для быстрого и долгого плавания, очевидно, обитали вблизи берега; длинная шея позволяла схватывать более подвижную добычу (главным образом рыбу) без перемещения тела. Большеголовые коротконошеле плеозавры с длинными и мощными конечностями, приспособленными для быстрого и долгого плавания, обитали, несомненно, в открытых морях. Из них молнозубые плеозавры, охотившиеся за добычей у поверхности моря, принадлежали к числу опаснейших морских хищников своего времени. Трипакромеры с заостренной длинной передней частью черепа, сравнительно мелкозубые, были приспособлены для ныряния на большие глубины, где охотились за крупными головоногими, подобно современным кашалотам.

Завроптеригии были распространены, вероятно, во всех мезозойских морях: остатки их

находятся в мезозойских отложениях в Европе, Азии, Африке, С. и Ю. Америке, в Австралии и Новой Зеландии.

Классические местонахождения нижнеюрских и среднеюрских плеозавров, откуда впервые добыты скелеты этих удивительных животных, были открыты в Англии, в Дорсетшире. Позднее они были обнаружены и в верхнеюрских отложениях (в оксфордских и кимериджских глинах). Наиболее богатые коллекции плеозавров—свыше 20 полных скелетов—хранятся в музеях Англии. В СССР разрозненные кости плеозавров, главным образом позвонки, находили в верхнеюрских и меловых отложениях Подмосквы, Курской обл., Поволжья, Украины и Казахстана. В сланцевых рудниках Поволжья нередко находки скелетов плеозавров и ихтиозавров; скопления костей небольших плеозавров были найдены в лейасовых и среднеюрских известняках и фосфоритах в Сибири, по р. Вилюю, а также в кернах скважин на побережье моря Лаптевых.

ПОДОТРЯД NOTHOSAURIA. НОТОЗАВРЫ

Примитивные завроптеригии с перепончатыми конечностями, у которых ноздри расположены примерно на середине расстояния между концом морды и глазами, предчелюстные кости не достигают лобных, а крыловидные смыкаются по средней линии на всем протяжении. Череп треугольный, очень низкий, обычно заметно удлиненный в заглазничной области. Сохраняются носовые кости. Теменные кости уплощенные, но узкие, не заходят вперед за уровень височной ямы; теменное отверстие расположено в задней части теменных костей. Иногда сохраняются заднетеменные и таблитчатые кости. Височная дуга узкая. Квадратноскуловая кость сохраняется. Иногда имеются небные отверстия. Задняя височная яма маленькая. Задняя ушная кость самостоятельная, околзатылочные отростки толстые и короткие, направленные косо вверх и наружу. В одном случае (*Simosaurus*) описана рудиментарная ушная вырезка амфибийного типа. У некоторых форм в межглазничной области мозговой коробки имеются окостенения. Засочленовый отросток нижней челюсти умеренной длины. Зубы многочисленные, острые, передние часто удлиненные. Иногда сохраняются небные зубы. Шейных позвонков 13—25, спинных 17—28, крестцовых три—шесть, хвостовых—до 50. Как исключение, позвонки бывают глубокоамфибийными (*Partanosau-*

rus), а невральные дуги сращены с телами позвонков (*Proneusticusaurus*). Между телами позвонков часто развиты дополнительные сочленения (зигосфены и зигантры и как исключение — инфразиганофизы). Гемальные дуги иногда остаются парными. Шейные ребра двухголовчатые, туловищные и хвостовые — одноголовчатые; туловищные ребра сочленяются с невральными дугами, а хвостовые — с телами позвонков. Туловищные ребра и позвонки часто несут явные признаки пахиостоза. Вентральные отделы конечностей слабо расширены. Коракоиды с тонкостью, они соприкасаются друг с другом лишь в своей задней части; лопатка не разрастается на вентральную сторону; ключичная дуга мощная; межключича треугольная, как исключение Т-образная. Лобковые и седалищные кости разделены умеренно развитым тироидным отверстием; лобковая кость прободенная. Парные конечности с удлиненным предплечьем и голенью, составляющими 0,5—0,7 длины плеча и бедра. Проксимальные косточки стопы увеличены. Фаланговая формула близка к нормальной, иногда наблюдается легкая гиперфалангия. Кошачьи фаланги, по-видимому, снабжены когтями. Плечевая кость обычно с энзигкондиллярным отверстием и желобком над наружным мыщелком. Брюшные ребра многочисленны и образуют до 50 поперечных рядов. Нотозавры были еще тесно связаны с сушей и вели амфибический образ жизни. Триас. Четыре семейства. Хюне (Huene, 1956) выделяют сем. *Pachypleurosauridae* в особый подотряд.

Недавно из триаса Китая было описано маленькое (длина тела 33 см) водное пресмыкающееся *Nanchangosaurus suni* Wang, 1959. Оно было отнесено к завроптеригиям и выделено в особое семейство и подотряд *Nanchangosauroidae* (Wang Kung-mu, 1959). От типичных нотозавров *Nanchangosaurus* отличается необычайно короткой шеей (9—10 позвонков), вдвое уступающей длине головы. К сожалению, это животное известно только по отпечатку. Во многом оно резко отличается от завроптеригий, и его строение мало изучено. Череп *Nanchangosaurus* имел резко удлиненную предглазничную часть, верхние височные ямы были очень маленькими. Наличие одноголовчатых туловищных ребер, соединяющихся не с невральными дугами, а с телами позвонков, заставляет сомневаться в принадлежности *Nanchangosaurus* к синантозаврам. Не исключено, что в действительности *Nanchangosaurus* близко родственен примитивным водным триасовым ящерцам — талатозаврам. Наличие или отсутствия нижней височной ямы осталось неизвестным.

СЕМЕЙСТВО LARIOSAUROIDAE LYDEKKER, 1889

Нотозавры с треугольным, несколько удлиненным черепом, хорошо развитыми небными отверстиями и большими или умеренной величины височными ямами. Череп не сужен в носовой области; предчелюстные кости лишь слегка вклиниваются между носовыми; теменные кости умеренной ширины. Квадратночелюстная кость большая. Челюстное сочленение расположено лишь слегка позади затылочного. Зубы однородные, иногда передние зубы несколько удлинены. В некоторых случаях отмечают наличие продольного ряда зубов на крыловидных костях (*Lariosaurus*). Шея превышает длину головы примерно вдвое; хвост короткий, не достигающий длины туловища. Шейных позвонков около 20, спинных 20—28, крестцовых три — пять, хвостовых 20—45. Как исключение, позвонки бывают глубокоамфицельными (*Partanosaurus*). Ребра утолщенные. Межключича треугольная, со слабым задним отростком. Передние конечности обычно несколько короче задних. Плечевая кость прямая и округлая в сечении, либо изогнутая и уплощенная. Промежуточная кость кисти обычно велика и расположена между дистальными концами локтевой и лучевой костей. Туловищные ребра и позвонки иногда с признаками пахиостоза. Триас.

Lariosaurus Curioni, 1847 (= *Macromirosaurus* Curioni, 1847; = *Macromerosaurus* Cornalia, 1854). Тип рода — *Lariosaurus balsami* Curioni, 1847; ср. триас (верхи ладинского яруса), С. Италия. Череп треугольный, со сравнительно тупой мордой, маленькой округлой глазницей и большой трапециевидной височной ямой. Передний конец ноздри у переднего конца морды; предчелюстные кости вклиниваются между ноздрями. Слезная и предлобная кости достигают ноздри. Заглазничная кость узкая; теменные кости с заднебоковыми отростками, ограничивающими височные ямы сзади и соединяющимися с направленными внутрь отростками чешуйчатых костей. Нижняя челюсть с длинным заочелюстным отростком. По Артаберу (Arthaber, 1924), наружный край задней части крыловидных костей несет продольный ряд зубов, по Хюне (Huene, 1956) сомневается в их наличии. Передние челюстные зубы слегка удлинены. Шейных позвонков 20—21, спинных 20—22, крестцовых пять, хвостовых — до 45. Крестцовые ребра дистально сильно расширены и соприкасаются друг с другом. Передние хвостовые ребра расширены. Лопатка с дорсальным отростком, межключича очень широкая.

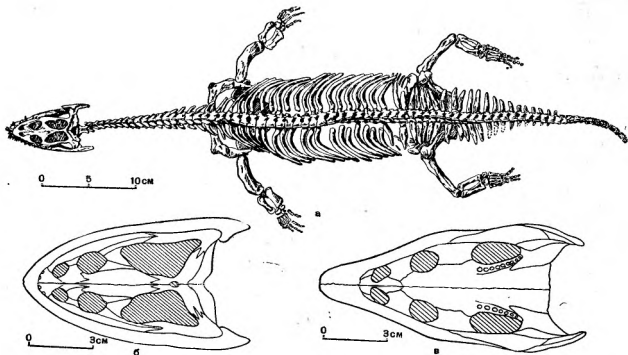


Рис 292. *Lariosaurus balsami* Curioni:

а — скелет сверху; череп: б — сверху, в — снизу. Ср. триас Швейцарии (а — Peyer, 1935; б, в — Arthaber, 1924)

Запирательное отверстие лобковой кости незамкнутое. Radiale и tibiale никогда не окостеневают. Фаланговая формула: 4,5,5,4—5, 3— для передней конечности и 2, 3, 4, 5, 4 — для задней. Брюшные ребра состоят из непарного срединного и двух парных боковых члеников. Размеры — до 1 м (рис. 292). Два вида. Ср. триас Италии и Швейцарии.

Nothosaurus Kuhn, 1948; н. триас Германии. *Parthanosaurus* Skuphos, 1893 (= *Parthanosaurus* Skuphos, 1893; ? = *Microcletosaurus* Skuphos, 1893) — ср. триас Австрии. *Neusticosaurus* Seeley, 1882; ср. и низы в. триаса 3. Европы.

Хуэне (Huene, 1956) относит р. *Neusticosaurus* к сем. *Pachypleurosauridae*, а *Parthanosaurus* — к сем. *Nothosauridae*.

СЕМЕЙСТВО PACHYPLEUROSURIDAE NOPCSA, 1928

Нотозавры со сравнительно коротким треугольным черепом, резко расширенным в глазничной части, с острой мордой и очень маленькими височными ямами. Череп не сужен в носовой области; небных отверстий и зубов на небе нет. Предчелюстные кости глубоко вклиниваются между длинными и узкими но-

совыми; теменные кости очень широкие. Квадратноскуловая кость большая. Челюстное сочленение расположено немного позади затылочного. Зубы однородные. Шея сравнительно короткая; превышает длину головы всего в полтора — два раза; хвост длинный. Шейных позвонков 13—21, спинных 20—24, крестцовых три — четыре, как исключение пять — шесть (*Proneusticosaurus*), хвостовых — до 50. Межключица треугольная. Передние конечности по длине примерно равны задним или превышают их в полтора раза. Плечевая кость тонкая, прямая, округлая в сечении и расширенная по концам. Промежуточная кость кисти мала; расположена она перед локтевой костью. Число фаланг часто несколько уменьшено. В коже могут сохраняться мелкие костные чешуйки. Туловищные позвонки и ребра всегда с четко выраженными признаками пахиостоза. Н. (?) — ср. триас. Два подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО PACHYPLEUROSURINAE NOPCSA, 1928

(= *Pachypleuridae* Lydekker, 1889)

Невральные дуги не срастаются с телами позвонков. В крестце три — четыре позвонка. Н. (?) — ср. триас.

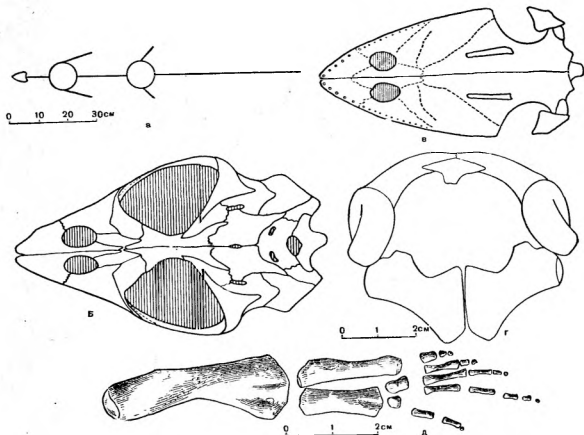


Рис. 293. *Pachypleurosaurus edwardsi* (Cornalia):

а — пропорции животного; череп: б — сверху, в — снизу (X1); г — плечевой пояс; д — передняя конечность. Ср. триас Италии (Zangerl, 1939)

Pachypleurosaurus Broili, 1927 (= *Pachypleura* Cornalia, 1854). Тип рода — *Pachypleura balsami* Cornalia, 1854; ср. триас (ладинский ярус), С. Италия. Череп с острой мордой, большой треугольной глазницей и крайне маленькой височной ямой, лишь немного превышающей по размерам теменное отверстие. В ушной и затылочной областях череп значительно сужен. Ноздри небольшие; предчелюстные кости заходят за уровень их заднего края; слезная кость не достигает ноздри. Заглазничная кость широкая, с задним отростком, вклинивающимся в чешуйчатую кость. Крыловидные кости окаймляют весь задний край наружных крыловидных костей и широко прикрывают основание черепа. Шейных позвонков 18—21, спинных 17—24, крестцовых три — четыре. Передние шейные ребра сильно расширены. Запирательное отверстие обычно незамкнуто. Передняя конечность несколько длиннее задней. Число фаланг, по-видимому, уменьшено: по Пейеру (Peuer, 1932a), фаланговая формула для передней конечности — 1,

2, 3, 3, 2, для задней — 2, 3, 3, 4, 2, но, согласно Артаберу (Arthaber, 1924), число фаланг в обеих конечностях нормальное. Брюшные ребра из непарного срединного и парного бокового члеников. В коже имеются костные чешуйки, местами перекрывающие друг друга. Размеры — до 1 м (рис. 293). Четыре — пять видов. Ср. триас Италии и Швейцарии.

Phygosaurus Arthaber, 1924; *Psilotrachelosaurus* Nopcsa, 1928 (= *Psilotrachelosaurus* Nopcsa, 1928); *Elmosaurus* Huene, 1957; *Rhaeticonia* Broili, 1907 — все из ср. триаса 3. Европы. *Keichousaurus* Young, 1958; ср. триас Китая. Из н. триаса Германии известна плечевая кость нотозавра, относящегося, по-видимому, к этой же группе (Huene, 1951).

ПОДСЕМЕЙСТВО PRONEUSTICOSAURINAE HUENE, 1948

(nom. transl. nov., ex *Proneusticosauridae* Huene, 1948)

Невральные дуги срастаются с телами позвонков. В крестце пять — шесть позвонков. Ср.

триас. Известны лишь по фрагментарным остаткам. Хюне (Huene, 1948, 1956) придает этой группе ранг семейства.

Proneusticosaurus Voltz, 1902 (= *Dolichovertebra* Huene, 1902); ? *Lamprosaurioides* Schmidt, 1927 (= *Lamprosaurus* H. Meyer, 1860) — оба из ср. триаса Польши. Род *Lamprosaurioides* обычно относят к сем. *Nothosauridae*.

СЕМЕЙСТВО SIMOSAURIDAE NOPCSA, 1928

Нотозавры со сравнительно коротким черепом, с широкой, округлой мордой и большой или умеренной величины височной ямой. Череп не сужен в носовой области; небных отверстий и зубов на небе нет. Предчелюстные кости лишь слегка вклиниваются между носовыми. Теменные кости умеренной ширины; иногда они сростаются друг с другом. Сохраняются таблитчатые и заднетеменные кости. Скуловая кость удлиненная; впереди она достигает слезной, сзади контактирует свободно между челюстной и заглазничной костями. Квадратноскуловая кость редуцирована. Зубы

однородные. Челюстное сочленение расположено явно позади затылочного. Шея превышает длину головы примерно вдвое; хвост длинный. Шейных позвонков до 20, спинных до 25, крестцовых четыре — пять, хвостовых — до 50. Позвонки иногда с признаками пахиостоза; помимо зигосфенов и зигантров, они могут нести инфрагизалопфизы. Межключица Т-образная. Плечевая кость изогнутая. Ср. триас и низы в. триаса.

Simosaurus H. Meyer, 1842 (? = *Opeosaurus* H. Meyer, 1855). Тип рода — *Simosaurus gaillarti* H. Meyer, 1842; ср. триас (верхний раковинный известняк), Ю. Германия. Сравнительно крупная форма с черепом длиной до 30 см и большой овальной височной ямой. Глазница треугольная, расположена в передней половине черепа. Носовые кости очень маленькие и не заходят за уровень переднего края предлобных костей; теменные кости сростаются. Имеются маленькая заднетеменная яма и рудиментарная ушная вырезка амфибийного типа. Небо с резцовыми отверстиями. Крыловидные кости широко прикрывают основание черепа. Челюстное сочленение расположено немного позади затылочного (рис. 294). Три вида. Ср. триас Германии и Франции, низы в. триаса Германии.

Conchiosaurus H. Meyer, 1834 (= *Condriosaurus* H. Meyer, 1838); *Anarosaurus* Dames, 1890; *Dactylosaurus* Gürich, 1884 (= *Anomalousaurus* Huene, 1902) — все из ср. триаса С. Европы. Ромер (Romer, 1956) условно относит сюда же и род *Corosaurus* Case, 1936 из в. триаса США.

СЕМЕЙСТВО NOTHOSAURIDAE LYDEKKER, 1889

Нотозавры с удлиненным черепом, суженным в носовой области, с длинной шеей, превышающей длину голову вдвое — втрое, и с умеренной длины хвостом, незначительно превышающим по длине туловище. Морда обычно широкая. Небных отверстий и зубов на небе нет. Височные ямы большие. Лобная кость непарная; теменные кости очень узкие, иногда они также становятся непарными. Передние зубы всегда значительно удлинены. Шейных позвонков 20—25, спинных 20—25, крестцовых четыре — пять, хвостовых — около 40. Крестцовые ребра резко расширены и соприкасаются на конце друг с другом. Межключица треугольная. Передние конечности по длине слегка уступают задним. Плечевая кость всегда изогнутая, уплощенная. Энантикондиларное отверстие может отсутствовать. Промежуточная кость кисти большая, расположенная

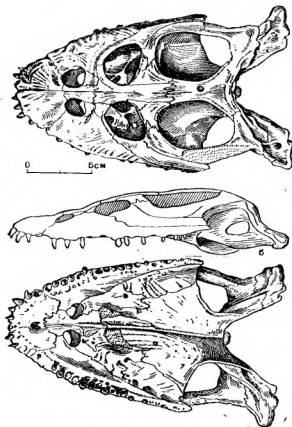


Рис. 294. *Simosaurus gaillarti* Meyer.

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу. Ср. триас Германии (Huene, 1903)

между дистальными концами локтевой и лучевой костей. Наблюдается легкая гипердактилия. Пахиостоза обычно нет. Триас.

Ceresiosaurus Peyer, 1931. Тип рода — *C. calcagnii* Peyer, 1931; ср., триас (ладинский ярус), Швейцария. Череп со сравнительно острой мордой и относительно слабо выраженным сужением в носовой области. Голова составляет около 0,1 общей длины, шея — около 0,25, туловище и хвост — около 0,3 каждый. Глазницы округлые, большие; височные ямы овальные и по размерам лишь немного превышают глазницы. Предчелюстные кости заходят далеко за уровень ноздри и слегка вклиниваются между носовыми костями. Слезная и носовая кости не достигают ноздри. Крыловидные кости с боковыми отростками, прикрывающими снизу квадратную кость. Нижняя челюсть с хорошо выраженным засочленованным отростком. Шейных позвонков 25, спинных 25, крестцовых четыре, хвостовых 41—42. Остистые отростки туловищных позвонков превышают высоту тела позвонка и постепенно переходят в невральные дуги. Передние шейные ребра сильно расширены, туловищные ребра с умеренно выраженными пахиостозными изменениями. Межключица слегка вырезана сзади. Задний край кораконда выпуклый. Подвздошная кость с задним отростком. Запирательное отверстие лобковой кости непроводное. Плечевая кость дистально слегка расширена, с энтеликондлярным отверстием. Кости предплечья и голени слегка уплощены: Дистальные фаланги упрощены и укорочены. Фаланговая формула: для задней конечности — 2, 3, 5, 6, 6. Брюшные ребра состоят из непарного срединного и двух боковых членников. Размеры до 1,25 см (рис. 295). Один вид.

Nothosaurus Münster, 1834 (= *Dracosaurus* Münster, 1834; = *Dracontosaurus* Agassiz, 1846; = *Kolposaurus* Scaphos, 1893; = *Oligolycus* Fritsch, 1894). Тип рода — *Nothosaurus mirabilis* Münster, 1834; ср. триас, Германия (Бавария). Череп с широкой округлой мордой и сильно выраженным сужением в носовой области. Глазницы овальные, маленькие, височные ямы овальные и по размерам превышают глазницы не менее чем вдвое. Предчелюстные кости не заходят за уровень заднего края ноздри; слезная и предлобная кости не достигают ноздри. Теменные кости очень узкие, с поперечным отростком,

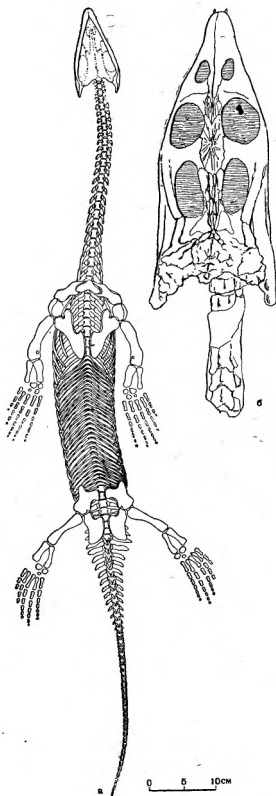


Рис. 295. *Ceresiosaurus calcagnii* Peyer:

а — скелет сверху; б — череп сверху (х0,6). Ср. триас Швейцария (Peyer, 1931)

Условно к этому же семейству отнесены отпечатки перепончатой конечности *Pontopus Norpsa*, 1928 из в. триаса Англии.

ПОДОТРЯД PLESIOSAURIA. ПЛЕЗИОЗАВРЫ

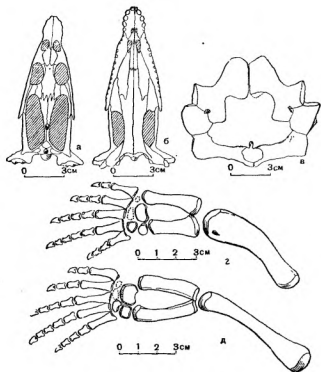


Рис. 296. *Nothosaurus* Münster:

а — череп *N. procerus* Schroeder; б — череп *N. procerus* Schroeder; в — челюсть носа *N. mirabilis* Münster; г, д — челюсть *N. raabii* Schroeder. Ср. триас Германии (а, б, г — Art-haber, 1924; в — Huene, 1952)

ограничивающими задний край височной ямы. Крыловидные кости с боковыми отростками, прикрывающими снизу квадратную кость. Нижняя челюсть с засочленновым отростком. Помимо четвертого и пятого зубов предчелюстной кости, значительно удлиненны и два зуба на челюстной кости. Шейных позвонков 20—22, спинных около 20, крестцовых пять, хвостовых — около 30. Все ребра, по-видимому, однокостчатые. Межклюица со слабым задним отростком. Задний край коракоида вогнутый. Локбовая кость с запирательным отверстием. Плечевая кость резко изогнутая, расширенная на конце. Кости предплечья и голени уплощенные. Фаланговая формула близка к нормальной. Брюшные ребра состоят из среднего непарного и двух парных члеников. Размеры — до 3,5 м (рис. 296). Около 20 видов. Верхн. н. триаса Германии, ср. триас 3. Европы и Туниса, в. триас Австрии и Израиля. ? *Kwangsisauros* Young, 1959; н. триас Китая. *Paranotosaurus* Peyer, 1939; ? *Deirosaurus* Owen, 1854 — оба из ср. триаса 3. Европы. *Metanotosaurus* Yabe et Shikama, 1951; ср. триас Японии.

Специализированные завроптериги с сильно водоизмененными ластовидными конечностями, у которых предчелюстные кости полностью разделяют носовые отверстия и достигают лобных костей. Ноздри обычно смещены к переднему концу глаз; носовые кости обычно утрачены, реже сохраняются их рудименты. Череп более высокий и менее удлиненный в заглазничной области, чем у нотозавров. Теменные кости резко сужены, впереди они обычно заходят за уровень переднего края височной ямы, образуют сагиттальный гребень; теменное отверстие обычно расположено в средней части теменных костей. Чешуйчатые кости разрастаются назад и в большинстве случаев смыкаются по средней линии позади теменных костей. Височная дуга узкая. Квадратноскуловая кость обычно отсутствует. Небных отверстий и зубов на небе не бывает. Между крыловидными костями обычно сохраняются небольшие межкрыловидные ямы. Задняя височная яма обычно большая. Околозатылочные отростки длинные и тонкие, направленные вниз и наружу и соединяются с чешуйчатыми костями. В межглазничной области окостенений нет. Засочленновыи отросток нижней челюсти длинный. Зубы менее многочисленные, чем у нотозавров. Шейных позвонков 13—76, спинных 24—30, крестцовых обычно три — четыре, хвостовых — до 50. Позвонки платицеиные, укороченные. Шейные ребра иногда становятся однокостчатые, туловишные всегда однокостчатые. Гемальные дуги остаются парными. Вентральные отделы поясов конечностей резко расширены. Лопатки образуют в акромиальной области вентральные отростки, которые могут соединяться по средней линии; коракоиды без отверстий, смыкающиеся по средней линии на всем протяжении. Ключицы и межклюица часто рудиментируются. Локбовая кость обычно резко разросшаяся, прободенная, тироидное отверстие значительное. Парные конечности с резко укороченными костями предплечья и голени. Плечевая и бедренная кости короткие, резко расширенные и уплощенные дистально, эпикондиллярных отверстий нет. Гиперфалангия обычно резко выражена: концевые фаланги лишены ногтей. Брюшных ребер обычно не более 10 поперечных рядов. Ср. триас — мел.

Три надсемейства. В отличие от нотозавров, плезиозавры были уже типичными морскими обитателями.

НАДСЕМЕЙСТВО PISTOSAURIOIDEA

Наиболее примитивные плезиозавры, во многом еще сходные с нотозаврами. Предглазничная часть черепа удлинненная. Носовые кости сохраняются; ноздри расположены далеко от переднего края глаз, ближе к середине морды. Предчелюстные кости не вклиниваются между лобными. Теменное отверстие расположено в средней части теменных костей. Крыловидные кости полностью смыкаются по срединной линии и межптеригонидных ям нет. Шея умеренно удлинненная (около 20 позвонков), в полтора — два раза длиннее головы.

Акромиальные отростки лопаток не смыкаются по средней линии. Лобковая кость умеренно разросшаяся. Гиперфалангия незначительная. Ср. (и в.?) триас. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО CYMATOSAURIDAE HUENE, 1952

Предглазничная часть черепа широкая, сравнительно мало удлинненная. Ноздри и глазницы большие. Зубы заметно варьируют по длине. Крыловидные кости полностью прикрывают парасфеноид. Ср. (и в.?) триас. Ромер (Romer, 1956) относит это семейство к нотозаврам.

Cymatosaurus Fritsch, 1894 (? = *Germanosaurus* Nopcsa, 1928; = *Eurysaurus* Frech, 1903, nom. praecur.); ср. триас Германии, Польши и Сицилии (рис. 297). ? *Sulmosaurus* Linck, 1945; в. триас Германии.

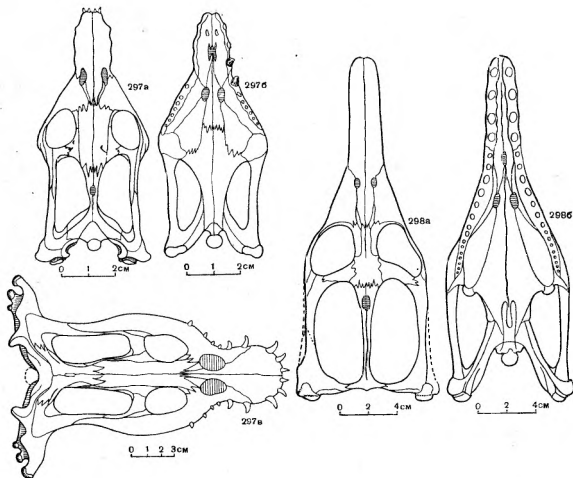


Рис. 297. *Cymatosaurus* Fritsch. Череп:

а — *C. fridericanus* Fritsch сверху, б — *C. fridericanus* Fritsch снизу, в — *C. (Germanosaurus) schaefferi* Arthaber сверху. Ср. триас 3. Европы (Arthaber, 1924)

Рис. 298. *Pistosaurus grandaevus* Meyer.

Череп: а — сверху, б — снизу. Ср. триас 3. Европы (Arthaber, 1924)

Сюда же часто относят и род *Rhaeticonia*, рассматриваемый нами в составе нотозавров (сем. *Pachyrhinosauridae*).

СЕМЕЙСТВО PISTOSAURIDAE BAUR, 1899

Предглазничная часть черепа очень узкая, удлинённая. Ноздри и глазницы небольшие, диаметр глазниц вдвое меньше длины височных ям. Крыловидные кости не прикрывают снизу парасфеноида. Ср. триас.

Pistosaurus Н. Meyer, 1839; ср. триас Германии и Польши (рис. 298).

Хюне (Huene, 1956) относит к семейству род *Corosaurus*, рассматриваемый нами в составе нотозавров (сем. *Simosauridae*).

НАДСЕМЕЙСТВО PLESIOSAUROIDEA

(= *Dolichodeira*)

Завроптеригии с небольшим, узким черепом, длинной шеей и сравнительно слабо расширенными вентральными отделами поясов конечностей. Предчелюстные кости вклиниваются между лобными; ноздри расположены у переднего края глазниц. Заглазничная часть черепа несколько укорочена; теменное отверстие смещено в переднюю часть теменных костей; чешуйчатые кости обычно смыкаются по средней линии позади теменных. Небо с небольшими межптеригоидными ямами. Зубы обычно однородные, конические, небольшие. Шейные позвонки удлинённые, с низкими телами и гладкой вентральной поверхностью; число их колеблется от 22 до 76. Интенцентр эпистрофея редуцирован, зубовидный отросток большой. Спинальные позвонки 20—30, крестцовых два—четыре, хвостовых 25—43. Лопатка обычно с сильно развитым вентральным отростком, образующим у большинства форм симфиз. Межключица часто редуцирована, иногда совсем утрачена; ключицы, как правило, хорошо развиты. Отверстие между лопатками и коракоидами обычно замкнутое. Плечевая и бедренная кости короткие, равной длины, или одна из них короче другой. Передняя конечность обычно длиннее задней. Гиперфалангия резко выражена. В. триас — мел. Четыре семейства.

СЕМЕЙСТВО PLESIOSAUROIDAE GRAY, 1825

Шея длиннее туловища и значительно длиннее (в 2—8 раз) головы. Сохраняются рудиментарные носовые кости. Число шейных позвонков колеблется от 24 до 41; шейные ребра двухголовчатые. Ключицы и межключица

всегда развиты. Лопатки не образуют симфиза и не соединяются по срединной линии с коракоидами; заднебоковые отростки коракоидов не развиты (рис. 299). В. триас (рэт) — н. юра.

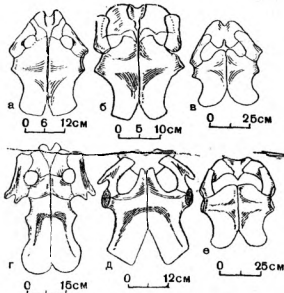


Рис. 299. Плечевой пояс различных Plesiosauridae:

a — *Plesiosaurus dolichodeirus* Conybear; б — *P. macrocephalus* Owen; в — *P. conybeari* Sollas; г — *P. laticeps* Owen; д — *P. hawkinsi* Owen; е — *Sthenarosaurus damkisi* Watson (White, 1940)

Plesiosaurus Conybear, 1821 (= *Halidragon* Wagler, 1830; = *Pentatarsostinus* Hawkins, 1840). Тип рода — *Plesiosaurus dolichodeirus* Conybear, 1824; юра (н. лейас), Англия. Размеры 1,5—5 м. Череп короткий, треугольный, с овальными глазницами и сравнительно большими височными ямами. Шея — 0,5—2 м (30—40 позвонков), туловище короткое — 0,4—1,5 м (около 25 спинных позвонков). Нижнечелюстной симфиз короткий; зубы конические, небольшие. Плечевой пояс с длинным коракоидным симфизом, ключицы хорошо развиты и обычно достигают по срединной ли-

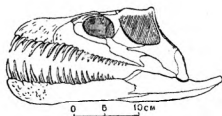


Рис. 300. *Plesiosaurus brachypterygius* Conybear.

Череп сбоку. Н. юра 3. Европа (Huene, 1956)

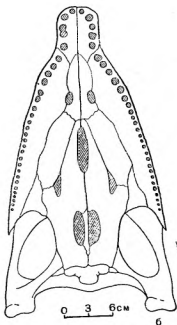
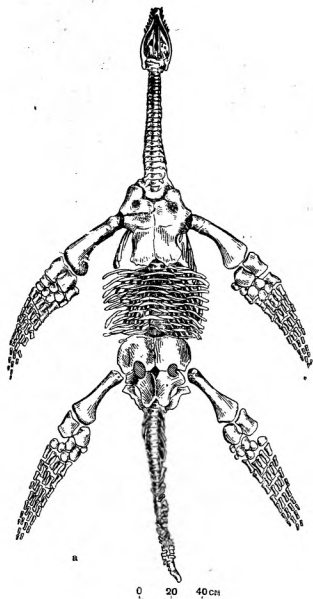


Рис. 309. *Rhomaleosaurus victor* (Fraas):

а — скелет снизу; б — череп снизу. Н. юра 3. Европы (Fraas, 1910)

туловище — в 2,5 раза, хвост — в 5 раз. Теменное отверстие расположено впереди уровня заднего края глазниц. В межчелюстной кости

пять — шесть зубов. Шейных позвонков до 76, спинных 22, крестцовых два, хвостовых — 26. Отверстия между лопатками и коракоидами замкнутые. Плечевая кость длиннее бедренной (рис. 311). Несколько видов. В. мел США. С территории СССР по позвонкам установлено несколько видов из сеномана Курской обл., сенона Поволжья и Приуралья и в. мела Украинны (Боголюбов, 1911).

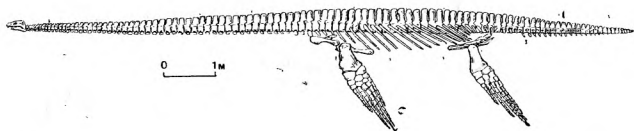


Рис. 310. *Hydratherosaurus alexandrae* Welles.

Реконструкция. В. мел (морено) США (Калифорния) (Saint-Saïne, 1955)

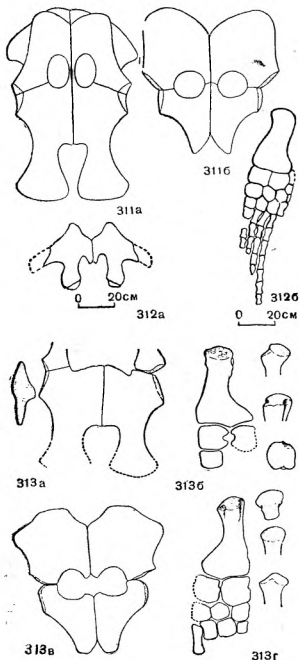


Рис. 311. *Elasmosaurus platyurus* Cope:

а — плечевой пояс; б — тазовый пояс, уменьшено. В. мел США (Канзас) (Welles, 1952)

Рис. 312. *Thalassionomosaurus marshii* (Williston):

а — плечевой пояс; б — передняя конечность. В. мел США (Канзас) (Ниппе, 1956)

Рис. 313. *Hydralmosaurus serpentinus* (Cope):

а — плечевой пояс; б — проксимальный отдел передней конечности; в — тазовый пояс; г — проксимальный отдел задней конечности; уменьшено. В. мел (н. сенон) США (Небраска) (Welles, 1952)

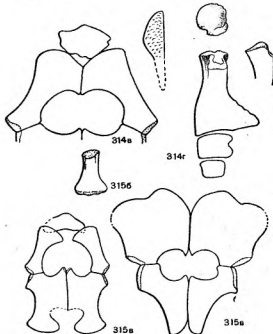
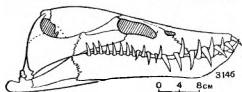
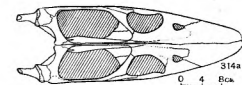


Рис. 314. *Styxosaurus* Welles:

а — верх *S. snodii* (Williston) energy; б — верх *S. snodii* (Williston) сбоку снизу; в — плечевой пояс *S. browni* Welles, уменьшено; г — проксимальный отдел передней конечности *S. browni* Welles, уменьшено. В. мел (н. сенон) США (Welles, 1952)

Рис. 315. *Thalassionomosaurus ischiadicus* (Williston):

а — плечевой пояс; б — плечевая кость сбоку; в — тазовый пояс, уменьшено. В. мел (н. сенон) США (Канзас) (Welles, 1952)

Thalassionomosaurus Welles, 1943. Тип рода — *Elasmosaurus* (?) *marshii* Williston, 1906; в. мел (свита ниобара), США (Канзас). Описан по плечевому поясу и передней конечности. Отверстия между лопатками и коракондами замкнутые. Лопатки образуют симфиз; боковые края лопаток выступают вперед в виде округлых отростков (рис. 312). Один

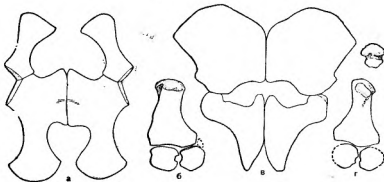


Рис. 316. *Alzadasaurus riggsi* Welles:

а — плечевой пояс; б — проксимальный отдел передней конечности; в — тазовый пояс; г — проксимальный отдел задней конечности, уменьшено. В. мел США (Welles, 1952)

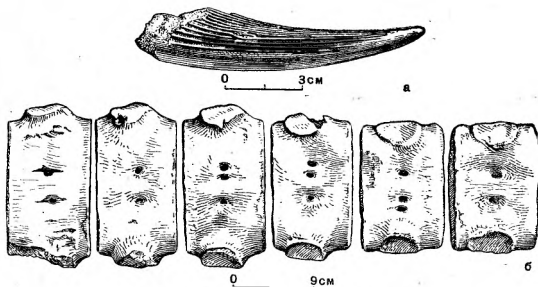


Рис. 317. *Scanisaurus nazarovi* (Bogolubov):

а — зуб; б — шейные позвонки снизу. В. мел Швеции (Persson, 1960)

вид. В СССР найден на Украине (Православлев, 1916).

Hydralmosaurus Welles, 1943. Тип рода — *Elasmosaurus serpentinus* Cope, 1877; в. мел США (Небраска). 60 шейных позвонков, 22 спинных, четыре крестцовых, 25 — хвостовых. Отверстия между лопатками и коракоидами незамкнутые. Передний край коракондов широкий дугообразный. Передний край лопковых костей вогнутый. Плечевая кость длиннее бедренной. Наружный край плечевой и бедренной костей расширен (рис. 313). Один вид.

Styxosaurus Welles, 1943. Тип рода — *Cimoliasaurus snowii* Williston, 1890; в. мел (сенон), США (Канзас). Шея в 13 раз длиннее головы и содержит 65 позвонков. На пе-

редней половине шейных позвонков проходят боковые гребни. Ключичная дуга тонкая, выпуклая впереди. Отверстия между лопатками и коракоидами незамкнутые, но соединены симфизом лопаток в одно широкое отверстие. Передний край лопковых костей вогнутый (рис. 314). Два вида. В. мел США. Близок к роду *Hydralmosaurus*.

Thalassiosaurus Welles, 1943. Тип рода — *Polycotylus ischiadicus* Williston, 1903; в. мел (сенон) США (Канзас). Шейных позвонков 38, спинных 18—24, крестцовых 3—6. Тела шейных позвонков короткие, широкие. Ключичная дуга широкая, выпуклая впереди. Лопатки не образуют симфиза, и отверстия между ними и коракоидами незамкнутые.

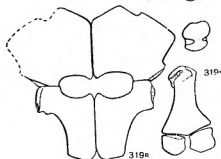
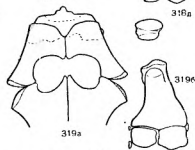
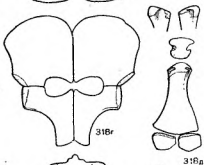
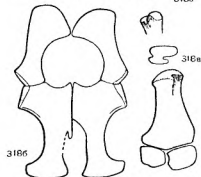
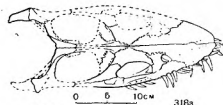


Рис. 318. *Hydrotherosaurus alexandrae* Welles:

а — череп сверху; б — плечевой пояс; в — проксимальный отдел передней конечности; г — тазовый пояс; д — проксимальный отдел задней конечности, уменьшено. В. мел (морено) США (Калифорния) (Welles, 1952)

Рис. 319. *Morenosaurus stocki* Welles:

а — плечевой пояс; б — проксимальный отдел передней конечности; в — тазовый пояс; г — проксимальный отдел задней конечности, уменьшено. В. мел (морено) США (Калифорния) (Welles, 1952)

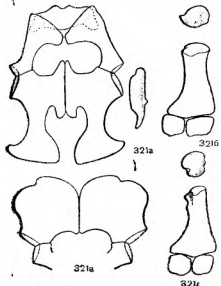
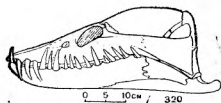


Рис. 320. *Thalassomedon haningtoni* Welles.
Череп сбоку. В. мел (бентон) США (Колорадо) (Welles, 1952)

Рис. 321. *Aphorosaurus furlongi* Welles:
а — плечевой пояс; б — проксимальный отдел передней конечности; в — тазовый пояс; г — проксимальный отдел задней конечности, уменьшено. В. мел (морено) США (Калифорния) (Welles, 1952)

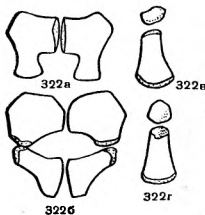


Рис. 322. *Fresnosaurus drescheri* Welles:
а — коракоиды; б — тазовый пояс; в — правая плечевая кость; г — правая бедренная кость, уменьшено. В. мел (морено) США (Калифорния) (Welles, 1952)

Передний край лобковых костей вогнутый. Плечевая и бедренная кости расширены на конце как пре-, так и постаксиально (рис. 315). Один вид. Близок к *Hydratmosaurus*.

Alzadasaurus Welles, 1943. Тип рода — *A. riggsi* Welles, 1943; в. мел (бентон), США (Монтана). Череп с очень широким парасфеноидом. Шейных позвонков 61, спинных 22, крестцовых четыре. Передние шейные позвонки удлиненные, на задней половине тел шейных позвонков развиты боковые гребни. Лопатки не образуют симфиза, и отверстия между лопатками и коракоидами незамкнутые. Ключичная дуга узкая, угловатая; задние отростки коракоидов расширены на конце. Передний край лобковых костей вогнутый. Плечевая кость относительно тонкая, расширенная дистально на постаксиальном крае (рис. 316). Четыре вида. В. мел США и Ю. Америки.

? *Scanisaurus* Persson, 1960. Тип рода — *Cimoliasaurus nazarovi* Bogolubov, 1911, в. мел (сенон), СССР (Оренбургская обл.). Шея относительно короткая; высота шейных позвонков составляет менее двух третей их ширины, длина по крайней мере семи задних шейных позвонков уменьшается спереди назад. Шейные ребра не слиты с телами позвонков. Плечевая и бедренная кости короткие и толстые. Зубы тонкие, овальные в сечении (рис. 317). Один — два вида. В. мел Швеции и СССР (Ю. Приуралье).

Woolungosaurus Persson, 1960; н. мел Австралии. *Hydrotherosaurus* Welles, 1943 (рис. 318); *Morenosaurus* Welles, 1943 (рис. 319); *Thalassomedon* Welles, 1943 (рис. 320); *Aphrosaurus* Welles, 1943 (рис. 321); *Fresnosaurus* Welles, 1943 (рис. 322); *Leurospondylus* Brown, 1913; *Ogmodirus* Williston et Moodie, 1913 — все из в. мела С. Америки.

Из в. мела Украины известны остатки элазмосавриды, принадлежащих, по-видимому, к тем же родам, что и североамериканские.

PLESIOSAUROIDEA INCERTAE SEDIS

Pantosaurus Marsh, 1893 (= *Parasaurus* Marsh, 1893); в. юра С. Америки, 3. Европы (?) и С. Африки (?). *Nothosaurops* Leidy, 1870; *Oligosimus* Leidy, 1872; *Orophosaurus* Cope, 1887; *Uronautes* Cope, 1876 — все из в. мела С. Америки.

НАДСЕМЕЙСТВО Pliosauroidae

(= *Brachydeira*)

Завроптеригии с крупной головой, короткой шеей и резко расширенными вентральными отделами поясов конечностей. Череп удли-

ненный; ноздри расположены у переднего края глаз. Предчелюстная кость глубоко вклинивается между лобными и может достигать теменной. Заглазничная часть черепа укорочена; теменное отверстие смещено в переднюю часть теменных костей. Чешуйчатые кости обычно смыкаются по срединной линии позади теменных. Небо с небольшими межптеригоидными ямами. Зубы заметно варьируют по размерам, часть их обычно превращена в клыки. Шейные позвонки укороченные, с продольным килем на вентральной поверхности; зубовидный отросток эпистрофея маленький. Шейных позвонков 11—30, обычно около 20, спинных позвонков около 30, крестцовых два — пять, хвостовых — около 30. Лопатки, как правило, не образуют симфиза, но отверстия между ними и коракоидами замкнутые. Плечевая и бедренная кости обычно сравнительно длинные и тонкие, плечевая кость обычно короче бедренной; гиперфалангия резко выражена. В. юра — мел. Пять семейств.

СЕМЕЙСТВО LEPTOCLEIDIDAE WHITE, 1940

Длина черепа примерно вдвое превышает его ширину. Шейных позвонков 20—27, спинных — около 30. Шейные ребра обычно одностолбчатые. Вентральные отделы поясов конечностей слабо расширены. Ключичная дуга мощная; межключица широкая, без заднего отростка, соединяющаяся с ключицами

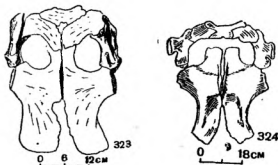


Рис. 323. *Leptocleidus superstus* Andrews. Плечевой пояс. Н. мел 3. Европы (White, 1940)

Рис. 324. *Eurycleidus arcuatus* (Owen). Плечевой пояс. П. мел 3. Европы (White, 1940)

швом. Лопатки не образуют симфиза, отверстия между ними и коракоидами замкнуты ключицей. Задняя часть коракоидов не образует симфиза. Кости предплечья и голени сравнительно удлиненные. Мел.

Leptocleidus Andrews, 1922; н. мел Англии, сомнительные остатки указаны для в. мела

С. Африки (рис., 323). *Euryleidus* Andrews 1922; н. мел Англии (рис. 324). *Peyerus* Stromer, 1935; в. мел Африки.

СЕМЕЙСТВО POLYCOTYLIDAE WILLISTON, 1908

Череп длинный и сравнительно широкий, с очень мощными коническими зубами с крупнорребристой эмалью. Шейных позвонков 19—26, спинных 28—30, крестцовых три, хвостовых 25. Шейные ребра одностолбчатые. Ключичная дуга мощная. Вентральные отделы поясов конечностей резко расширены. Лопатки не образуют симфиза. Отверстия между лопатками и коракоидами небольшие; коракоиды образуют симфиз на всем протяжении. Плечевая кость короче бедренной. Кости предплечья и голени очень короткие и широкие. Одна-две постаксиальные косточки кисти и стопы вклиниваются снаружи от костей зейгоподия и сочленяются непосредственно с плечевой и бедренной костями. В. мел.

Polyptychodon Owen, 1841 (= *Luetkesaurus* Kiprijanoff, 1883). Тип рода — *Polyptychodon interruptus* Owen, 1841; в. мел, Англия. Хватательные зубы заметно изогнуты. Ребра на эмали достигают вершин зубов (рис. 325). Два вида. Н. и ср. мел. З. Европы и Европей-

ской части СССР. Известен по зубам и изолированным позвонкам.

Polycotylus Cope, 1871. Тип рода — *P. latipinnis* Cope, 1871; в. мел (сантон), США (Канзас). Шейных позвонков 26, спинных — около 30. Межключица и ключица развиты. Бедренная кость с хорошо развитым внутренним вертлугом. Несколько видов. В. мел США. По отдельным позвонкам описано несколько видов из в. мела Европейской части СССР (Боголюбов, 1911).

Simoliosaurus Leidy, 1851 (= *Simoliosaurus* Lydekker, 1889). Тип рода — *Simoliosaurus magnus* Leidy, 1851; в. мел (сенон), США (Нью-Джерси). Описан по позвонкам. Отверстия для сосудов на вентральной поверхности тел позвонков очень большие. Бедренная кость с внутренним вертлугом. Два вида. В. мел США. Сомнительные остатки указаны для в. мела Европейской части СССР и Приуралья.

? *Brimosaurus* Leidy, 1854; ? *Discosaurus* Leidy, 1852; ? *Embaphias* Cope, 1894 (= *Embaphias* Cope, 1894) ? *Piptomerus* Cope, 1887; ? *Piratosaurus* Leidy, 1865; *Taphrosaurus* Cope, 1870 — все из в. мела С. Америки. *Aristonectes* Cabrera, 1941; в. мел Ю. Америки.

СЕМЕЙСТВО TRINACROMERIIDAE NOPCSA, 1923

(nom. transl. Novojilov, nov., ex Trinacromeriinae Nopcsa)

Плиозавронды с крайне удлинненным и узким черепом, несколько напоминающим по пропорциям череп ихтиозавров, и с небольшими изогнутыми зубами. Шейных позвонков около 20, спинных — около 25. Шейные ребра

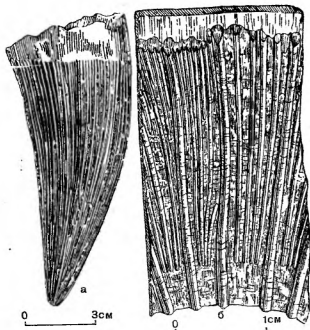


Рис. 325. *Polyptychodon interruptus* Owen.

Зуб: а — общий вид, б — продольный разрез. В. мел СССР (Приуралье) (Киприянов, 1878).

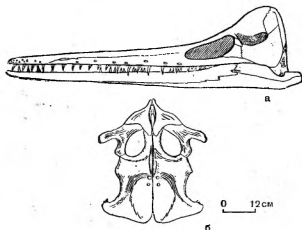


Рис. 326. *Trinacromerus bentonianus* Cragin:

а — череп сбоку (×1/2); б — плечевой пояс. В. мел (гирон) США (Канзас) (а — Huene, 1966; б — White, 1940)

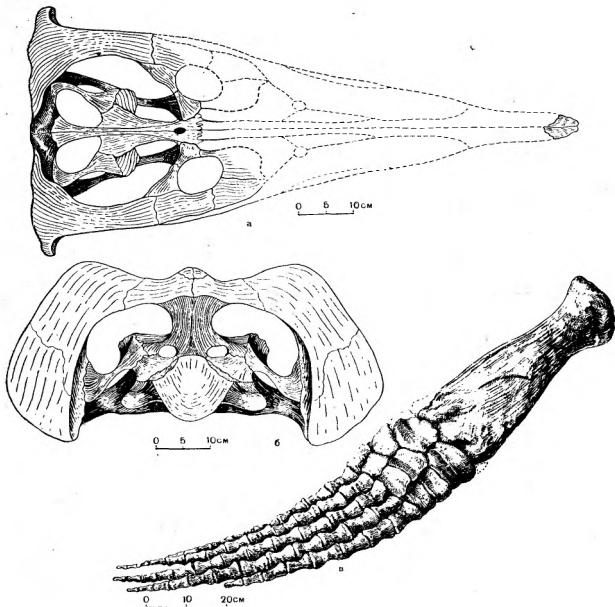


Рис. 327. *Strongylokratotaphus igrisensis* (Novojilov).

Череп: а — сверху, б — снизу; в — правая задняя конечность. В. юра (н. волжский ярус) СССР (Поволжье) (а, б — Новожиллов, 1948)

одноголовчатые. Ключицы короткие, треугольные. Вентральные отделы поясов конечностей резко расширены. Лопатки не образуют симфиза. Межключица небольшая; коракоиды разрастаются по внутреннему краю лопатко-коракоидных отверстий, почти достигая лопаток. Плечевая кость короче бедренной. Кости голени и предплечья резко укорочены. Одна — две постаксиальные косточки кисти и стопы вклиниваются кнаружи от костей зейгоподия и сочленяются непосредственно с плечевой и бедренной костями. В. юра — н. мел.

Trinacromerum Cragin, 1888 (= *Dolichorhynchops* Williston, 1902; = *Dolichorhynchus* Williston, 1902). Тип рода — *T. bentonianum* Cragin, 1882; в. мел (турон), США (Канзас). Длина черепа примерно в 4 раза превышает его максимальную ширину. Заглазничная часть черепа укорочена. Предчелюстные кости вклиниваются между лобными и достигают теменных. Теменное отверстие расположено над задней частью глазниц. Парасфеноид длинный. Шея короче или равна длине головы. Межключица имеет вырезку по

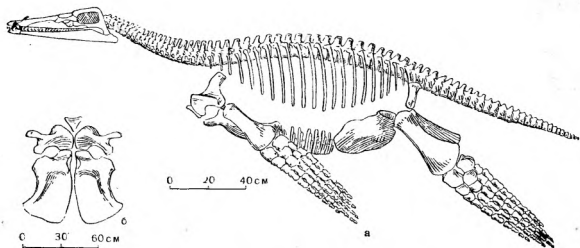


Рис. 328. *Peloneustes phylarchus* (Seeley):
а — реконструкция; б — плечевой пояс. В. юра Англии (а—Saint-Saëne, 1955; б — White, 1940)

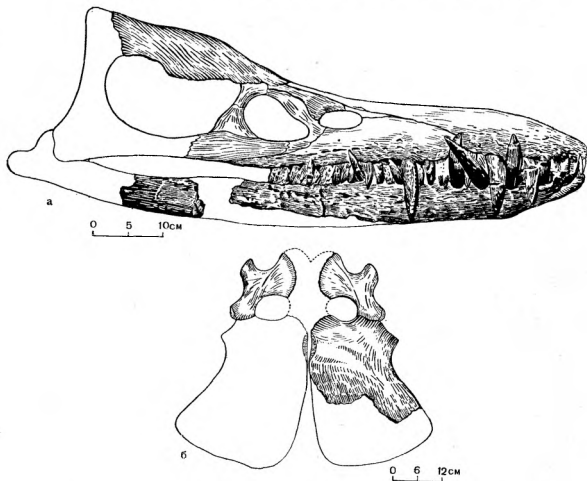


Рис. 329. *Pliosaurus rossicus* Novojilov:
а — череп сбоку; б — плечевой пояс. В. юра (н. волжский ярус) СССР (Чувашия), Новожилов, 1948

переднему краю. Передние отростки кораконидов достигают ventральных отростков лопаток (рис. 326). Несколько видов. В. мел США. Соми-тельные остатки указаны для в. мела Европейской части СССР.

Strongylokrataphus Novojilov, gen. nov.
Тип рода — *Peloneustes igrisensis* Novojilov, 1948; в. юра (н. волжский ярус), Поволжье. Череп сравнительно короткий, его длина превышает максимальную ширину не более чем втрое. Глазницы небольшие, округлые; височные ямы полукруглые, разделенные очень узкими теменными костями. Конечности узкие, с очень длинными пальцами (рис. 327). Один вид. Tarlo (Tarlo, 1960) считает эту форму близкой к роду *Pliosaurus*.

СЕМЕЙСТВО PLIOSAURIDAE SEELEY, 1874

Череп 0,6—3 м длиной, клиновидно суженный кпереди. Височные ямы полуовальные, продолговатые; глазницы овальные или грушевидные; их диаметр почти вдвое уступает длинному диаметру височных ям. Зубы резко неоднородные по величине, более крупные — хватательные. Форма зубов коническая, изогнутая или двугранно-округлая; эмаль крупноребристая, с поперечной струбчатостью. Шея короткая, примерно равная по длине черепу; в состав ее входит не более 32 (обычно около 22) шейных позвонков. Шейные ребра двуголовчатые. Ключицы утрачены; межключица иногда сохраняется. Лопатки обычно не образуют симфиза, но соединяются с отростками кораконидов, замыкая лопаточно-кораконидные отверстия. Плечо короче бедра и оба сравнительно удлиненные, уплотненные дорсо-вентрально, но иногда сильно расширенные дистально. Кости голени и предплечья несколько удлиненны, постакиальные косточки кисти и стопы лишь в редких случаях сочленяются с плечевой и бедренной костями. В. юра — н. мел.

Peloneustes Lydekker, 1889. Тип рода — *Pliosaurus philarchus* Seeley, 1869; в. юра (оксфорд), Англия. Череп длиной около 60 см. Нижняя челюсть с очень длинным симфизом, несущим 13—14 пар зубов, из которых передние шесть — семь пар резко увеличены. В сечении зубы округлые, продольные гребни на их коронке обычно не доходят до вершины зуба. Шейных позвонков 19—22, длина их слегка превышает половину высоты; вентральная поверхность с килем. Межключица треугольная, хорошо развитая. Дорсальная ветвь лопатки направлена наружу, длинные оси лопаточно-кораконидных отверстий пересекаются под тупым углом (около 130°). Передний край

лобковых костей выпуклый (рис. 328). Три вида. В. юра 3. Европы и СССР (Подмосковье).

Pliosaurus Owen, 1841 (= *Pleosaurus* Owen, 1841; = *Spondylosaurus* Fischer, 1845; ? = *Chelonosaurus* Burmeister, 1854; ? = *Sinopliosaurus* Young, 1944). Тип рода — *Pliosaurus brachydirus* Owen, 1841; в. юра (киммеридж), Англия. Череп длиной 1—3 м. Глазницы овальные или грушевидные; височные ямы короткие, овальные. Нижняя челюсть с длинным симфизом, несущим 10—12 пар зубов, из которых передние пять — шесть пар резко увеличены (до 15 см в длину). Всего в нижней челюсти 30—38 зубов, округлых или трехгранных в сечении. На наружной поверхности зубов ребристость эмали слабо выражена. Шейные позвонки по длине примерно равны половине высоты. Дорсальный отросток лопатки направлен наружу. Длинные оси лопаточно-кораконидных отверстий пересекаются под углом свыше 140°. Межключица редуцирована или утрачена. Общее число шейных позвонков 22—27 (рис. 329). Более 10 видов. В. юра 3. Европы и Европейской части СССР (Подмосковье, Поволжье и Приуралье). Соми-тельные остатки указаны для в. юры Китая.

Liopleurodon Sauvage, 1873 (= *Ischyrodon* Meyer, 1838). Тип рода — *Liopleurodon ferox* Sauvage, 1873; в. юра (келловей) Франции. Череп длиной около 1 м, с грушевидными глазницами и небольшими овальными височными ямами. Диаметр височных ям превышает диаметр глазниц менее чем вдвое. Нижнечелюстной симфиз короткий, несущий всего пять — семь пар больших (до 10 см) зубов. Общее число зубов в нижней челюсти 25—28. Зубы округлые в сечении, с многочисленными ребрами эмали на внутренней и с немногими — на наружной поверхности. Шейные позвонки по длине составляют не более половины высоты. Дорсальная ветвь лопатки обращена наружу. Длинные оси лопаточно-кораконидных отверстий пересекаются примерно под прямым углом (рис. 330). Три вида. В. юра 3. Европы. Соми-тельные остатки указаны для Европейской части СССР.

Kronosaurus Longmann, 1924. Тип рода — *K. queenslandicus* Longmann, 1924; н. мел Австралии. Крупный плиозавр длиной около 13 м. Близок к *Peloneustes*, но голова крупнее, а шея короче (12—14 позвонков). I вид (рис. 331).

Stretosaurus Tarlo, 1959; в. юра Англии.

? *Macroplata* Swinton, 1930; н. юра 3. Европы. ? *Simolestes* Andrews, 1909; в. юра 3. Ев-

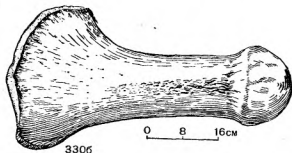
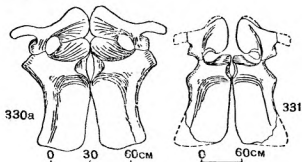


Рис. 330. *Liopleurdon ferox* Sauvage:
а — плечевой пояс; б — левая бедренная
кость. В. юра (оксфорд) Англии (а — White,
1946; б — Linder, 1914)

Рис. 331. *Kronosaurus queenstandicus* Longmann.
Плечевой пояс. Н. мел Австралии (White, 1940)

СЕМЕЙСТВО BRACHAUCHENIIDAE WILLISTON, 1925

Плиоизавроиды со сравнительно длинным
черепом и резко укороченной шеей, в состав

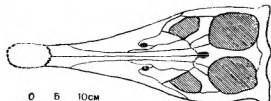


Рис. 332. *Brachauchenius* Williston.
Череп сверху. В. мел США (Williston, 1907)

которой входит не более 13 позвонков. Крыло-
видные кости не соприкасаются с сошника-
ми. Шейные ребра одноголовчатые. В. мел.

Brachauchenius Williston, 1903; в. мел. США
(рис. 332).

PLESIOSAURIA INCERTAE SEDIS

Hexatarsostinus Hawkins, 1840; н. юра
3. Европы. *Thaumatosaurus* Meyer, 1841;
Eurysaurus Gaudry, 1878 — оба из ср. юры
3. Европы. *Megalneusaurus* Knight, 1908;
в. юра С. Америки.

ОТРЯД PLACODONTIA. ПЛАКОДОНТЫ

Морские короткошеие синаптозавры, обыч-
но обладающие давящими зубами на небных
костях. По форме тела варьируют от дугогне-
образных до черепахообразных; парные ко-
нечности ластовидные; фаланги укорочены, но
число их обычно остается нормальным. Раз-
меры до 2,5 м. Череп удлиненный или тре-
угольный, расширенный и сравнительно высо-
кий. Височные ямы обычно большие, височная
дуга широкая; теменные кости широкие и не
образуют сагиттального гребня; глазницы от-
несены далеко вперед; темное отверстие
располагается в передней части теменных ко-
стей. Заднетеменные и таблитчатые кости не
развиты. Небо закрытое, большая его часть
образована разросшимися небными костями,
соприкасающимися по средней линии, крыло-
видные кости сравнительно маленькие, меж-
птеригонидных ям нет. Хоаны окружены небны-
ми костями и сошником. Квадратная кость
высокая и массивная, слуховая косточка не-
известна. Нижняя челюсть массивная, рас-
ширенная, с сильным симфизом и, как прави-

ло, высоким венечным отростком. Зубы плевро-
текодонтные или текодонтные, многочислен-
ные. Передние челюстные зубы превраще-
ны в долотовидные резы или утрачены и за-
мещены роговым клювом. Небные зубы обыч-
но уплощенные, с округлыми коронками, да-
вящие зубы почти всегда развиты также и на
задних частях зубной и челюстной костей. По-
звонки амфицельные, с мощными поперечны-
ми отростками; свободные интерцентры отсут-
ствуют. Шейных позвонков 6—12, спинных 13—
30, хвостовых 20—40. Шейные ребра двухго-
ловчатые, туловищные одноголовчатые или с
только намеченной двухголовчатостью и со-
членяются с поперечными отростками невр-
альной дуги. Пояса конечностей пластинча-
тые, расширенные вентрально. Лопатка изо-
гнута назад, ключицы обычно массивные, рас-
ширенные; межключица, как правило, тре-
угольная, без заднего отростка. Подвздошная
кость направлена вверх, седалищная и лобко-
вая кости иногда разделены вырезкой, лобко-
вая кость прободенная. Плечевая и бедренная

кости обычно изогнутые, у примитивных плакодонтов иногда имеется энтепикондлярное отверстие. Предплечье и голень всего в 1,5 раза короче плеча и бедра. Проксимальные косточки стопы большие. Фаланговая формула обычно нормальная, но иногда наблюдается легкая гиперфалангия. Брюшные ребра резко расширены. В большинстве случаев спина покрыта более или менее массивным панцирем из отдельных костных пластинок, иногда последние покрывают и брюхо. Ср. триас (верха н. триаса ?) — н. юра (лейас). Три подотряда.

ПОДОТРЯД PLACODONTOIDEI

Крупные (до 2,5 м) двогонимые плакодонты, лишенные кожного панциря; как исключение, может иметься лишь спинной ряд непарных щитков. Череп с широкой мордой; венечного отростка иногда не бывает. Передние зубы удлиненные, направлены косо вперед и превращены в долотовидные резцы; в верхней челюсти три резца, в нижней два — три. Задние челюстные и небные зубы обычно резко уплощены, но иногда все зубы остаются заостренными. Позвонки тлубокоамфиальные, с высокими невральными дугами и длинным остистым отростком. Туловищных позвонков не менее 25; хвост длинный, уплощенный с боков. Туловищные ребра односторонние, расширенные, крестцовые ребра несобственно длинные, брюшные образуют совместно с верхними жесткий каркас. Парные конечности примерно равны друг другу по длине, плечевая и бедренная кости удлиненные; кисть и стопа

короткие и расширенные. Как исключение, наблюдается легкая гиперфалангия Ср. триас (и верха н. триаса ?). Два семейства.

СЕМЕЙСТВО HELVETICOSAURIDAE PEYER ET KUHN-SCNYDER, 1955

Все зубы заостренные и сравнительно многочисленны. Череп массивный, короткий; морда короткая; венечный отросток слабо развитый. Шея сравнительно длинная, хвост длинный, панциря нет. Шейных позвонков 12—13, туловищных около 30, передние хвостовые позвонки с гемальными отростками. Межключица с задним отростком. Плечевая и бедренная кости прямые. Ср. триас.

Helveticosaurus Peyer, 1943. Тип рода — *H. zollingeri* Peyer, 1943; ср. триас (анизийский ярус), Швейцария. Длина тела превышает 2 м. Нижняя челюсть массивная, с хорошо развитым сочленовым отростком. Конечности с легкой гиперфалангией (рис. 333). Один вид.

СЕМЕЙСТВО PLACODONTIDAE H. MEYER, 1863

Задние челюстные и небные зубы уплощенные, немногочисленные, от резцов они отделены диастемой. Череп сравнительно длинный и узкий; морда длинная; шея сравнительно короткая; на спине иногда развит непарный продольный ряд костных пластинок. Глазницы расположены сравнительно далеко от переднего края черепа и удлинены горизонтально; ноздри вытянуты вертикально; височные ямы умеренной величины и обращены вверх. Венечный отросток нижней челюсти хорошо развит и образован венечной и зубной костями. Шейных позвонков семь — девять, спинных

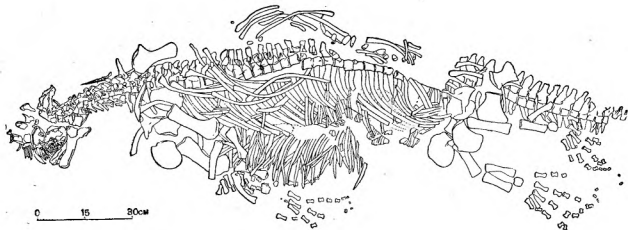


Рис. 333. *Helveticosaurus zollingeri* Peyer.

Скелет сбоку. Ср. триас Швейцария (Peyer, Kuhn-Schwyder, 1955)

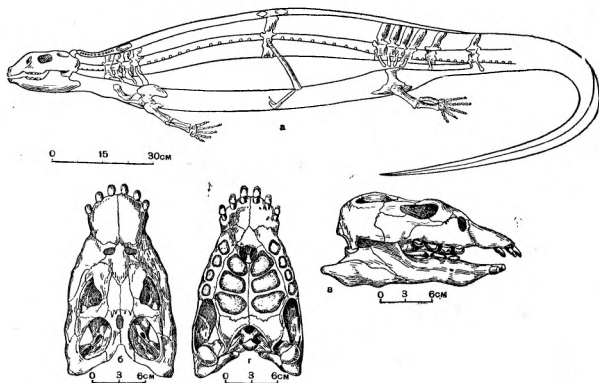


Рис. 334. *Placodus gigas* Agassiz:

а — реконструкция; череп: б — сверху; в — сбоку, г — снизу. Ср. триас Германии (а — Drevermann, 1933; б, в, г — Broili, 1912)

до 25, крестцовых три, хвостовых — 40. Межключица треугольная. Локтевая и седалищная кости не разделены вырезкой. Плечевая и бедренная кости слегка изогнуты, гиперфалангии нет. Пятались, по-видимому, донными моллюсками и брахиоподами. Ср. триас (и верха н. триаса?).

Placodus Agassiz, 1833 (= *Pleurodus* Gürich, 1885; = *Anomosaurus* Huene, 1902; = *Crurosaurus* Huene, 1902). Тип рода — *Placodus gigas* Agassiz, 1833; ср. триас, Германия. Сравнительно крупные (до 2,5 м) формы с суженным в носовой области черепом и продольным рядом непарных костных пластинок на спине. Морда сравнительно короткая; ее ширина превышает длину предчелюстной кости. На челюстной кости четыре — пять зубов, на небной три, на зубной три уплощенных зуба; их жевательные поверхности плоские; небные давящие зубы приблизительно втрое шире челюстных и увеличиваются кзади. Лобная и челюстная кости не достигают глазницы; слезной кости нет; задний край скуловой кости не вклинивается в чешуйчатую кость. Крыловидные кости вырезаны сзади. Заднего височного окна нет. Нижняя челюсть

с угловым отростком. Шейных позвонков девять, спинных — 19. Высота остистых отростков заметно превышает высоту тел позвонков; имеются гипосфены и гипантры. Ключицы широко перекрывают коракоиды; подвздошная кость с узким верхним отростком. Плечевая

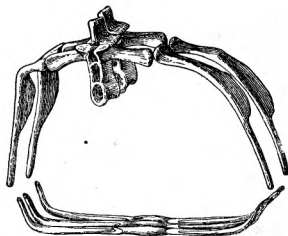


Рис. 335. *Paraplacodus broili* Peyer.

Позвонки со спинными и брюшными ребрами. Ср. триас Швейцария (Peyer, 1931)

кость с треугольной головкой и уплощенным телом, преаксиальный край ее выпуклый; боковой отросток и лучевой желобок хорошо выражены. Бедренная кость с сильным внутренним вертлюгом. Спинные пластинки с продольным килем (рис. 334). Пять—шесть видов. Ср. триас (и верхи н. триаса?) 3. Европы (Германия, Австрия, Швейцария, Италия).

Parapladocodus Peyer, 1931. Тип рода — *P. broilii* Peyer, 1931; ср. триас, Швейцария. Морда более удлиненная, чем у *Pladocodus*, давящие зубы более многочисленные. На челюстной кости семь зубов, на небной четыре, на зубной — семь. Вершины челюстных давящих зубов слегка заострены. Небные зубы слегка шире челюстных. Позвонки без гипосфенов-гипантров. Шейных позвонков семь (?), спинных — 21. Панцирных пластинок на спине нет (рис. 335). Один вид.

ПОДОТРЯД СУАМОДОНТОИДЕИ

Средней величины (до 1 м) панцирные, более или менее черепахообразные плакодонты с мощными давящими задними челюстными и небными зубами. Череп широкий, сердцевидный в плане, с узкой мордой. Венечный отросток сильный, образован венечной костью. Резцы редуцированы или утрачены и замещены роговым клювом; число давящих зубов на челюстях уменьшено и не превышает четырех; давящие зубы развиты слабее, чем у *Pladodontidae*. Позвонки слабоамфицельные, с близкими невральными дугами и мощными поперечными отростками; остистые отростки короткие. Ребра тесно связаны с полигональными костными пластинками, образующими спинной панцирь. Спинных позвонков не более 20; хвост сравнительно длинный, уплощенный с боков. Туловищные ребра одноголовчатые или со слабо выраженной двухголовчатостью; крючковидные отростки сильно развиты. Брюшные ребра расширены и образуют брюшной панцирь. Плечевая и бедренная кости укорочены, кисть и стопа сильно удлинены и расширены, гиперфалангии нет. Питались, по-видимому, донными и плавающими моллюсками и ракообразными. Ср. триас — н. юра. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО СУАМОДОНТИДЫ ПОРЦСА, 1923

Сохраняются короткие резцы. Тело сравнительно удлиненное; хвост длинный, слабо ограниченный от туловища, достигающий 0,25 длины животного. Морда короткая; глазницы маленькие, овальные, расположены в перед-

ней трети черепа; височная яма крупная, разрастается на боковую поверхность черепа. В верхней челюсти два—три, в нижней — два резца; число давящих зубов на челюсти достигает четырех, на небе — трех; задние, небный и нижнечелюстной зубы превышают остальные в 3—4 раза. Сменяются лишь задние зубы, и у старых особей их число уменьшается за счет выпадения. Туловищных позвонков до 20, хвостовых — до 30. Ребра со слабо выраженной двухголовчатостью. Ср. триас.

Cyamodus H. Meyer, 1863. Тип рода — *Pladodus rostratus* Minster, 1843; ср. триас, Германия. Крупные (до 1 м) формы с сильно развитым спинным панцирем, покрывающим всю спину, хвост и проксимальные отделы конечностей. Череп с морщинистой скульптурой и шиповатыми выростами по заднему краю,

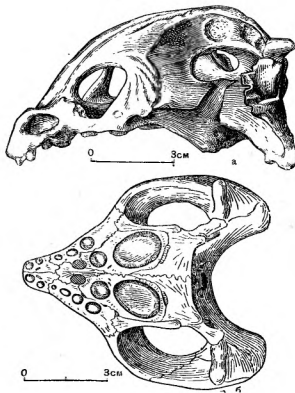


Рис. 336. *Cyamodus laticeps* Owen.
Череп. а — сбоку, б — снизу. Ср. триас
Германия (а — Drevermann, 1933; б —
Jaekel, 1907)

швы плохо заметны. Скуловые дуги резко выступают наружу; височная яма по ширине превышает ширину крыши черепа в теменной области. Глаза обращены наружу; носовые отверстия широко отделены от глаз. Ширина

морды на уровне ноздрей лишь немного выступает расстоянию от ее кончика до уровня переднего края. В верхней и нижней челюстях по два резца. На челюстной кости три — четыре, на небной два — три, на зубной три — четыре давящих зуба; у молодых особей они имеют слабые буторки. Лобная и челюстная кости достигают глазницы, слезная кость не достигает ноздрей, предлобная кость неизвестна. Верхняя крыловидная кость расширена и расположена на уровне заднего небного зуба; задний край симфиза нижней челюсти находится на уровне последнего нижнечелюстного зуба. Имеется заднее височное окно. Посткраниальный скелет малоизвестен. Костные щитки панциря с зернистой и ямчатой скульптурой; медиодорсальные щитки килеватые, хвостовые располагаются сегментально (рис. 336). Три — четыре вида. Ср. триас 3. Европы (Франция, Германия, Швейцария, Польша).

Saurosphargis Frech, 1903; ср. триас 3. Европы.

СЕМЕЙСТВО PLACOSCHELYIDAE JAEKEL, 1907

Резцов нет; тело укороченное, черепахообразное; хвост резко ограничен от туловища. Череп широкий, с длинной и узкой мордой.

Глазницы небольшие, овальные, расположены в передней половине черепа. Височная яма широкая. Имеется заднее височное окно. Резцы замещены роговым клювом. На челюстях не более трех, а на небе — не более двух давящих зубов. Задние небный и нижнечелюстной зубы превышают остальные втрое, передние зубы не имеют смены и с возрастом выпадают. Шейных позвонков до 10, туловищных около 15, хвостовых — не более 20. Туловищные ребра одноголовчатые. Тазовый пояс уплощен дорсовентрально; запирательного отверстия нет. Кисть и стопа сильно удлинены и являются наиболее длинными отделами парных конечностей. Ср. триас — н. юра.

Placochelys Jaekel, 1902. Тип рода — *P. placodontia* Jaekel, 1902; в. триас (н. кейпер), Венгрия. Крупная (до 1 м) форма с сильно уплощенным туловищным панцирем, ширина которого достигает 0,66 его длины, и с коротким хвостом, не превышающим 0,2 общей длины животного. Череп с шиповатыми выростами по заднему краю, скуловые дуги резко выступают наружу; височная яма обращена вверх и по ширине не превышает ширины крыши черепа в теневой области. Глаза обращены вверх и наружу; ноздря расположена у переднего края глазницы. Ширина морды на уровне

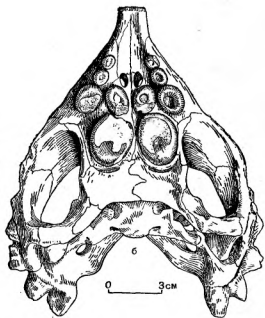
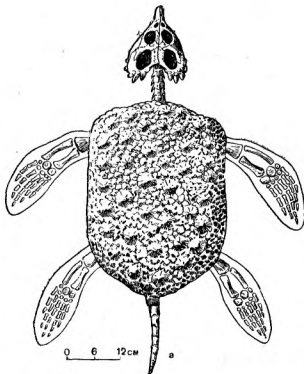


Рис. 337. *Placochelys placodontia* Jaekel:

а — реконструкция; б — череп снизу. В. триас Венгрия (Jaekel, 1907)

ноздри явно меньше расстояния от кончика морды до уровня переднего края глаз. Лобная и челюстная кости не достигают глазницы, слезная не достигает ноздри. Чешуйчатая кость глубоко вклинивается между скуловой и заглазничной костями. Верхняя крыловидная кость расширена и расположена на уровне заднего небного зуба. На челюстной кости три, а на зубной — два давящих зуба. Задний край симфиза нижней челюсти расположен на уровне переднего края заднего нижнечелюстного зуба. Шейных позвонков 8—10. Кисть развита несколько сильнее стопы и по длине почти равна черепу. Панцирь образован многочисленными полигональными щитками, среди которых выделяются отдельные крупные пирамидальные пластинки (рис. 337). Четыре — пять видов. В. триас н. юра (лейас) 3. Европы (Венгрия, Австрия, Италия, Швейцария, Германия).

Psephosaurus Fraas, 1896; ср. триас Израиля, в. триас 3. Европы. *Psephoderma* H. Meyer, 1858; в. триас 3. Европы.

ПОДОТРЯД HENODONTOIDEI

Средней величины (до 1 м) панцирные черепаобразные плакодонты, у которых все зубы, за исключением задних небного и нижнечелюстного, утрачены и замещены роговым клювом с острым режущим краем. По краю челюстей проходит желобок, возможно вмещающий роговой цедильный аппарат. Череп широкий, длинный, с широкой мордой; венеч-

ный отросток низкий, образован венечной костью; нижнечелюстной симфиз слабый. Позвонки слабоамфицельные, с низкими невральными дугами, мощными поперечными и рудиментарными остистыми отростками. Туловищных позвонков около 15, хвост тонкий, резко ограниченный от туловища, но сравнительно длинный. Шейные ребра со слабо выраженной двухголовчатостью, туловищные — одноголовчатые, с крючковидными отростками. Тело крайне расширено и как со спинной стороны, так и с брюшной покрыто панцирем из костных щитков. Плечевая и бедренная кости укорочены; кисть и стопа резко удлинены и расширены; гиперфалангии нет. Питались, по-видимому, мелкими донными ракообразными. В. триас. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО HENODONTIDAE HUENE, 1936

Череп прямоугольный с прямо обрезанной мордой; глазницы округлые, небольшие и отнесены далеко вперед; ноздри расположены почти на самом конце морды; височная яма крайне мала и по величине намного уступает глазнице. Имеется заднее височное окно. Небные кости широко раздвинуты и не соприкасаются посредине, крыловидные кости впереди непосредственно достигают сошниковых. Задний край крыловидных костей прямой. Между сошниковыми костями расположена большая полость. Шейных позвонков шесть, туловищных — 16. Ключицы поставлены вертикально и срослены с межключицей. Седалищная кость с задним отростком, лобковая вырезана сзади.

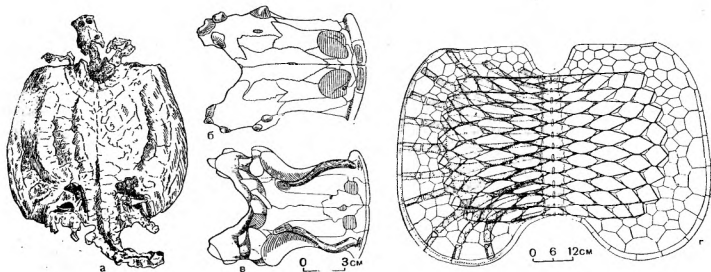


Рис. 338. *Henodus chelyops* Huene:

а — скелет сверху ($\times 1/4$); череп: б — сверху, в — снизу ($\times 1/4$); г — панцирь сверху. В. триас Германии (а — в — Huene, 1936; г — Reiff, 1942)

Конечности короткие, задние слегка длиннее передних. В. триас.

Henodus Huene, 1936. Тип рода — *H. che-lyops Huene*, 1936; в. триас (н. кейпер), Германия. Череп уплощенный, вырезанный сзади и слегка сжатый в заглазничной области; задний край чешуйчатых костей несет шиповатые выросты. Длина предглазничной части черепа не превышает 0,15 его общей длины по срединной линии; глаза обращены дорсально; височные ямы широко раздвинуты и иногда перекрываются разрастающимися чешуйчатой и, возможно, самостоятельной надвисочной костями. Носовое отверстие окружено носовой, предчелюстной и слезной костями; лобные кости крайне малы, но достигают верхнего края глазницы; теменные кости не менее чем в 5 раз превышают по длине лобные и заостряются кпереди. Теменное отверстие малень-

кое. Шов заднелобной и скуловой костей с чешуйчатой расположен далеко впереди височной ямы. Желобок для цедильного аппарата слегка изогнут S-образно. Ширина туловищного панциря явно превышает его длину; крестцовая область не покрыта панцирем. Со спинной стороны панцирь образован срединным, краевым и четырьмя рядами боковых щитков, с брюшной стороны — краевыми щитками, ремневидными пластинками, достигающими срединной линии (? соответствуют брюшным ребрам), и мозаикой многоугольных пластинок, покрывающих область плечевого пояса. Снаружи костный панцирь покрыт ромбическими рогами чешуями (рис. 338). Два вида. В. триас Германии.

? *Chelyoposuchus* Kuhn, 1939; в. триас 3. Европы.

ПОДКЛАСС ІСНТНУОРТЕРУГІА. ІХТІОПТЕРІГІІ, ІЛІ ІХТІОЗАВРІ

История изучения

Позвонки ихтиозавров впервые были описаны из лесса Германии еще в начале XVIII в. (Baier, 1708), однако достаточно полные остатки этих животных стали известны лишь спустя 100 лет. Ихтиозавров сочли животными, близкими к рыбам, и на этом основании Кёниг (König, 1821) и предложил для них наименование *Ichthyosaurus*. К середине XIX в. главным образом благодаря работам Гокинса (Hawkins, 1834), Оуэна (Owen, 1851—1881) и Лидеккера (Lydekker, 1889) стали известными уже многие представители ихтиозавров, в основном из юры 3. Европы.

Уже к концу прошлого века строение типичных представителей подкласса было выявлено довольно хорошо. Удалось установить такие особенности строения ихтиозавров, как положение в их черепе височного окна, строение плавников с характерным изгибом хвостовой части позвоночника вниз. Удалось показать и верность гипотезы происхождения у ихтиозавров. Особенно большую роль в познании ихтиозавров сыграли в то время работы Сили (Seeley, 1874—1880), Баура (Baug, 1887) и Фрааса (Fraas, 1891—1894). Основы современного разделения ихтиозавров на широкоплавниковых и узкоплавниковых (Huene, 1956) были заложены работами Киприянова (Kiprijanoff, 1881) и Йекеля (Jaekel, 1904). Однако знания о примитивных триасовых ихтиозаврах до начала XX в. оставались очень неполными.

Большую роль в устранении этого пробела сыграло открытие богатой фауны примитивных ихтиозавров в триасе Калифорнии, обработанной Мерриамом (Merriam, 1902—1911). Существенному пересмотру подверглись в XX в. и европейские ихтиозавры, особую роль в изучении которых сыграл Хюне (Huene, 1916—1960) и в меньшей степени — Бройли (Broili, 1907—1942), Эндриус (Andrews, 1907—1924), Виман (Wiman, 1910—1933), Соллас (Sollas, 1916), Эпплби (Appleby, 1956—1961) и др.

С территории СССР известны довольно многочисленные, но, как правило, фрагментарные остатки ихтиозавров, описанные в работах Траутшольда (Trautschold, 1879), Киприянова (Kiprijanoff, 1881), Казанского (1903), Боголюбова (1909—1910), Рябинина (1912—1947) и др. Частично этот материал нуждается в пересмотре, поскольку со времени его описания взгляды на систему ихтиозавров значительно изменились.

На протяжении всей истории изучения ихтиозавров общим распространением пользовалось мнение о крайне обособленном положении этих животных в системе пресмыкающихся. Уже Оуэн (Owen, 1860) придал ихтиозаврам ранг отряда наравне с такими группами, как черепахи, крокодилы, динозавры и др. Осборн (Osborn, 1903) сделал попытку объединить ихтиозавров с диапсидами, а Виллстон (Williston, 1925) объединял их в одном

подклассе с проторозаврами, ящерицами и змеями. Однако всеобщее признание получило выделение ихтиозавров в особый — резко обособленный — подкласс (Cope, 1885).

Общая характеристика и морфология

Морские длиннорылые пресмыкающиеся с рыбообразным телом, снабженным мягким спинным и жестким хвостовым плавниками; парные конечности преобразованы по типу ластов. Череп с длинной мордой, большими овальными или округлыми глазницами, укороченной заглазничной частью и небольшой височной ямой, ограниченной теменной, заднелобной и надвисочной костями; изредка края височной ямы достигает также лобная или заглазничная кость. Рыло составляет около половины общей длины черепа и образовано главным образом разросшимися предчелюстными костями; челюстные кости сравнительно короткие. Ноздря расположена у переднего края глазницы, обращена латерально и в большинстве случаев ограничена носовой, предчелюстной и слезной костями: в большинстве случаев ноздри снизу достигают также челюстная или скуловая (*Stenopterygius*) кости; у *Cymbospondylus* контакт с ноздрей теряет предчелюстная кость, а у *Mixosaurus* — слезная. Всегда имеются кольцо склеротики и теменное отверстие; последнее расположено на границе между теменными и лобными костями и только у *Grippia* — в теменных костях. Интересно, что пластинки склеротического кольца соединены друг с другом швами. Лобные кости короткие и широкие, теменные — обычно узкие и часто образуют сагитальный гребень. Носовые кости разрастаются примерно до уровня переднего края глазницы и отселяют лобные далеко назад; глазница окружена полным рядом окологлазничных костей (предлобная, слезная, скуловая, заглазничная и заднелобная), имеющих небольшие размеры. У прогрессивных ихтиозавров размеры глазниц увеличиваются, а заглазничная часть черепа соответственно укорачивается. Надвисочная кость обычно большая, широко соединяющаяся с заднелобной; она охватывает верхний конец квадратной кости, отселяется чешуйчатую, и принимает окологлазничной отросток. Заднетеменные и таблитчатые кости утрачены. Основная затылочная кость массивная, затылочный мыщелок не переходит на боковые затылочные кости; у некоторых форм (*Cymbospondylus*) затылочный мыщелок вогнутый. Верхняя затылочная кость иногда (*Ophthalmosaurus*) с вырезкой над затылочным отверстием. Задняя ушная кость само-

стоятельная, окологлазничной отросток короткий, направленный наружу и вверх, к надвисочной кости. Имеется небольшое заднее височное окно. Префациальная комиссура между ушной капсулой и основанием мозговой коробки отсутствует. Языкоглоточный нерв выходит наружу самостоятельным отверстием. Слуховая косточка массивная, непрободенная, идет от овального окна (между основной затылочной и задней ушной костями) к квадратной кости; посредством слабо развитого верхнего отростка она достигает заднеушной кости. Базисфеноид широкий, полностью отделенный от основной затылочной кости, с непарным или парным отверстием для сонных артерий и с хорошо развитыми базиптеригиальными отростками, широко сочленяющимися с крыловидными и верхними крыловидными костями; базиптеригиальное сочленение слегка подвижно. Квадратная и верхняя крыловидная кости разделены хрящом. Передняя часть мозговой коробки не окостеневает, базисфеноид впереди сращен с длинным и узким парасфеноидом, вклинивающимся между сошниками. Межптеригиальные ямы длинные и узкие у триасовых форм, более широкие у юрских и меловых. Фланги крыловидных костей не развиты. Крыловидная кость сзади широко покрывает боковую часть ушной капсулы и образует вертикальную пластинку, перекрывающую квадратную кость и соединяющуюся с нисходящим отростком надвисочной кости; эта часть крыловидной кости ограничивает спереди полость среднего уха. Наружной крыловидной кости (за возможным исключением *Cymbospondylus*) и небных отверстий нет; вырезка для челюстей мускулатуры между крыловидной и квадратноскуловой костями удлиненная и впереди достигает небной и челюстной костей. Хоаны смещены назад и окружены удлиненными небными и сошниковыми костями. Нижняя челюсть длинная и тонкая; вечечной кости нет; венечный и засочленовый отростки не развиты. Зубы, как правило, конические, бороздчатые, однородные, с выраженной радиальной складчатостью дентина (лабиринтовые); расположены зубы в самостоятельных альвеолах или в неглубоком общем желобке, проходящем по краю челюстей. Корни длинные, иногда с цементом. Общее число зубов в каждой челюсти достигает 200. Небных зубов обычно нет, но, как исключение, на нижней челюсти и на небных костях бывают развиты многорядные давящие зубы (*Omphalosauria*). Позвонки амфицельные, часто нотохордальные; невральные дуги длинные и отделенные от тел позвонков швом. Зигапофизы слабые, у послетриасовых форм они

часто становятся непарными. Свободные интер-центры могут иметься только у трех-четырех передних позвонков. Туловищных позвонков 40—75; шея слабо отграничена; атлант и эпистрофей часто срастаются; крестец — из одного позвонка. Хвостовых позвонков до 100, между ними расположены свободные гемальные дуги; в некоторых случаях гемальные дуги редуцируются до парных палочек или исчезают. Посредине хвост в той или иной степени изогнут вниз, что достигается благодаря клиновидной форме двух-трех позвонков; изгиб этот, только намеченный у триасовых форм, выражен очень резко у юрских и меловых ихтиозавров. Изогнутость хвоста ведет к гетероцеркальности хвостового плавника ихтиозавров; у поздних юрских и меловых форм хвостовой плавник внешне становится гомоцеркальным, но сохраняет внутреннюю асимметрию. Ребра развиты не только на шейных и туловищных позвонках, но и на передних хвостовых. Передние ребра обычно двухголовчатые, задние же утрачивают бугорок и становятся одностолбчатыми; и на двухголовчатых ребрах бугорок обычно плохо обособлен от головки, соединен с нею гребнем и причленяется не к диапофизу, а к телу позвонка. По внутренней поверхности ребер обычно проходит продольная бороздка. Имеются брошные ребра. Плечевой пояс расширенный в вентральной части. Клейтрума нет, лопатка короткая. Межключица Т-образная или треугольная; коракоиды широкие; грудина не окостеневает. Иногда ключицы срастаются друг с другом. Подвздошная кость палочковидная, направленная назад. Вентральная часть тазового пояса у триасовых форм сравнительно расширена, у более поздних она сужена, причем лобковая кость иногда срастается с седалищной. Кости конечностей резко укорочены, сравнительно удлинены лишь плечевая и бедренная кости, перетянутые посредине. У триасовых форм несколько удлинены также кости предплечья и голени, но у более поздних форм они становятся полигональными. Кости кисти и стопы более или менее округлые или прямоугольные; число фаланг увеличено и может достигать 50; когтей нет. В передней конечности четыре или пять пальцев, в задней — три или четыре. В первом случае от промежуточной кости берут начало два луча (пальца), во втором — лишь один; конечности первого типа получили название широких, конечности второго типа — узких (рис. 339). Помимо пальцев, обычно развиты дополнительные ряды сесамовидных косточек, и общее число лучей может достигать 10. Чешуйчатый покров точно не установлен, по

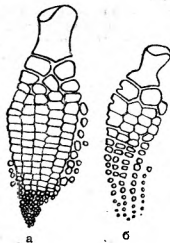


Рис. 339. Широкий и узкий тип строения конечностей ихтиозавров; передние конечности:

а — *Ichthyosaurus communis* Conybeare;
б — *Stenopterygius quadriscissus* Quenstedt
(Huene, 1952)

крайней мере в некоторых случаях в коже была развита система мощных вертикальных и горизонтальных роговых волокон. Молодые формы обладают относительно длинной головой, более длинным рылом и слабо изогнутым хвостом.

Принципы систематики

Ихтиозавры — довольно однородная группа, резко отграниченная от всех остальных пресмыкающихся. На основании наличия лишь одной дорсально расположенной височной ямы Брум (Broom, 1924) и Виллистон (Williston, 1925) объединяли их с ящерцами и протозаврами в подкласс *Parapsida*. Хюне в старых работах сближал ихтиозавров с мезозаврами. В настоящее время общепринятым становится выделение ихтиозавров в особый подкласс, включающий лишь один отряд — ихтиозавры (*Ichthyosauria*). Его разделение на соподчиненные группы основывается на таких признаках, как наличие или отсутствие небных зубов, широкий или узкий тип строения парных конечностей, степень гетероцеркальности хвостового плавника, пропорции тела, двухголовчатость или одностолбчатость ребер, форма межключицы и пр.

Историческое развитие

Ихтиозавры известны со среднего триаса. Своего расцвета эта группа достигает в ранней юре. В мелу многообразие ихтиозавров

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИХТИОЗАВРОВ

Систематические группы	Триас			Юра			Мел	
	нижний	средний	верхний	нижняя	средняя	верхняя	нижний	верхний
OMPHALOSAUROIDEI								
Omphalosauridae		—						
ICHTHYOSAUROIDEI								
ICHTHYOSAUROIDEA								
Mixosauridae		—						
Ichthyosauridae		—						
SHASTOSAUROIDEA								
Cymbospondylidae		—						
Shastosauridae		—						
Stenopterygiidae		—						

постепенно сокращается, из верхнего мела известен всего лишь один род.

Ромер (Romer, 1948) производил иктиозавров от примитивных синасид типа офиакодонтов, сохранявших еще до известной степени амфибиотический образ жизни. По его мнению, височная яма иктиозавров могла развиться из височной ямы синасид в результате сдвига ее вверх, в слабой степени происходящего у таких форм, как *Cynognathus*. Однако строение височной области *Mixosaurus*, у которого височная яма имела вид узкой щели, делает вероятным предположение, что предки иктиозавров обладали полной крышей черепа анасидного типа. Таким образом, среди всех пресмыкающихся предками иктиозавров могли быть только котилозавры. В более поздней работе Ромер (Romer, 1956) уже определенно высказывается в пользу происхождения иктиозавров от капториниморфов.

Не так давно известное распространение получили было взгляды, по которым иктиозавры происходят от эмболомерных земноводных или от «промикрозавров» независимо от остальных пресмыкающихся (Huene, 1937, 1949a, 1952, 1956). В качестве косвенных аргументов в пользу этого указывали на сохранение у иктиозавров таких примитивных признаков, как радиальная складчатость дентина на зубах, отсутствие «флангов» крыловидных костей, наличие у некоторых форм (*Eurhinosaurus*) бороздок на рыле, иногда сопоставляемых с желобками боковой линии, возможное (судя по копролитам, приписываемым иктиозаврам) сохранение спирального клапана кишечника. Хюне (Huene, 1952) пытался также доказать, основываясь на строении затылочной области *Leptopterygius*, что у предков иктиозавров не было контакта таблитчатых

костей с теменными и что поэтому их следует искать среди лабиринтодонтов. Одно время казалось, что идея происхождения иктиозавров от лабиринтодонтов с эмболомерными позвонками нашла подтверждение в находке загадочного нижнетриасового животного — *Tupilakosaurus*, обладавшего эмболомерными позвонками, внешне сходными с позвонками иктиозавров (Nielsen, 1954; Huene, 1956; Kuhn, 1957). Однако последующее изучение показало, что сходство позвонков тупилакозавра и иктиозавров чисто внешнее, сам тупилакозавр оказался близким к брахиопидным лабиринтодонтам, а не к трематозаврам, как это предполагалось ранее, и их родство с иктиозаврами нельзя принимать всерьез. В последнее время Хюне (Huene, 1960) примкнул к взглядам о происхождении иктиозавров от капториниморфов.

В 1961 г. была опубликована работа Эпплби (Appleby, 1961), в которой проблема происхождения иктиозавров решается совершенно по-новому. Этот автор пришел к выводу о близости иктиозавров не к теропсидным, а к завропсидным пресмыкающимся, вторично утратившим ушную вырезку. Эпплби придает большое значение отсутствию в слуховой косточке иктиозавров отверстия для стапедальной артерии и полагает, что она выводится из слуховой косточки примитивных завроспид. Наличие широкого контакта между заднелобной и надвисочной костями резко отделяет иктиозавров от подавляющего большинства пресмыкающихся и сближает их с триасовыми черепахами. Поэтому Эпплби приходит к выводу, что иктиозавры и черепахи происходят от общих предков, близких, по его мнению, к проколофонам; положение окозатылочных отростков, направленных косо вверх и наружу к надвисочным костям, служит

дополнительным аргументом в пользу весьма раннего обособления ихтиозавров от остальных пресмыкающихся.

Среди ихтиозавров особняком стоят триасовые омфалозавры, обладавшие давящими небными зубами и очень примитивными конечностями. Остальные ихтиозавры естественно разделяются на широкоплавниковых (*Latipinnati*), более примитивных по строению парных конечностей, и на узкоплавниковых (*Longipinnati*). Эволюция обеих групп протекала до известной степени параллельно — в связи с приспособлением к более быстрому плаванию. Триасовые ихтиозавры обладали низким телом, сравнительно длинной шеей и слабо изогнутым, почти прямым хвостом. Более поздние формы стали высокотелыми, в шее у них произошло слияние двух первых позвонков, хвост приобрел резкий изгиб, причем внешне иногда становился гомоцеркальным. Поверхность тела по отношению к его объему (массе) прогрессивно уменьшалась в ходе эволюции ихтиозавров, составляя у *Cymbospondylus* (ср. триас) 0,54, у *Ichthyosaurus* (н. юра) — 0,37 и у *Ophthalmosaurus* (в. юра) — 0,31 (Watson, 1951).

Экология и тафономия

Ихтиозавры известны лишь из морских отложений. Основные находки сделаны в триасе США, 3. Европы и Шпицбергена и в юре и мелу 3. Европы. С территории Европы и С. Америки описано 26 родов из 28 известных. В Южное полушарие проникают лишь шесть родов, причем целиком к его территории приурочены лишь два рода. До сих пор ихтиозавры не известны с территории Африки.

Ихтиозавры захоронены в сланцах, мергелях, глинах, доломитах и известняках совместно с белемнитами, иглокожими, рыбами, завроптеригиями, а на Шпицбергене — и со стегоцефалами. Обычно находят изолированные позвонки, зубы, фрагменты черепа и конечностей, но многочисленны и находки целых скелетов, иногда сохраняющих отпечатки мягких тканей. Скелеты обычно сильно сплюснуты.

Основные местонахождения образовались на месте мелководных бухт. Иногда из одного местонахождения (например, из Гольмадена) собирают сотни особей. Гольмаден в дейсе представлял собой довольно глубокую бухту, отделенную от открытого моря отмелью и опресненную с поверхности притоком пресной воды. В глубоких слоях Гольмаденской бухты накапливался сероводород. Ихтиозавры, попавшие в бухту, зачас-

тую не могли выбраться обратно и погибли. Иногда непосредственной причиной смерти было отравление сероводородом при нырянии. Кроме того, в Гольмаденскую бухту приносило и трупы, разлагавшиеся в поверхностных слоях.

В другом крупном местонахождении юрских ихтиозавров — в Керси (Франция) — скелеты заключены в известковые конкреции. Предполагают, что местонахождение образовалось на месте мелководного залива, потерявшего связь с морем и по этой причине пересохшего.

При большом общем сходстве ихтиозавры проявляют значительное разнообразие биологических типов. Среди них известны моллюскоядные формы (*Omphalosauridae*), активные хищники открытых морей (например, *Leptopterygius acutirostris*), обладавшие веретеновидным телом, очень длинным хвостовым плавником и сильными зубами, и обитатели прибрежной зоны морей (например, *Stenopterygius*), обладавшие сжатым с боков телом и слабым хвостовым плавником. *Stenopterygius quadriscissus*, *Baptanodon* и *Ophthalmosaurus* питались, по-видимому, белемнитами. Они обладали очень слабыми зубами, почти исчезающими. Большой интерес представляет юрский *Eurhinosaurus*, у которого усуженная слабыми зубами верхняя челюсть была вдвое длиннее нижней и несла ветвящиеся бороздки — возможно, следы каких-то чувствующих органов. Тело *Eurhinosaurus* было веретеновидным. Возможно, он обитал в эстуариях и охотился за белемнитами, используя рострум как меч-рыба.

Как морские пресмыкающиеся, полностью утратившие связь с сушей, ихтиозавры перешли к живорождению, о чем свидетельствуют частые находки скелетов молодых ихтиозавров внутри скелетов взрослых. Находка изолированного эмбриона *Stenopterygius quadriscissus* в свернутом положении, захороненного, по-видимому, в яйцевой капсуле, указывает, что у ихтиозавров выработалось яйцеживорождение. Следует учитывать, что взрослые ихтиозавры при случае нападали на молодых, и скелеты молодых особей, найденные внутри взрослых, иногда принадлежат не эмбрионам, а заглоченным особям.

Биологическое и геологическое значение

Ихтиозавры проявляют конвергентное сходство с пелагическими рыбами типа тунца и с дельфинами. Штейнман (Steinmann, 1911) даже производил дельфинов непосредственно от ихтиозавров. Изучение ихтиозавров представ-

ляет большой интерес не только как пример конвергентного развития. Главные линии ихтиозавров развивались во многом параллельно и самостоятельно давали начало аналогичным биологическим типам.

Особый интерес приобретают ихтиозавры в связи с распространением взглядов об их происхождении непосредственно от эмболомерных земноводных. Возможность параллельного перехода к прямому развитию в различных

линиях земноводных приходится учитывать серьезно, однако в отношении ихтиозавров эти взгляды ни в какой степени нельзя считать установленными.

Все ихтиозавры связаны с морскими отложениями. Некоторые из них имеют большее стратиграфическое значение. Так; различные виды *Eurypterygius* и *Stenopterygius* могут с успехом использоваться для расчленения лейаса Германии.

ОТРЯД ICHTHYOSAURIA

Морские длиннорылые пресмыкающиеся с рыбообразным телом, жестким хвостовым плавником и ластовидными парными конечностями. Череп с укороченной заглазничной частью и верхней височной ямой. Носовые кости разрастаются почти до уровня переднего края глаз. Слуховая косточка идет от овального окна к квадратной кости. Всегда имеется темное отверстие. Зубы, как правило, конические, бороздчатые, однорядные, как исключение — многорядные, давящие. Позвонки амфищельные; нервные дуги отделены от тел позвонков швом. Число позвонков достигает 180. Ср. триас — мел. Два подотряда.

ПОДОТРЯД OMPHALOSAUROIDEI

Сравнительно короткорылые формы с многорядными давящими зубами на нижней челюсти; обычно давящие зубы развиты и на небных костях. Височная яма, в тех случаях, когда она известна, сравнительно крупная и ограничена теменной, заднелобной и надвисочной костями, иногда ее край достигает и чешуйчатая кость. Темненное отверстие расположено в передней части теменных костей. Лобные кости сравнительно длинные и широкие и впереди почти достигают уровня заднего края ноздри. Теменные кости широкие, и сагиттальный гребень не выражен. Пояса конечностей широкие, проксимальные кости конечностей удлиненные, по крайней мере в одном-двух случаях несколько удлинены и фаланговые кости. Ср. триас. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО OMPHALOSAURIDAE MERRIAM,

1906

Некрупные (до 1 м) моллюскоядные формы со сравнительно коротким и широким рылом, не достигающим половины общей длины черепа, с длинным и узким, слабо отклоняющимся вниз хвостом и со сравнительно длинными

парными конечностями, возможно, узкого типа. Крыловидные и небные кости соприкасаются по средней линии. Глазницы крупные, овальные. Зубы расположены в самостоятельных альвеолах; давящие зубы с округлой коронкой. Нижняя челюсть массивная, с мощным симфизом, образованным зубными и пластинчатыми костями и многорядными давящими зубами, образующими выпуклую жевательную поверхность. На небных и крыловидных костях обычно развиты многорядные давящие зубы. Верхнечелюстные зубы однорядные, передние зубы верхней челюсти имеют заостренные вершины. Позвонки удлиненные. Туловищные ребра двухголовчатые. Лопатка очень широкая. Ключица треугольная. Лобковая кость с отверстием. Ср. триас.

Omphalosaurus Merriam, 1906. Тип рода — *O. nevadensis* Merriam, 1906; ср. триас, США (Невада). Описан по неполному черепу, отдельным позвонкам и условно ассоциируемым с ними остатками конечностей. Череп длиной до 40—50 см; кости черепа утолщенные, почти пахистозные. Крыловидные кости широкие, уплощенные и длинные; небные кости расширяются кпереди и соприкасаются по средней линии лишь на незначительном протяжении. Квадратная кость массивная. Пластинчатая и зубная кости широкие, утолщенные и на значительной части своей длины участвуют в образовании симфиза. Угловая кость по внутренней поверхности челюсти глубоко вклинивается между зубной и пластинчатой костями. Сочленовная кость крупная и отклоняется от ветви нижней челюсти внутрь. Предсочленовная кость длинная и широкая. Зубная кость по наружному краю несет один ряд, а по внутреннему — около пяти рядов округлых в поперечном сечении зубов, сидящих в неглубоких альвеолах. Поверхность эмали гладкая, прикорневая радиальная складчатость ее не выражена. Размеры и

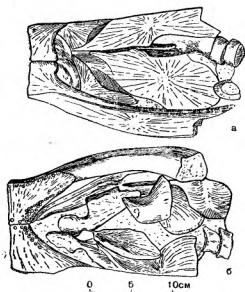


Рис. 340. *Omphalosaurus necandarus* Merriam.
Череп; а — сверху, б — снизу. Ср. триас США
(Невада) (Huene, 1922)

число зубов убывают спереди назад, диаметр передних зубов достигает 15 мм (рис. 340). Один — два вида. Ср. триас США.

Pessopteryx Wiman, 1910 (? = *Tholodus* H. Meyer, 1848). Тип рода — *Pessopteryx nisseri* Wiman, 1910; ср. триас, Шпицберген. Описан по фрагментарным остаткам. По зубам близок к *Omphalosaurus*, но отличается от последнего резко выраженной прикорневой складчатостью эмали и наличием давящих многорядных зубов на нёбе; на нижней челюсти зубы двухрядные. Передние зубы имеют слегка заостренные вершины. Фаланги удлиненные, не полигональные. Четыре вида. Ср. триас Шпицбергена. Фрагменты челюстей с зубами из ср. триаса З. Европы, отнесенные Пейером (Peuer, 1939) к роду *Tholodus*, по-видимому, принадлежат к этому же роду (рис. 341).

Grippia Wiman, 1928. Тип рода — *G. longirostris* Wiman; ср. триас, Шпицберген. Крупная (около 1 м) форма с гетеродонтными зубами, многорядными давящими зубами на нёбных костях и с длинными конечностями, из которых задние по длине не уступают передним или даже превышают их. Глазница большая, удлиненная горизонтально; височная яма очень большая. Заглазничная часть черепа сравнительно длинная, вырезанная снизу между скуловой и квадратной костями. Лобная

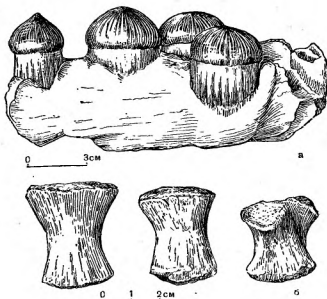


Рис. 341. *Pessopteryx* Wiman:

а — фрагмент нижней челюсти *P. (Tholodus) schmidtii* (H. Meyer); раковинный известняк Германии; б — фаланги *P. nisseri* Wiman; ср. триас Шпицбергена (а — Peuer, 1939; б — Wiman, 1916)

кость длинная, позади она почти достигает уровня заднего края глазницы. Теменное отверстие расположено в теменных костях. Ноздря ограничена носовой, предчелюстной, челюстной и, возможно, слезной костями. Нижняя

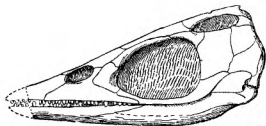


Рис. 342. *Grippia longirostris* Wiman.

Череп сбоку (x 1/2). Ср. триас Шпицбергена (Romer, 1956)

челюсть слегка понижается впереди. Передние зубы острые, тонкие, со слегка загнутыми назад вершинами, задние — округлые, тупые; нёбные зубы желудевидные. Кости конечностей сравнительно удлиненные; фаланги не имеют характерной для ихтиозавров полигональной формы (рис. 342). Один вид.

Этот род часто относят к сем. *Mixosauridae*.

ПОДОТРЯД ICHTHYOSAUROIDEI

Длиннорылые формы с однорядными, более или менее коническими зубами; расположенными в желобке на краях челюстей; небных зубов никогда не бывает. Височная яма щелевидная или умеренной величины; ее край, помимо теменной, заднелобной и надвисочной костей, иногда ограничивают заглазничная или лобная кости. Рыло составляет около половины общей длины черепа; теменное отверстие расположено на границе между теменными и лобными костями или же в задней части лобных костей. Лобные кости, как правило, далеко не достигают уровня заднего края ноздри; теменные кости обычно сужены и несут сагиттальный гребень. Фаланги округлые или полигональные и никогда не бывают удлиненными. Число фаланг увеличено до 20—50. По сторонам от пальцев часто развиты дополнительные ряды сесамовидных косточек; общее число лучей в конечностях может достигать восьми. Ср. триас — мел. Два семейства.

НАДСЕМЕЙСТВО ICHTHYOSAUROIDEA. ШИРОКОПЛАВНИКОВЫЕ

(= Latipinnata)

Весьма разнообразные по величине ихтиозавры с конечностями широкого типа. Височная яма ограничена теменной, заднелобной и надвисочной костями; у примитивных форм она крайне мала, щелевидная. Глазницы большие, овальные, реже округлые. Затылочный мыщелок всегда выпуклый. Зубы конические, как исключение задние зубы имеют притупленные вершины. Туловищных позвонков около 50. Туловищные ребра, как правило, двухголовчатые, хвостовые — одnogоловчатые; как исключение, передние туловищные ребра бывают одnogоловчатыми, а передние хвостовые — двухголовчатыми. Коракоид обычно с двумя вырезками, расположенными по обеим сторонам от сочленовной ямы. Передние конечности всегда в полтора-два раза длиннее задних. Ср. триас — мел. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО MIXOSAURIDAE BAUR, 1887

Мелкие (до 1 м) широкоплавниковые ихтиозавры с низким телом и почти прямым хвостом с очень узким плавником. Морда сравнительно короткая; челюстная кость длинная. Лобные кости впереди лишь немного не достигают уровня заднего края ноздри; теменные кости широкие и не несут сагиттального гребня. Ноздря окружена носовой, предчелюстной

и челюстной костями; иногда ее край достигает предлобная кость. Зубы сидят в альвеолах, расположенных на дне неглубокого желобка; задние зубы обычно имеют уплощенные вершины. Туловищных позвонков до 50, в неизогнутой части хвоста — до 40 позвонков — по длине она явно превышает изогнутую часть хвоста. Зигапофизы парные, гемалльные дуги хорошо развиты. Атлант и эпистрофей не слиты. Передние туловищные ребра иногда одnogоловчатые, передние хвостовые ребра двухголовчатые. Межключица треугольная. Лопатка очень широкая. Лобковая и седалищная кости широкие; запиральное отверстие незамкнутое. Кости предплечья и голени удлиненные и разделенные шелью. Фаланги четырехугольные, слегка перетянутые посредине. Дополнительные лучи неизвестны. Число фаланг достигает 15. Ср. — в. триас.

Mixosaurus Baur, 1887. Тип рода — *Ichthyosaurus atavus* Quenstedt, 1852; ср. триас, Германия. Толкорылые формы со слабо выраженной гетеродонтичностью и вырезкой между скуловой и квадратной костями. Носовые кости глубоко вклиниваются между предчелюстными. Челюстная кость смыкается с носовой поззди ноздри, и слезная кость не достигает края последней. Нижняя челюсть с заметным засочленновым отростком. Зубы короткие, разделенные значительными промежутками; передние зубы острые, конические, задние несколько понижаются и имеют притупленные вершины. Туловищных позвонков 50; в неизогнутой части хвоста около 30 позвонков — по длине она уступает изогнутой. Позвонки укороченные, максимальной величины они достигают у хвостового изгиба. Парапофизы доходят до переднего края позвонка. Передние туловищные ребра одnogоловчатые, передние пять — девять хвостовых ребер двухголовчатые. Передняя конечность превышает половину длины черепа; число фаланг достигает 15 (рис. 343). Семь-восемь видов. Ср. триас 3. Европы, Шпицбергена, М. Азии и С. Америки; триас Индонезии. Из в. триаса СССР (междуречье Колымы и Индигирки) известны позвонки, отнесенные к р. *Shastosaurus* (Рябинин, 1945). Вероятно, они принадлежат *Mixosaurus*.

Phalarodon Merriam, 1910. Тип рода — *Ph. fraasi* Merriam, 1910; ср. триас, США (Невада). Известен по неполному черепу и обломку нижней челюсти. Череп длиной 15—20 см, равномерно понижающийся кпереди, с крупными глазницами, короткой и тонкой мордой и с резко выраженной гетеродонтичностью.

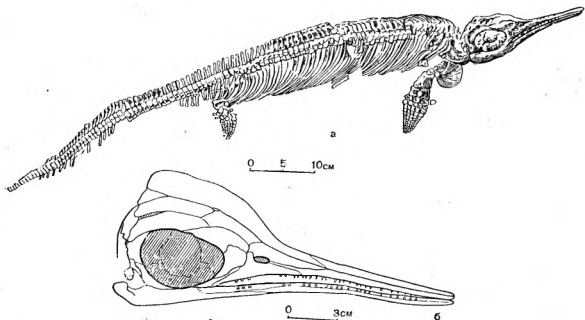


Рис. 343. *Mixosaurus* Baur:

а — скелет *M. cornalianus* Bassani сбоку; б — череп *M. atavus* (Quenstedt) сбоку. Ср. тряс 3. Европы (а — Huene, 1935; б — Huene, 1949)

Лобная кость непарная, со срединным гребнем; носовые кости лишь слегка вклиниваются между предчелюстными костями. Предлобные кости очень крупные: они достигают заднего края ноздри и сближены кпереди. Слезная кость несет у переднего края глазницы небольшой вырост. Угловая кость не заходит за уровень середины глазницы. Передние зубы

СЕМЕЙСТВО ICTHYOSAURIDAE BAUR, 1887

(= Eurypterygiidae Huene, 1948; = Macropterygiidae Huene, 1951)

Широкоплавниковые ихтиозавры с высоким телом и резко изогнутым хвостом с внешне изоцеркальным или слегка гетероцеркальным плавником; размеры колеблются от 4 до 8 м. Рыло очень длинное и тонкое; челюстная кость короткая. Височная яма треугольная; глазница округлая, большая; заглазничная часть черепа укорочена. Лобные кости не заходят вперед за уровень переднего края глаз; теменные кости обычно несут сагиттальный гребень. Ноздря окружена слезной, носовой и предчелюстной костями; иногда ее край достигает челюстную кость. Квадратноскуловая кость короткая. Зубы конические, однородные, расположены на дне желобка. Туловищных позвонков до 50, в неизогнутой части хвоста до 40 позвонков — ее длина примерно равна длине изогнутой части хвоста. Зигапофизы непарные. Атлант и эпистрофей слиты. Туловищные ребра двухголовчатые, хвостовые — одноголовчатые. Межключица Т-образная, иногда сильно расширенная впереди. Лопатка узкая на дистальном конце. Лобковая и седалищная кости палочкообразные, часто сливаются друг с другом. Передние конечности намного крупнее задних. Кости предплечья и голени полигональные. Общее число лучей

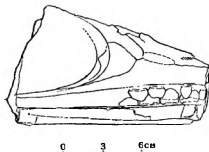


Рис. 344. *Phalarodon fraasi* Merriam.

Череп сбоку. Ср. тряс 3 (Невада) (Merriam, 1910)

округлые, в поперечном сечении со сравнительно острыми вершинами, задние зубы сжаты с боков, имеют уплощенные вершины и в передне-заднем направлении превращают передние зубы в 3—4 раза (рис. 344). Один вид.

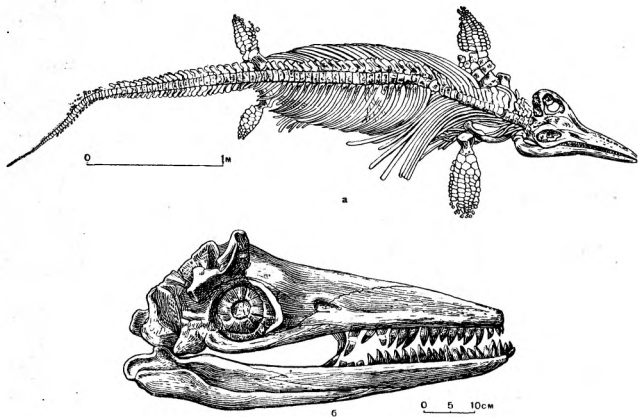


Рис. 345. *Ichthyosaurus* Koenig.
 а — скелет *I. intermedius*; лейас З. Европы; б — череп *I. communis* Conybeare сбоку;
 лейас Англии (Owen, 1881)

в передней конечности достигает семи — девяти, в задней трех — пяти; от промежуточной кости стопы иногда начинается всего один луч. Юра — мел.

Ichthyosaurus Koenig, 1818 (= *Ichthyosaurus* Conybeare, 1821; = *Ichthyosaurus* Latreille, 1823; = *Ichthyosaurus* Gray, 1825; *Gryphius* Wagler, 1830; = *Ichthyoterus* Roullier, 1847; = *Eurypterygius* Jaekel, 1904). Тип рода — *Ichthyosaurus communis* Conybeare, 1821; н. юра, Англия. Средней величины (5—6 м) толсторулые формы с длинным хвостом, состоящим около половины общей длины животного, с внешне гетероцеркальным хвостовым плавником и короткими парными конечностями, из которых передние не превышают двух третей длины черепа. Теменные кости образуют сагиттальный гребень. Челюстная кость иногда достигает поздрий. Зубы крупные, острые. Туловищных позвонков до 45, в неизогнутой части хвоста до 35 позвонков. Размеры позвонков достигают максимума в предкрестцовой области. Парапозифы не достигают переднего края позвонка. В пе-

редней конечности пять — восемь лучей, в задней четыре — шесть; число фаланг в передней конечности достигает 30; проксимальные фаланги первого пальца часто с вырезками по внутреннему краю (рис. 345). Около 10 видов, Н. юра Гренландии, З. Европы, Ю. Америки; ср. юра З. Европы, Ю. Америки (?); в. юра С. Америки (?) и СССР (Поволжье); н. мел Нов. Зеландии (?).

Ophthalmosaurus Seeley, 1874. Тип рода — *O. icenicus* Seeley, 1874; в. юра (оксфорд), Англия. Средней величины (5—6 м) толсторулые формы с коротким хвостом, лишь немного превышающим длину головы, с внешне изоцеркальным хвостовым плавником и резко расширенными передними конечностями, достигающими двух третей длины черепа. Череп низкий, широкий, высота его явно уступает ширине. Теменные кости широкие и не несут сагиттального гребня. Верхняя затылочная кость с вырезкой над затылочным отверстием. Боковые затылочные кости ограничивают лишь незначительную часть затылочного отверстия; заднее височное окно большое.

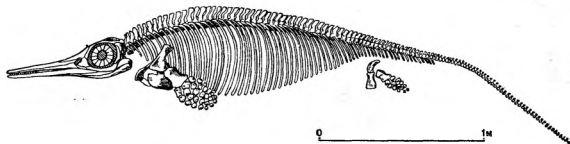


Рис. 346. *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley.

Реконструкция. В. юра Англии (Andrews 1910)

Челюстная кость достигает края поздрии. Зубы короткие, острые, в задней половине челюсти очень слабые. Туловищных позвонков до 50, в изогнутой части хвоста — менее 30. Размеры позвонков достигают максимума в предкрестцовой области. Парапофизы не доходят до переднего края позвонка, на задних туловищных позвонках они слиты с диапофизами. Коракоид обычно вырезан лишь впереди сочленовой ямки. Лобковая и седалищная кости срастаются. Горбохвостная кость сочленяется непосредственно с плечевой. В передней конечности шесть лучей, в задней — три; от промежуточной кости стопы начинается лишь один луч. Число фаланг в передней конечности не превышает 20 (рис. 346). Пять — семь видов. Ср. — в юра 3. Европы; в юра СССР (Подмосковье и Поволжье).

Macropterygius Huene, 1922. Тип рода — *Ichthyosaurus trigonus* Owen, 1840; в юра (кимеридж), Англия. Крупные (до 8 м) толстотелые формы с коротким хвостом, лишь

немного превышающим длину головы, с внешне изогнутым хвостовым плавником и резко удлинненными парными конечностями, из которых передние достигают длины черепа. Тенные кости широкие и не образуют сагитального гребня. Зубы крупные, конические, с толстыми корнями, покрытыми слоем цемента; задний край зубов иногда пильчатый. Туловищных позвонков до 50, в изогнутой части хвоста до 30 позвонков. Размеры позвонков достигают максимума в предкрестцовой области. Парапофизы не доходят до переднего края позвонка, а в задних позвонках они сливаются с диапофизами. Межключица резко расширена впереди. Плечевая кость проксимально резко утолщена и несет сильные гребни; бедренная кость с сильно развитым вертлугом. В передней конечности шесть лучей, в задней — пять; число фаланг в передней конечности достигает 25 (рис. 347). Около 10 видов. Ср. и в юра 3. Европы; в юра (кимеридж) СССР (бассейн Печоры); в юра Ю. Америки (?); н. мел 3. Европы.

Myopterygius Huene, 1922 (= *Ancanania* Rusconi, 1942; = *Delphinosaurus* Eichwald, 1853). Тип рода — *Ichthyosaurus campylodon* Carter, 1845; в. мел (сеноман), Англия. Близок к *Macropterygius*, но обладает тонким рострумом, сравнительно удлинненными задними конечностями, достигающими двух третей длины передних, еще более сильными гребнями на плечевой и бедренной костях, проходящими почти по всей длине последних, и вздутыми, наподобие лукович, корнями зубов, покрытыми тонким слоем цемента. Тела позвонков пронизаны многочисленными отверстиями для кровеносных сосудов; иногда они несут вентральные кили (рис. 348). Около 10 видов. В юра Ю. Америки, 3. Европы, Индии, Индонезии, Австралии, Нов. Зеландии и Ю. Америки; н. мел СССР (Курская обл.); в. мел 3. Европы, С. Америки и СССР (Ульяновская обл.).

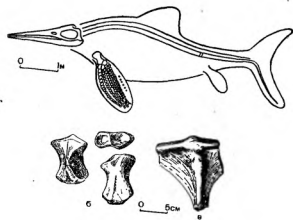


Рис. 347. *Macropterygius* Huene

а — реконструкция *M. trigonus*; в. юра Англии; б — плечевая кость *Macropterygius* sp.; в — клинчик *Macropterygius* sp. Н. юра Чили (Huene, 1922)

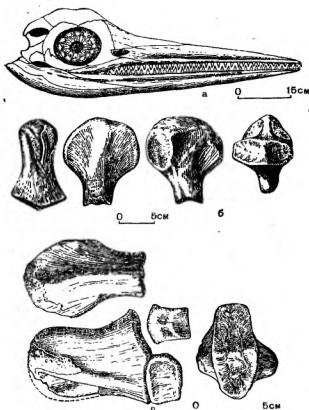


Рис. 348. *Myopterygius campylodon* Kiprianoff:

а — череп сбоку; б — плечевая кость; в — бедренная кость.
Н. мел СССР (Курская обл.) (Киприянов, 1881)

К этому же роду, возможно, относится *Ichthyosaurus steleodon* Bogolubov, 1909; н. мел (в. неокон) Ульяновской обл.

Baptanodon Marsh, 1880 (= *Saurodon* Marsh, 1879; = *Microdontosaurus* Gilmore, 1902); ср. (?) и в. юра США. *Apatodontosaurus* Mehl, 1928; в. юра С. Америки. *Brachypterygius* Huene, 1923; в. юра и н. мел З. Европы. *Myobradypterygius* Huene, 1927; в. юра и н. мел Ю. Америки. ? *Cetarthrosaurus* Seeley, 1869; в. мел Англии. Роды *Baptanodon* и *Apatodontosaurus*, возможно, являются, синонимами *Ophthalmosaurus*. Род *Cetarthrosaurus*, известный только по плечевой кости, — возможно, синоним *Myopterygius*.

НАДСЕМЕЙСТВО SHASTOSAUROIDEA. УЗКОПЛАВНИКОВЫЕ

(= Longipinnata)

Средней величины и крупные (от 4 до 12 м) ихтиозавры с конечностями «узкого» типа. Височная яма всегда хорошо развита; ее края

иногда достигает лобная или заглазничная кость. Глазницы часто сравнительно невелики, овальные или округлые. Затылочный мыщелок иногда вогнутый. Зубы конические, как исключение — цилиндрические. Туловищных позвонков до 70. Туловищные ребра одноголовчатые или с двумя фасетками, соединенными гребнем; в редких случаях туловищные ребра двухголовчатые. Хвостовые ребра всегда одноголовчатые. Коракоид обычно лишь с одной вырезкой, расположенной, как правило, впереди сочленовой ямы. У примитивных представителей задние конечности по длине не уступают передним. Ср. триас — н. мел. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО CYMBOSPONDYLIDAE HUENE, 1948

Узкоплавниковые ихтиозавры с короткой головой, составляющей менее 0,15 общей длины животного, с низким телом и длинным, почти не изогнутым хвостом, приблизительно равным по длине туловищу. Челюстная кость сравнительно длинная. Височная яма очень узкая; ее края может достигать лобная кость. Глазница маленькая. Заглазничная часть черепа примерно равна длине глазницы. Ноздря окружена челюстной, слезной и предчелюстной костями. Затылочный мыщелок вогнутый. Зубы конические и сидят в альвеолах, расположенных на дне неглубокого желобка. Туловищных позвонков до 70, в неизогнутой части хвоста около 40 позвонков. Атлант и эпистрофей не слиты. Ребра одноголовчатые, передние туловищные обычно со слабо выраженной двухголовчатостью. Межключица треугольная. Лопатка широкая. Коракоид вырезан позади сочленовой ямки. Лобковая и седалищная кости самостоятельные; запиральное отверстие незамкнутое. Задние конечности по длине не уступают передним. Кости предплечья и голени сравнительно удлиненные и разделены щелью. Фаланги первого пальца вырезаны по внутреннему краю. Число фаланг не превышает 12. Ср. триас.

Cymbospondylus Leidy, 1868. Тип рода — *C. piscosus* Leidy, 1868; ср. триас, США (Невада). Очень крупные (до 10—12 м) толстые ихтиозавры с длинными парными конечностями, из которых задние превалировали; возможно, имелось два спинных плавника. Предчелюстная кость значительно разрастается назад и, вклиниваясь между ноздрей и носовой костью, достигает предлобной и слезной костей. Носовая кость не образует края ноздри, вклинивается между лобной и предлобной костями и почти достигает заднелобной

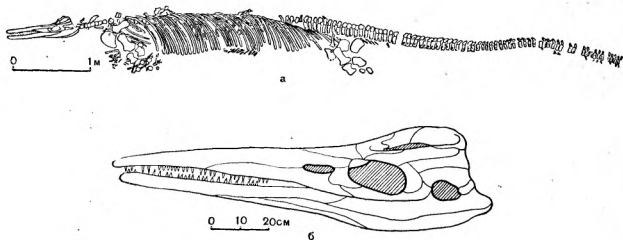


Рис. 349. *Cymbospondylus petrinus* Leidy:

а — скелет сбоку; б — череп сбоку. Ср. триас США (Неада) (а — Merriam, 1908; б — Romer, 1948)

кости. Теменные кости широкие и не несут сагиттального гребня. Нижний край черепа широко вырезан между скуловой и квадратной костями. Зубы острые, длинные. Туловищных позвонков около 70; размеры позвонков достигают максимума в передней части хвоста. Ребра одноголовчатые; парапофизы слиты с диапофизами и достигают переднего края позвонка (рис. 349). Семь — восемь видов. Ср. триас США, 3. Европы, Шпицбергена; ? триас Индонезии.

Blezingeria Huene, 1951; ср. триас 3. Европы. *Ekbainacanthus* Jakovlev, 1902; ср. триас Шпицбергена.

Хюне (Huene, 1956) относит сюда же и роды *Leptopterygius* и *Eurhinosaurus*, которые рассматриваются нами в сем. *Stenopterygiidae*.

СЕМЕЙСТВО SHASTOSAURIDAE MERRIAM, 1902

Узкоплавниковые ихтиозавры с короткойловой, составляющей около 0,15 общей длины животного, низким телом и резко изогнутым хвостом с внешне гетероцеркальным плавником. Челюстная кость сравнительно длинная. Височная яма треугольная, иногда ее края достигают лобная и заглазничная части. Глазницы невелики. Заглазничная часть черепа не превышает половины длины глазницы. Ноздря окружена носовой, предчелюстной и слезной костями; часто ее края достигает и челюстная кость. Затылочный мыщелок выпуклый. Зубы конические и сидят в альвеолах, расположенных на дне общего желобка. Туловищных позвонков до 60, в неизогнутой части хвоста до

40 позвонков; по длине последняя явно короче туловища. Атлант и эпистрофей не слиты. Шейные ребра двухголовчатые, туловищные — одноголовчатые, ребе двухголовчатые. Межклочича треугольная. Лопатка широкая. Лобковая кость не срастается с седалищной; запирающее отверстие обычно незамкнутое. Задние конечности лишь немного короче передних. Кости предплечья и голени сравнительно длинные (особенно, у *Californisaurus* и *Toretocnemus*) и разделены щелью. Фаланги I пальца вырезаны по внутреннему краю. Число фаланг не превышает 12. Ср. триас — в. триас.

Shastosaurus Merriam, 1895. Тип рода — *Sh. pacificus* Merriam, 1895; в. триас, США (Калифорния). Сильно варьирующие по размерам (от 3 до 10 м) тонкорылые ихтиозавры с длинным хвостом, составляющим до 0,4 общей длины животного, из которых на изогнутую часть приходится явно больше половины. Заглазничная кость достигает края височной ямы. Передний край лобной кости расположен на уровне средней части глазницы. Теменные кости широкие, и сагиттальный гребень не образован. Зубы острые, конические, альвеолы почти не выражены. Туловищных позвонков около 50, в неизогнутой части хвоста около 30 позвонков. Тела позвонков укороченные, размеры их достигают максимума в поясничной области; хвостовые позвонки несколько уплощены с боков. Иногда сохраняются свободные интерцентры. Шейные ребра двухголовчатые, туловищные — одноголовчатые. Плечевая кость и кости предплечья резко расширены (рис. 350). Около 10 видов.

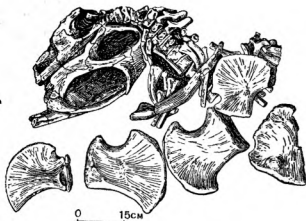


Рис. 350. *Shastosaurus pacificus* Merriam.
Передняя часть скелета сбоку. Ср. триас США
(Калифорния) (Merriam, 1902)

Ср. триас 3. Европы; в. триас С. Америки и, возможно, СССР (норийский ярус, Сибирь).

Toretocnemus Merriam, 1903. Тип рода — *T. californicus* Merriam, 1903; в. триас США (Калифорния). Тела позвонков сравнительно удлиненные, гемалпофизы широко развитые. Туловищные ребра двухголовчатые. Кости предплечья и голени удлиненные.

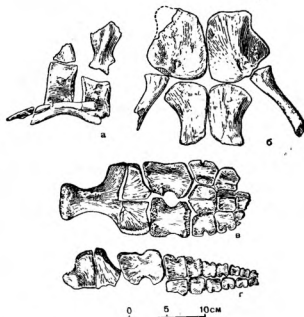


Рис. 351. *Toretocnemus californicus* Merriam:
а — туловищные ребра; б — тазовый пояс снизу; в —
передняя конечность; г — задняя конечность. В. триас
США (Калифорния) (Huene, 1922)

Лобковая кость широкая, с замкнутым запирающим отверстием. Бедренная кость расширена на конце. Задняя конечность трехлучевая. Вырезки на фалангах обычно развиты по обеим сторонам и на всех пальцах (рис. 351). Один вид.

Pachygonosaurus Huene, 1916; ср. триас 3. Европы. *Pessosaurus* Wiman, 1910; ср. триас 3. Европы и С. Америки (?). *Chonespondylus* Leidy, 1868; ср. триас С. Америки. *Californosaurus* Kuhn, 1934 (= *Delphinosaurus* Merriam, 1905; = *Perrinosaurus* Merriam, 1938); ср. триас 3. Европы (?) и в. триас США. *Merriamia* Boulenger, 1904 (= *Leptocheirus* Merriam, 1903; ? = *Rhachitrema* Sauvage, 1883); в. триас С. Америки. Хюне (Huene, 1948, 1956) выделяет роды *Californosaurus* и *Toretocnemus* в сем. *Californosauridae*. Ромер (Romer, 1956) относит р. *Toretocnemus* к сем. *Omphalosauridae*.

СЕМЕЙСТВО STENOPTERYGIDAE WOODWARD,

1932

(= *Streptospondylidae* Huene, 1951)

Узкоплавниковые ихтиозавры с длинной головой, составляющей до 0,25 общей длины животного, с высоким телом и резко изогнутым хвостом с внешне изоперкальным или слегка гетероцеркальным плавником. Челюстная кость короткая. Височная яма треугольная. Глазницы большие. Заглазничная часть черепа не превышает половины длины глазницы. Ноздря окружена носовой, предчелюстной и слезной костями; изредка ее край достигает и челюстная или скуловая кость. Затылочный мыщелок вышуклый. Зубы конические, как исключение — цилиндрические, расположены на дне общего желоба. Туловищных позвонков не более 60, в изогнутой части хвоста до 50 позвонков; она лишь немного короче туловища и в полтора — два раза длиннее изогнутой части хвоста. Атлант и эпистрофей слиты. Шейные ребра двухголовчатые; головки туловищных ребер обычно соединены гребнем. Межключица Т-образная. Лопатка узкая. Лобковая и седалищные кости обычно короткие. Задние конечности всегда короче передних, но составляют не менее двух третей длины последних. Кости предплечья и голени полигональные. Дополнительных лучей обычно немного, но как исключение общее число лучей в передней конечности достигает восьми. Юра — п. мел.

Leptopterygius Huene, 1922 (= ? *Tenodontosaurus* Lydekker, 1889). Тип рода — *Ichthyosaurus tenuirostris* Conybeare, 1822; н. юра, Англия. Средней величины и крупные

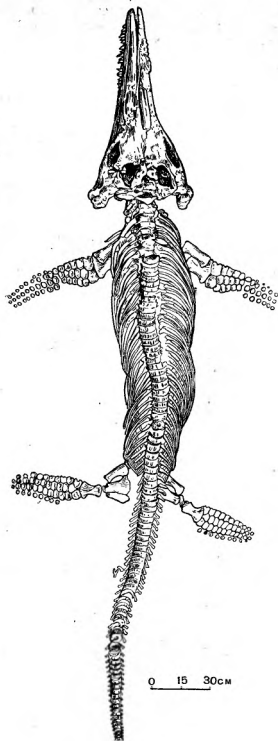


Рис. 352. *Leptopterygius tenuirostris* Conybeare.
Скелет. Лейас Германии (Ниепе, 1922)

(от 4 до 11 м) толсторылые ихтиозавры с внешне гетеродермальным хвостовым плавником и узкими парными конечностями, из которых передняя обычно явно короче черепа. Лобные и теменные кости широкие, теменного гребня обычно нет. Заглазничная часть достигает половины длины глазницы. Челюстная кость иногда достигает ноздри, носовая — предлобной и слезной, а иногда и заднелобной костей. Зубы острые, конические, небороздчатые, слегка изогнутые, как исключение — трехгранные в сечении. Туловищных позвонков не более 50, в неизогнутой части хвоста 40—50. Размеры позвонков достигают максимума на уровне крестца. Фасетки ребер (за исключением передних) соединены гребнем, парапофизы достигают переднего края позвонка. В передней конечности четыре луча, в том числе один дополнительный, в задней — три луча. Число фаланг не превышает 20—25, проксимальные фаланги I пальца иногда вырезаны по внутреннему краю (рис. 352). Около 15 видов. Н. юра З. Европы. Сомнительные остатки указаны для в. триаса З. Европы и н. юры Ю. Америки.

Eurhinosauros Abel, 1909 (? = *Proteosaurus* Home, 1819). Тип рода — *Ichthyosaurus longirostris* Jaeger, 1856; лейас, Германия. Средней величины (до 5—6 м) ихтиозавры с резко удлинненной верхней челюстью, превышающей нижнюю вдвое, с внешне изоцеркальным хвостовым плавником и очень длинными парными конечностями, из которых передняя лишь немного короче черепа. Вдоль роstrума, начиная от ноздри, проходит желобок, ветвящийся впереди. Носовая кость соприкасается с предлобной и слезной, теменные кости широкие, и сагиттального гребня нет. Зубы тонкие, острые, разделенные промежутками; они сидят по всей длине роstrума. Туловищных ребер до 50, в неизогнутой части хвоста — примерно столько же. Размеры позвонков достигают максимума в начале хвоста. Фасетки ребер соединены гребнем, парапофизы достигают переднего края позвонка. В передней конечности пять лучей, в том числе один дополнительный, в задней конечности три луча. Иногда гороховидная кость доходит до плечевой кости. Общее число фаланг достигает 30. Проксимальные фаланги I пальца иногда вырезаны по внутреннему краю (рис. 353). Два вида. Н. юра З. Европы.

Stenopterygius Jaekel, 1904 (? = *Streptospondylus* Jaekel, 1904). Тип рода — *Ichthyosaurus quadriscissus* Quenstedt, 1858 (= *I. triscissus* Quenstedt, 1858); в. лейас, Германия. Некрупные (3—5 м) тонкорылые

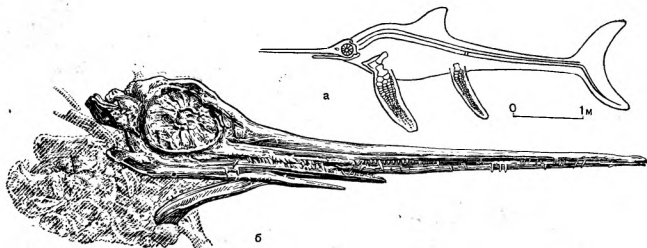


Рис. 353. *Eurhinosaurus longirostris* Jaeger:

а — реконструкция; б — череп сбоку (x0,1). Лейас Германии (Huene, 1922)

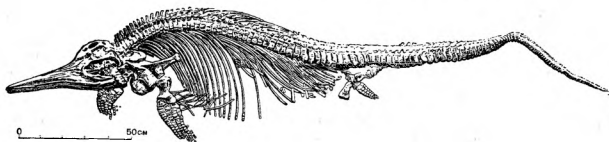


Рис. 354. *Stenopterygius quadriscissus* (Quenstedt).

Скелет сбоку. Лейас Германии (Huene, 1922)

ихтиозавры с внешне почти изоцеркальным хвостом и очень длинными передними конечностями, достигающими иногда длины черепа. Теменные кости обычно с сагиттальным гребнем. Скуловая кость нередко достигает ноздри. Череп часто с вырезкой позади скуловой кости. Зубы не крупные, изогнутые назад, с возрастом иногда резко уменьшаются. Туловищных позвонков до 50, в изогнутой части хвоста до 40 позвонков. Туловищные ребра двухголовчатые, диапофизы достигают переднего края позвонка. Лобковая и седалищная кости сращены друг с другом. Передняя конечность с пятью, задняя — с четырьмя лучами, из них один дополнительный. Число фаланг в передней конечности достигает 35, в задней — 20; проксимальные фаланги 1 пальца вырезаны по внутреннему краю (рис. 354). Более 10 видов. Н. и ср. юра З. Европы; ? ср. юра Ю. Америки.

Platypterygius Huene, 1923. Тип рода — *Ichthyosaurus platydactylus* Broili, 1907;

н. мел (апт), Германия. Средней величины (до 5 м) сравнительно низкотелые тонкокрылые ихтиозавры с внешне изоцеркальным хвостовым плавником и резко расширенными и короткими парными конечностями, из которых передние не превышают половины длины

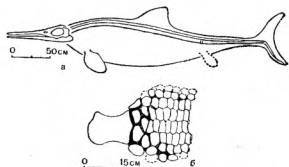


Рис. 355. *Platypterygius platydactylus* Broili:

а — реконструкция; б — передняя конечность. Н. мел. Германии (а — Huene, 1922; б — Huene, 1956)

череп и лишь немногим длиннее задних. Зубы цилиндрические. Туловищных позвонков 56, в неизогнутой части хвоста до 40 позвонков; размеры позвонков достигают максимума в поясничной области. Туловищные ребра двухголовчатые, бороздчатые. Передняя конечность с восемью лучами, из которых три-четыре дополнительных; плечевая кость прокси-

мально резко утолщена и несет сильные гребни (рис. 355). Один вид. Описанный из в. неокома Ульяновского *Ichthyosaurus steleodon* Bogolubov, 1909 также обладает цилиндрическими зубами и, возможно, принадлежит к этому роду.

Nannopterygius, Huene, 1923; в. юра З. Европы.

ПОДКЛАСС TESTUDINATA. ТЕСТУДИНАТЫ

История изучения

Систематика черепах долгое время строилась исключительно на изучении современных форм. Во времена Линнея всех черепах включали в род *Testudo*, хотя уже были известны и морские, и пресноводные, и наземные черепахи. В 1800 г. Броньяр (Brogniart, 1800) разделил черепах на три рода — *Chelonia*, *Emys* и *Testudo* — и выделил их в особый отряд. В ранг подкласса черепахи были возведены лишь в 1901 г. Гадовым (Gadow).

Постепенное распространение получило разделение черепах на три группы: *Testudinata tylopoda* — наземные черепахи, *Testudinata stagapoda* — пресноводные черепахи, *Testudinata oiaopoda* — морские черепахи (Fitzinger, 1836). Дюмериль и Биброн (Duméril, Bibron, 1834—1835) выделили в отдельную группу *Potamites* мягкокожих черепах, а пресноводных разделили на скрытошейных (*Cryptodires*) и бокошейных (*Pleurodires*). Грей (Gray, 1844) возвел скрытошейных и бокошейных черепах в ранг групп, равнозначных остальным.

Лидеккер (Lydekker, 1889) предложил объединить примитивных черепах юры и н. мела, обладавших мезопластронами и межгорловыми щитками, в подотряд *Amphichelydia*, включающий европейских *Pleurosternidae* и американских *Baenidae*.

Коп (Cope, 1868) первым выделил кожистых черепах, лишенных костного панциря текального происхождения, в особую группу, противопоставляемую всем остальным черепахам. В дальнейшем Долло дал им названия *Athèques* и *Thecophores*. Буланже (Boulanger, 1889) и Лидеккер (Lydekker, 1889) приняли это разделение. В их системах отряд *Chelonia* состоит из двух подотрядов: *Athcata* и *Thecophora* (= *Testudinata* в понимании Лидеккера). Последние обоими авторами разделялись на четыре надсемейства: *Trionychoidea*, *Cryptodira*, *Pleurodira* и *Amphichelydia*. Долло (Dollo, 1884—1907) и Лидеккер (Lydekker, 1889) от-

мечают, что кожистые черепахи связаны с обычными морскими и, возможно, происходят от них. С другой стороны, Хэй (Hay, 1898—1928) отрицал всякую возможность близости *Athcata* с морскими черепахами, утверждая, что первые являются очень древней группой, произошедшей от «*Prochelonias*» не позже перми или н. триаса, и, следовательно, должны противопоставляться всем остальным черепахам.

Таким образом, уже к началу нашего века выкристаллизовалось несколько принципиально различных точек зрения на классификацию черепах, которые почти без изменения дошли до наших дней:

1. Кожистые черепахи или образуют отдельную группу *Athcata*, противопоставляемую всем остальным черепахам, или рассматриваются наравне с другими современными морскими черепахами.

2. Примитивные мезозойские черепахи без специфических черт скрытошейных и бокошейных объединяются в подотряд *Amphichelydia* или распределяются среди этих двух групп.

3. Мягкокожие черепахи или рассматриваются наравне с другими современными морскими черепахами, или рассматриваются как бокошейные, несколько сближаясь с последними, или относятся к скрытошейным.

4. Морские черепахи выделяются из скрытошейных черепах в самостоятельную группу или рассматриваются среди них в ранге надсемейства (подотряда).

Ничего принципиально нового в дальнейшем предложено не было. Так, Бергунью (Berguignon, 1955) подразделяет черепах на три подотряда: *Athèques*, *Thecophores gymnodermes* (мягкокожие) и *Thecophores lepidermes* с двумя надсемействами: *Cryptodires* и *Pleurodires*. Амфихелиды распределены между скрытошейными и бокошейными, образуя соответственно группы *Protocryptodires* и *Protolepidodires*.

Несколько особняком стоит система Хюне (Huene, 1956). У этого автора все амфихелиды, кроме *Triassochelyidae*, включены в под-

отряд Pleurodira, рассматриваемый «на правах третьего семейства Cryptodira». Подотряд Trionychia рассматривается Хюне «на правах четвертого семейства Cryptodira».

Начиная с середины прошлого века богатые коллекции ископаемых черепах С. Америки обрабатывались Лейди (Leidy, 1851—1890), Копом (Cope, 1867—1899), Виллестоном (Williston, 1894—1908), Хэем (Hay, 1895—1930), Кэйзом (Case, 1898—1939), Ламбе (Lambe, 1901—1914), Гилмором (Gilmore, 1916—1946), Зангерлом (Zangerl, 1944—1960) и Уильямсом (Williams, 1950—1959). Особенно следует отметить сводку Хэя (Hay, 1908), в которой обобщен материал всех предшествующих работ.

Большой вклад в изучение ископаемых черепах З. Европы внесли Мейер (Meyer, 1837—1867), Оуэн (Owen, 1840—1888), Рютимейер (Rütimeyer, 1867—1873), Силли (Seeley, 1871—1881), Соваж (Sauvage, 1873—1902), Портис (Portis, 1878—1903), де Стефано (de Stefano, 1902—1917), Долло (Dollo, 1884—1925), Лидеккер (Lydekker, 1886—1910), Фраас (Fraas, 1899—1913), Йекель (Jaekel, 1902—1916), Хюммель (Hummel, 1927—1935) и многие другие. Во Франции с 1931 г. ископаемыми черепахами занимается Бергюньо (Bergougnoux, 1931—1958). По кайнозойским черепахам Венгрии, Румынии и Польши работали Салаи (Salai, 1930—1939), Симонеску, Макарович и Мильнарский (Mlynarsky, 1951—1959).

Фауна ископаемых черепах СССР изучена еще мало. Им посвящен ряд статей Рыбинина (1918—1948), Хозацкого (1944—1960), Кузнецова (1955—1960).

Большой интерес представляет фауна ископаемых черепах Центр. Азии. Часть материалов обработана Виманом (Wiman, 1930), Гилмором (Gilmore, 1931, 1934), Бин-Чжи (C. Ping, 1929, 1930), Ян Чжун-цзином (Young Chung-chien, 1950—1953), Чжоу Мин-ченем (Chow Minchen, 1954—1958), Татариновым (1959). Большая часть хранящегося в СССР материала из Монголии еще не обработана.

Общая характеристика и морфология

Черепахи образуют довольно однородную группу пресмыкающихся, характеризующуюся коротким и широким туловищем, обычно заключенным в костный панцирь, сращенный с отдельными элементами внутреннего скелета и часто покрытый роговыми щитками. Ребра приращены интервертебрально, тесно связаны с панцирем и охватывают снаружи пояса конечностей. Плечевой пояс характерного трехлучевого строения, без прокоракоида. Таз с

широкими тироидными окнами. Конечности с сильно сокращенным числом фаланг. Череп очень своеобразный, характеризующийся следующими чертами: лицевой отдел укорочен; наружные ноздри обычно слиты в одно непарное отверстие; глазницы большие; квадратные кости очень велики и прочно соединены с сильно разросшимися ушными капсулами, а также с крыловидными и чешуйчатыми костями; настоящие височные ямы отсутствуют (анасидный тип черепа), а их место занимают более или менее развитые задняя и иногда нижняя вырезки височной части крыши черепа; зубы утеряны и функционально замещены роговым клювом.

Череп довольно широкий, однако с выпуклой крышей и характерным верхнезатылочным гребнем (crista supraoccipitalis) (рис. 356). Укорочение лицевого отдела сопровождается частой утерей носовых и уменьшением предчелюстных костей; последние теряют свои восходящие отростки, в результате чего парные костные наружные ноздри обычно сливаются вместе в непарное отверстие, расположенное на самом конце рыла; лишь у некоторых мезозойских черепах (*Triassochelys*, *Kallokibotion*) ноздри еще парные. Носовые кости обычно отсутствуют у более прогрессивных форм, но амфиелидии, а также меловые морские черепахи (*Toxochelyidae*, *Protostegidae*, *Desmatochelyidae*) и некоторые бокошейные (*Chelyidae*) еще обладают ими. У большинства черепах предлобные кости соединяются по средней линии, но у некоторых амфиелидий (*Triassochelys*, *Kallokibotion*, *Eubaena*) они разделены носовыми и лобными костями, а у *Chelyidae* — отростками последних, идущими вперед, к ноздре.

У многих черепах предлобные кости посылают вниз нисходящие отростки, контактирующие с сошником, небными и челюстными костями, образуя переднюю стенку глазницы. Небно-боковое отверстие, обычно имеющееся между носовыми и челюстными костями — с одной стороны и нисходящими отростками предлобных костей — с другой стороны, подразделяют указанные отростки на две части: медиальную, соединяющуюся с сошником и внутренней порцией небных костей, и латеральную, контактирующую с челюстной костью и иногда — с наружной частью небных костей.

У некоторых трионирид (*Chitra*, некоторые *Cyclanorbis*) связь между предлобными костями и сошником утеряна, у других (*Lissemys*, некоторые *Cyclanorbis*) внутренняя часть нисходящего отростка рудиментарна. У бокошейных черепах внутренняя часть нисходящего

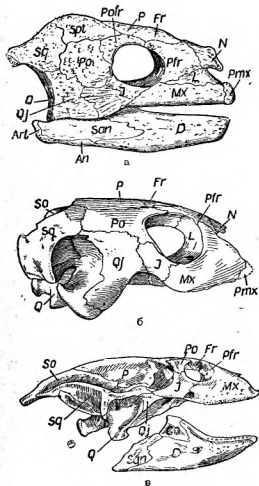


Рис. 356. Череп черепах сбоку:

а — *Triassochelys dux* Jachel, б — *Chisternon hebraicum* Core, в — *Trionyx triunguis* (Forsk.). Кости: Ан — угловая, Art — сочленовая, Со — венечная, ДЖ — зубная, Fr — лобная, J — скуловая, L — слезная, Mx — челюстная, N — носовая, P — теменная, Pfr — предлобная, Pmx — предчелюстная, Po — заглазничная, Pofr — заднелобная, Q — квадратная, Ql — квадратноскуловая, Spt — надугловая, Sq — переднелобная, Scn — надвисочная, Sq — чешуйчатая (а — Romer, 1956; б — Hay, 1966; в — Loveridge a. Williams, 1967)

отростка отсутствует или рудиментарна и никогда не касается ни сошника, ни небных костей.

Слезные кости обычно отсутствуют, будучи отмечены лишь у некоторых амфихий (*Triassochelys*, *Chisternon*, *Kalkobifon*) и в рудиментарном виде у *Podocnemis*. Septomaxillaria отсутствуют. Глазницы ограничены предлобными, челюстными, скуловыми, заглазничными и лобными костями, однако в ряде случаев последние не достигают края глазниц. У *Platysterninae* в край глазниц не входят также скуловые кости. В противоположность от-

носительно маленьким лобным костям, теменные очень велики и у всех, кроме *Dermochelyidae*, посылают вниз, впереди от выхода тройничного нерва и латерально к *vena capitis lateralis*, большие отростки, контактирующие с эпиптеригоидами у амфихий и скрытойшей черепаш, или в случае отсутствия последних — с крыловидными костями. Названные нисходящие отростки образуют вторичную костную стенку мозговой полости в глазнично-височной области, тогда как первичная стенка (*pila antotica*), представленная хрящом у эмбрионов и *Dermochelys*, редуцируется до соединительнотканной перепонки.

Теменного отверстия нет. Задние покровные элементы крыши черепа — таблитчатые и заднетеменные кости — отсутствуют у всех черепах. У *Triassochelys*, возможно, имелись еще самостоятельные заднелобные, заглазничные и надвисочные кости (рис. 356а), но у всех остальных форм первые две представлены единственным элементом, называемым дальше *postorbital*, а надвисочные кости исчезли. Височная часть крыши черепа, полная у наиболее примитивных черепах, в ходе эволюции подвергается значительной редукции (возможно, по тем же причинам, какими объясняется появление височных ям). Примитивно чешуйчатые кости контактируют с теменными, заглазничными и квадратноскуловыми у большинства амфихий. Задние вырезки образуются между чешуйчатыми и теменными костями, и их прогрессивное развитие приводит к утрате контакта чешуйчатых костей сначала с теменными (у большинства черепах — рис. 357б, в, г), а затем с заглазничными (у части *Emydinae*, у всех *Testudininae* и некоторых *Pelomedusidae* — рис. 357д, з, к) и, наконец, с квадратноскуловыми (у *Trionychidae*) (рис. 356). В результате образуются узкие заглазничные дуги, которые с редукцией и исчезновением заглазничных костей могут прерываться (некоторые *Kinixys* — рис. 357ж). В некоторых случаях задние вырезки вновь уменьшаются, а иногда и почти полностью исчезают в результате вторичного разрастания заглазничных костей: *Platysternum* (рис. 357б), *Chelonidae* (рис. 357а) и *Dermochelyidae*. Появление, кроме задних, нижних височных вырезок между скуловыми и квадратноскуловыми костями приводит к образованию узких «скуловых» дуг; у *Terrapene* (рис. 357е) квадратноскуловые кости исчезают, скуловые дуги прерываются, а обе височные вырезки сливаются друг с другом. Чрезвычайно сильное развитие нижних вырезок при недоразвитии задних наблюдается у *Chelyidae*; у них скуловые кости редуцируются, квадратноскуловые исчезают и обра-

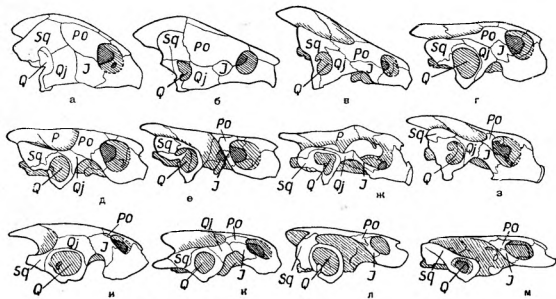


Рис. 357. Схема строения височной области крыши черепа членистоногих:

а — *Caretta*, б — *Platydereon*, в — *Chelydra*, г — *Pseudemys*, д — *Terrapene*, е — *Kinkajou*, з — *Testudo*, и — *Podocnemis*, к — *Pelucius*, л — *Empidura*, м — *Chelodina* (ж — Loveridge, Williams, 1957; *м — Boulenger, 1889; остальные — Romer, 1956)

зается узкая чешуйчато-теменная дуга (рис. 357л), исчезающая у *Chelodina* (рис. 357м).

У большинства членистоногих небо (рис. 358) почти плоское, но у *Testudininae* оно характерно сводчатое. Челюстные, предчелюстные и иногда небные кости образуют с каждой стороны различной ширины «альвеолярные» поверхности, при жизни покрытые роговым чехлом и иногда снабженные гребнями.

В исходном типе, представленном у амфилидий (рис. 358б), хорошо развитый непарный сошник разделяет небные кости и хоаны, помещенные далеко впереди. Между челюстными и небными костями обычно развиваются небные отверстия. Крыловидные кости широко контактируют по средней линии, будучи разделены лишь сзади базисфеноидом. Прочное соединение их с квадратными костями, базисфеноидом и основной затылочной костью привело к исчезновению интерптеригоидных ям и базиптеригоидных отростков и вызвало изменение хода ряда нервов и кровеносных сосудов, проходивших ранее в краниоквадратном проходе. Vena capitis lateralis продолжает вместе с VIII нервом идти по редуцированному краниоквадратному проходу; внутренняя сонная артерия, всегда лежащая несколько более вентрально, полностью изолирована от этого прохода и до места вхождения в базисфеноид идет открыто по нижней поверхности черепа; височная артерия (arteria temporalis, s. stape-

dialis) по-прежнему проходит через краниоквадратный проход, но место ее отхождения от внутренней сонной артерии смещено далеко назад, за пределы черепа. Однако у *Triassochelys* (рис. 358а) имеется типичная межптеригоидная впадина, разделяющая крыловидные кости, а квадратные ветви последних еще не образуют дна краниоквадратных проходов, вследствие чего отверстия для v. capitis lateralis, внутренней сонной артерии височной артерии, а также и fenestra ovalis открыты снизу (Parsons, Williams, 1961). Поперечная щель впереди от базисфеноида у *Meiolanidae* также, видимо, сравнима по положению с межптеригоидной ямой. Крыловидные кости несколько сужены в середине своей длины. Спереди они контактируют с сошником, небными и челюстными костями. Наружные крыловидные кости отсутствуют, но их остатки найдены у некоторых бокошейных членистоногих (*Phrynosops*, рис. 358е). Парасфеноид у всех членистоногих, кроме *Dermochelys*, в черепе которого остается много хряща, сращен с базисфеноидом в единое целое. Базисфеноид образует умеренно развитый dorsum sellae (см. рис. 360), а вентральная его часть вытягивается вперед в сужающийся спереди рострум, иногда несущий два параллельных гребня (окостенения или обызвествления трабекул), между которыми лежит гипофизарная яма. Тело базисфеноида в области гипофиза прободено парными каналами для

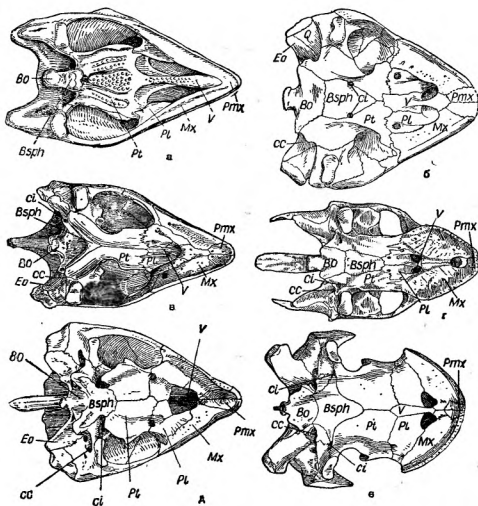


Рис. 358. Нёбо черепов:

а — *Triassoscheilus dux* Jaekel, б — *Chisternon hebraicum* Cope, в — *Chelonida mydas* (Linnaeus), г — *Triopnx tringus* (Forsk.), д — *Podocnemis traxaca* Spix, е — *Phrynosoma hirtit* (Duméril et Bibron); Bo — основная затылочная кость, Bsph — базисфеноид, Eo — боковая затылочная кость, Pt — небная кость, Pl — крыловидная кость, V — сошник, Cl — входное отверстие в канал для внутренней сонной артерии, cc — кавернозный канал. Остальные обозначения см. на рис. 356 (а — по Jaekel, 1915; б — Hay, 1905; в — Boulenger, 1889; г — Loveridge a. Williams, 1957; д, е — Boulenger, 1889)

внутренних сонных артерий, входные отверстия которых находятся в середине небной поверхности черепа — между базисфеноидом и крыловидными костями или в пределах одного базисфеноида.

Нёбо скрытошейных черепов выводится из этого примитивного типа. Входные отверстия внутренних сонных каналов смещены у них далеко назад в область затылка и значительные отрезки внутренних сонных артерий замыкаются в каналы между крыловидными костями и базисфеноидом; в некоторых случаях каналы формируются всецело за счет крыло-

видных костей. Этот процесс несколько аналогичен образованию вторичного нёба, подстилающего хоаны. Сами крыловидные кости у типичных скрытошейных черепов значительно сужены в середине своей длины, но у *Triopnochoidea*, особенно у *Chitra*, они очень широки на всем своем протяжении (рис. 358г) и разрастаются назад, соединяясь у некоторых форм с заднеушными костями. Базисфеноид у *Triopnochoidea* контактирует спереди с небными костями, широко разделяя крыловидные.

У части бокошейных черепов (*Pelomedusidae*, кроме *Bothremys*) сошник утерян, так что

хоаны не разделены костной перегородкой, или она образована за счет небных костей. Крыловидные кости сзади укорочены и не разделяют квадратные кости и базисфеноид (у *Chelus* их разделяют переднеушные кости), спереди же крыловидные кости сильно расширены и образуют характерные, направленные вверх отростки-крылья. Входные отверстия каналов внутренних сонных артерий лишь немного смещены назад и обычно находятся между базисфеноидом и крыловидными костями, недалеко от области гипофиза. Совершенно уникальны расширенные каналы внутренних сонных артерий черепах группы *Podocnemis* (рис. 358д).

Во многих линиях эволюции черепах отмечена тенденция к образованию вторичного неба. У многих форм оно образовано лишь небными отростками челюстных костей, часто с помощью сошника (*Emys*, *Testudo*). У современных морских черепах в формировании вторичного неба принимают участие небные кости (рис. 358в). Крайняя степень его развития отмечена у *Stereogenis* (*Pleurodira*), где вторичные хоаны расположены далеко позади глазниц. Сочленовные поверхности для нижней челюсти, выпуклые у скрытошейных и более или менее вогнутые у бокошейных черепах, помещаются далеко впереди от затылочного мыщелка и широко расставлены. Квадратные кости, имеющие у черепах очень сложную форму, прочно соединены со смежными костями (квадратноскуловыми, чешуйчатыми и ушными; у бокошейных черепах также с базисфеноидом, а у *Podocnemis* и с основной затылочной). У *Triassochelys* квадратная кость мало отличается от одноименного элемента котилозавров, будучи лишь слабо вогнута вдоль заднего края, образующего опору для барабанной перепонки. У всех послетриасовых черепах квадратная кость сильно изгибается, заключая слуховую косточку, лишенную всех отростков, в глубокий желоб (ушную вырезку), открытый снизу у более примитивных форм, или полностью замкнутый. Полость среднего уха, или барабанная полость, располагается всецело наружу от квадратной кости, в ее воронковидном углублении, к краю которого прикреплена барабанная перепонка. В формировании этой полости принимает участие и чешуйчатая кость, которая часто образует глубокий карман — *antitum squamosi* (чешуйчатая часть барабанной полости). Когда ушная вырезка замкнута, свстахиана труба проходит снаружи и позади квадратной кости, а у бокошейных черепах, *Kallikiboton*, *Meiolania* и *Niolamia* — в самой ушной вырезке (Romer, 1956).

Передние и задние ушные кости никогда не срашены друг с другом и с соседними костями.

Латеральная стенка ушных капсул характерно разрастается наружу, заключая височную артерию в вертикальный канал, лежащий между передней и задней ушными костями. Околозатылочный отросток ушной капсулы мощный. Ниже него проходит вперед кавернозный канал (*sinus cavernosus*), заключенный между

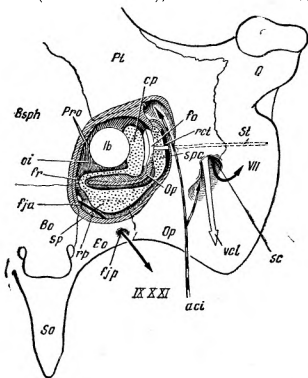


Рис. 359. Схема строения слуховой области черепа черепах (*Testudo*)

St — слуховая косточка, aci — внутренняя сонная артерия, sp — cisterna perilymphatica, fja — переднее временное отверстие, fjp — заднее временное отверстие, fo — овальное окно, закрытое расширенной подошмой stapes, fr — круглое окно, lb — перепончатый лабиринт, oi — полость внутреннего уха, rcl — recessus cavi tympani, rp — перилимфатическая камера, sc — sinus cavernosus, sp — sacculus perilymphaticus, spc — перикапсулярный синус, vcl — боковая вена головы; VII, IX, XI — соответствующие головные нервы. Остальные обозначения см. на рис. 356 и 358

переднеушной костью — сверху, крыловидной — изнутри и сбоку и квадратной — снаружи. Кавернозный канал соответствует модифицированному краниоквадратному проходу других пресмыкающихся (рис. 359). Через него назад идут боковая головная вена (*v. capitis lateralis*) и нижнечелюстная ветвь VII нерва, а вперед — небная ветвь VII нерва. Височная артерия также входит в кавернозный канал, огибает слуховую косточку снизу и спереди и направляется вверх в уже упомянутый канал между ушными костями.

Характерной особенностью внутреннего уха черепах является образование мешковидного выпячивания перилимфатического протока, выходящего через круглое окно ушной капсулы и заполняющего особые камеры — перилимфатическую (recessus perilymphaticus), расположенную позади ушной капсулы непосредственно за круглым окном, и так называемый recessus cavi tympani, прилегающий к ушной капсуле снаружи и сообщающийся медиально с кавернозным каналом (рис. 359). Слуховая

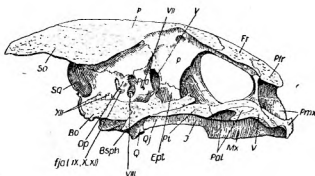


Рис. 360. Поперечный разрез черепа *Chelonia mydas* (Linnaeus)

Pal — небная; Op — заднеушная; Pre — переднеушная; Ept — эпителиотид. Остальные обозначения см. на рис. 356, 358 и 359 (по Gregory, 1946 и Bergoulioux, 1955)

косточка, проходя через барабанную полость, пересекает кавернозный канал и recessus cavi tympani и своей расширенной подошвой закрывает овальное окно ушной капсулы. Расширенную часть перилимфатического протока, заключенную в перилимфатическую камеру, называют sacculus perilymphaticus, а часть, заполняющую recessus cavi tympani — перикапсулярным синусом (sinus pericapsularis). Через перилимфатическую камеру проходят также IX, X и XI черепномозговые нервы, проникающие в нее через переднее яремное отверстие (foramen jugularis anterior), а затем выходящие наружу через заднее яремное отверстие (foramen jugularis posterior); IX нерв может иметь самостоятельное выходное отверстие.

Верхнезатылочная кость хорошо развита и образует крышу и частично — боковые стенки ушной области мозгового короба (рис. 360). Медиальная стенка ушной капсулы окостеневает различно. Обычно между передней и задней ушными костями сохраняется более или менее обширная хрящевая зона, верхняя часть которой пронизана отверстием эндолимфатического протока; в случае более полного окостенения это отверстие находится в нисходящей части верхнезатылочной кости. Перед-

неушная кость у своего основания прободена отверстием для VII нерва, ведущим в канал, связанный с sinus cavernosus. Рядом, но несколько выше и позади, расположены еще два отверстия для VIII нерва. Иногда все три отверстия помещаются в более или менее глубокой впадине. В зависимости от степени окостенения заднеушная кость иногда лишь очень слабо участвует в образовании внутренней стенки ушной капсулы, и в некоторых случаях она вообще не выходит в мозговую полость.

Затылочный мышцелок у большинства черепах, в отличие от обычных пресмыкающихся, образуется главным образом за счет боковых затылочных костей, но у более примитивных форм основную роль в его формировании играет основная затылочная кость, входящая в таком случае в край затылочного отверстия.

Симфиз нижней челюсти образуется исключительно зубными костями; ветви ее широко расставлены. Венечный отросток обычно низкий, но у Trionychoidea и некоторых Emydinae он высокий. Засочленовый отросток имеется только у Trionychoidea. Большие пластинчатые кости отмечены лишь у Triassochelys. У всех остальных черепах их нет вообще, или они представлены небольшими, по-разному интерпретируемыми рудиментами. Зубные кости занимают большую часть наружной поверхности нижней челюсти (рис. 356) и образуют сверху альвеолярную поверхность нижней челюсти, при жизни покрытую роговым клювом. Иногда в образовании альвеолярной поверхности принимают участие и треугольные венечные кости, занимающие большую часть внутренней и иногда часть внешней поверхности венечного отростка. Область, образуемая надугловыми костями, сильно сокращена. Задняя половина внутренней поверхности челюсти образована большими предсочленовыми, а снизу — угловыми костями, причем последние заходят несколько и на наружную поверхность челюсти. Сочленовые кости прикрыты со всех сторон покровными костями (угловыми, надугловыми и предсочленовыми) и обычно видны лишь в области челюстного сочленения. Иногда в образовании сочленовых поверхностей принимают небольшие участие и надугловые кости (у Cheloniidae, Trionychoidea и некоторых других).

Наличие у черепах панциря определяет неподвижность части позвоночного столба. Подвижны лишь хвостовой отдел и особенно шейный, состоящий, как правило, из восьми позвонков. Только у Triassochelys остистый отросток VIII позвонка сращен с загривковой пластинкой, так что этот позвонок функционально равнозначен позвонкам спинного отдела.

Шея черепах обычно относительно короткая (особенно у амфихелидий и, возможно, вторично — у морских черепах), но чрезвычайно удлинена у ряда бокошейных черепах (Chelyidae), у Trionychoidea и некоторых других. Плевроцентр первого позвонка не сращен с целым эпистрофея, а образует, хотя и слабый, вогнуто-выпуклый сустав с ним, причем в формировании сустава может участвовать и гипоцентр второго позвонка. В исходном типе, сохраненном у большинства скрытошейных черепах, — элементы первого позвонка — нервная дуга, гипоцентр и плевроцентр — остаются раздельными. У бокошейных черепах и Trionychoidea плевроцентр прочно сращен с остальными элементами позвонка, так что атлант внешне становится похожим на все последующие шейные позвонки.

Второй — седьмой шейные позвонки *Triasochelys* имеют короткие амфицельные тела, сравнительно высокие остистые отростки и двухголовчатые ребра. В ходе эволюции черепах в послетриасовое время происходило удлинение тел позвонков, развитие настоящих суставов между ними и преобразование сочленовных отростков в связи с разным типом изгибания шеи (Williams, 1950). У большинства амфихелидий шейные позвонки еще короткие, но остистые отростки заметно редуцированы и сохраняются лишь на последних позвонках в виде низкого продольного гребня. Свободные шейные ребра исчезают, а их рудименты прирастают к умеренно развитым поперечным отросткам. Большинство юрских и нижнемеловых черепах еще имело амфицельные тела, но, возможно, при жизни некоторые позвонки были снабжены хрящевыми, плоскими или даже выпуклыми сочленовными поверхностями. Начиная с Baenoidea, все шейные позвонки имеют хорошо сформированные суставы. У большинства амфихелидий подвижность шеи невелика, и вряд ли она могла втягиваться под панцирь, но у Baenoidea, возможно, шея уже сгибалась в вертикальной плоскости, хотя и в очень ограниченных пределах. Фиксации движений в определенных суставах у Baenoidea еще нет, чем, видимо, и объясняется большое разнообразие типов сочленения шейных позвонков в этой группе. У *Baena* и *Chisternon* четвертый шейный позвонко амфицельный, лежащий впереди него — опистоцельные, а позади — прощельные. У *Macrobaena*, *Meiolania* и *Neurankylus* четвертый шейный позвонко, а у последнего и восьмой — двояковыпуклые. Задние сочленовные отростки юрских амфихелидий более или менее сближены, но никогда не бываю сращены друг с другом. У Baenoidea они широко расставлены, как и у Cryptodira.

С приобретением двух различных типов сгибания шеи, присущих бокошейным и скрытошейным черепахам, происходит строгая фиксация «основных» суставов, около которых происходит движение в горизонтальной или вертикальной плоскости. В обоих случаях эти суставы лежат между пятым и шестым шейными и восьмым шейным и первым спинным позвонками. Вместе с тем типы сочленений шейных позвонков становятся более или менее

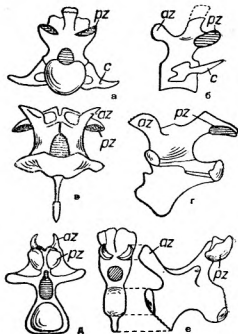


Рис. 361. VII шейный позвонко черепах:

а, б — шейный позвонко *Triasochelys dux* Mäkel спереди и сбоку; в, г — шейный позвонко *Macrochelys temminckii* (Troost) спереди и сбоку; д, е — шейный позвонко *Chelus fimbriata* Садли, спереди и сбоку; аз — передний сочленовный отросток, с — свободное шейное ребро, pz — задний сочленовный отросток (Gregory, 1946)

постоянными в крупных группах (семействах) черепах.

У Cryptodira несколько суставов в задней половине шеи обычно становятся «двойными», при этом суставная поверхность позвонка образована из двух лежащих бок о бок выпуклостей, которым на смежном позвонке соответствует пара впадин. Такой сустав препятствует движению в горизонтальной плоскости, в связи с чем у бокошейных черепах этих суставов никогда не бывает. Задние сочленовные отростки бокошейных черепах резко сближены и в большинстве случаев слиты вместе и помещены высоко над телом позвонка (рис. 361).

Поперечные отростки хорошо развиты. Остистые отростки в задней части шеи сравнительно высокие. У скрытошейных черепах задние сочленовные отростки, наоборот, широко расставлены и обычно расположены невысоко над телом позвонка, а поперечные отростки, как правило, рудиментарны. Остистые отростки на всем протяжении шеи низкие. Удлинение тел шейных позвонков идет в обоих подотрядах. У морских черепах (*Cheloniidae*, *Dermochelyidae*) позвонки, видимо, вторично — короткие.

У всех черепах 10 спинных позвонков, по, как уже указывалось, у *Triassochelys* их фактически 11. Неподвижность спинного отдела позвоночного столба во многом определяет форму составляющих его позвонков: амфицельные тела их тонки и удлинены (как крайний случай — наземные черепахи) сочленовные отростки отсутствуют. Первый спинной позвонок лежит под загривковой пластинкой, плотно к ней прилежит, но не сращен. Он имеет сильно развитые передние сочленовные отростки и несет направленную вперед и вентрально (у скрытошейных) и вперед (у бокошейных черепах) сочленовную фасетку для восьмого шейного позвонка (у *Trionychidae* восьмой шейный и первый спинной позвонки соединены только сочленовными отростками, чрезвычайно сильно развитыми). Тело его, в отличие от остальных спинных позвонков, как правило, короткое и широкое (исключения *Testudo molensis*). Второй — девятый спинные позвонки сращены своими остистыми отростками с соответствующими невральными пластинками карапакса. Десятый позвонок лежит под первой надхвостовой пластинкой, но не сращен с ней. Тела двух последних спинных позвонков значительно короче, чем у всех остальных, и могут быть снабжены слабо развитыми сочленовными отростками. Так называемые «остистые» отростки спинных позвонков, возможно, представляют собой нисходящие отростки невральных пластинок. Они широкие и тонкие и соединены вместе на всем протяжении, оставляя лишь отверстия для выхода спинномозговых нервов и кровеносных сосудов.

В крестце у черепах два позвонка; первично они амфицельные, но у более прогрессивных форм — процельные. Сочленовные отростки их хорошо развиты, хотя сами позвонки сращены друг с другом. Крестцовые позвонки лежат под надхвостовыми пластинками, но не сращены с ними. Короткие и крепкие крестцовые ребра, особенно сильные у первого крестцового позвонка, снабжены широкой головкой, сочлененной с фасеткой на позвонках, образованной как телом позвонка, так и его невраль-

ной дугой. У бокошейных черепах крестцовые ребра рудиментарны в связи со сращением таза с карапаксом. В редких случаях первый хвостовой позвонок (еще реже первый и второй) включен в состав крестцового отдела. У *Eunotosaurus* был, видимо, один крестцовый позвонок.

Число хвостовых позвонков различно. У большинства черепах хвост сильно редуцирован (в среднем 18 позвонков), однако у некоторых пресноводных черепах хвост длинный и состоит из 25—30 позвонков. Сочленовные отростки хвостовых позвонков хорошо развиты, но остистые отростки очень низкие. Поперечные отростки, образовавшиеся за счет приращения к позвонкам хвостовых ребер, хорошо развиты. Прimitивно позвонки амфицельные, у большинства современных форм — процельные, у *Chelydridae* — опистоцельные, у *Platyterion* — передние — опистоцельные, задние — процельные. У *Baenoidae* хвостовые позвонки опистоцельные или могут спереди быть процельными, а сзади — опистоцельными, с одним промежуточным амфицельным позвонком (*Macrobaena*). Гематофизы часто отсутствуют у современных форм, но хорошо развиты у *Chelydridae*.

Ребра у древних черепах располагались на всем протяжении позвоночного столба до основания хвоста (*Triassochelys*). Типичные спинные ребра одностолчатые и отходят от позвоночника спереди интер-, а сзади интравертебрально. Восемь пар ребер, принадлежащих второму — девятому спинным позвонкам, сращены с реберными пластинками карапакса; дистальные концы их входят в ямки на краевых пластинках панциря (за исключением *Testudininae*), а в случае утери последних свободно выступают за край карапакса (*Trionychidae*). С редуцией реберных пластинок у водных форм дистальные части ребер становятся хорошо видимыми сверху (у *Archelon* почти, а у *Dermochelys* даже на всем протяжении). Ребра первого спинного позвонка короткие, тонкие. Они прилегают ко второй паре ребер, но не сращены с ней. Ребра девятого позвонка могут участвовать в формировании девятой пары реберных пластинок (как у некоторых амфихелидий) или идут к восьмым реберным пластинкам в виде коротких палочковидных элементов, к которым частично могут прикрепляться подвздошные кости таза. Иногда эти ребра могут функционировать как крестцовые. У бокошейных черепах, настоящие крестцовые ребра которых редуцируются, ребра двух последних спинных позвонков сильно развиты и могут контактировать с подвздошными костями таза. Связь с тазом

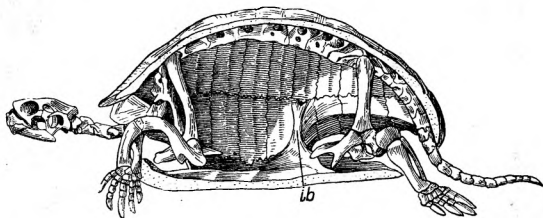


Рис. 362. Скелет черепахи (*Testudo*) на поперечном разрезе.

lb — паховая подпорка (по Брэму, 1914)

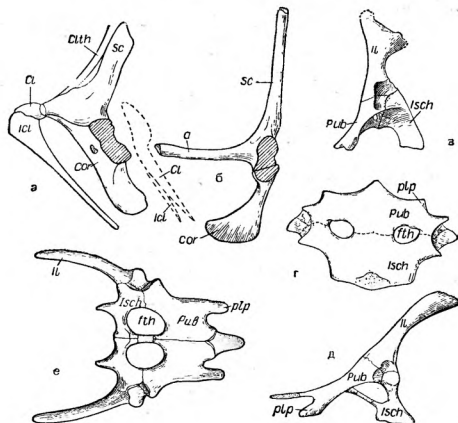


Рис. 363. Плечевой пояс и таз черепах:

а — плечевой пояс *Triassochelys*; б — плечевой пояс *Chelydra*; таз *Triassochelys*: в — сбоку, г — снизу; таз *Chelydra*: д — сбоку, е — снизу.
Cl — ключица, *Clth* — клейтрум, *Cor* — кораконд, *Icl* — межключица, *Il* — подвздошная кость, *Isch* — седалищная кость, *Pub* — лобковая кость, *Se* — акромий, *fth* — тироидное окно, *plp* — боковой отросток лобковой кости

может сохранять и первая пара настоящих крестцовых ребер. Хвостовые ребра одноголовчатые и сращены с позвонками, образуя «поперечные» отростки. У *Eunotosaurus* 10 пар спинных ребер и одна пара крепких крестцовых ребер. Восемь пар спинных ребер сильно расширены и образуют некоторое подобие панциря.

Характерной особенностью черепах является положение поясов конечностей не снаружи от ребер, как у всех остальных тетрапод, а под ними. У эмбрионов положение поясов нормальное, но в ходе индивидуального развития карапакс разрастается и заключает их внутри панциря. Заклочение тела черепах в костный панцирь (рис. 362) привело к чрезвычайной специализации их походки и соответственно вызвало большие преобразования в строении поясов и самих конечностей. Особенной модификации подвергается плечевой пояс (рис. 363 а и б). Вторичный плечевой пояс сильно редуцирован. Маленький Т-образный килеитрум сохраняется только у триасовых форм. Межключица и ключицы известны в качестве самостоятельных элементов лишь у *Eunotosaurus*, у всех же настоящих черепах они включены в пластрон, плотно срастаясь соответственно с энтопластроном и с эпипластроном; у *Triassochelys* на внутренней поверхности брюшного щита еще ясно различаются их очертания, а межключица сохраняет свою характерную форму. Первичный плечевой пояс *Triassochelys* относительно примитивный. Коракоид имеет пластинчатую форму и прободен отверстием для коракоидного нерва. Лопатка довольно широкая, короткая, массивная. Акромион короткий, широкий у основания. Форма сочленовных ямы напоминает винтообразно изогнутую сочленовную яму котилозавров. Плечевой пояс *Eunotosaurus* также был пластинчатым. У всех послетриасовых черепах первичный плечевой пояс приобретает характерное трехлучевое строение. Узкая столбовидная лопатка, ориентированная вертикально и слегка наклоненная верхним концом вперед и внутрь, несет в своей нижней части длинный акромияльный отросток, направленный вперед и внутрь к эпипластроу, к которому он прикреплен связками; верхний конец лопатки соединен связками с первой реберной пластинкой карапакса. Коракоид обычно также является столбчатой костью, которая от сочленовной ямы идет внутрь и назад и связками соединена с энтопластроном. В ряде случаев, однако, дистальная часть коракоида сильно расширена, или весь коракоид приобретает секировидную форму (*Trionychidae*). Длина его значительно варьирует, будучи наибольшей у некоторых

морских черепах. Коракоидное отверстие у всех послетриасовых форм отсутствует. Сочленовная яма овальная; ее большая часть, обращенная наружу, вниз и назад, образована лопаткой, а меньшая, обращенная наружу, вверх и вперед, — коракоидом. В некоторых случаях сочленовная область лопатки отделена более или менее ясным сужением — шейкой от акромияльной и собственно лопаточной частей.

Существует мнение, что акромияльный отросток черепах соответствует прокоракоиду других пресмыкающихся. Взгляд этот основывается главным образом на отсутствии прокоракоида у черепах в виде самостоятельного элемента и на его частом присутствии у некоторых котилозавров, хотя у *Diadecloidea*, от которых, может быть, произошли черепахи, прокоракоида не было. Однако эмбриональное развитие акромияльного отростка вряд ли оставляет сомнения в собственно лопаточном его происхождении: следуя за ключицей в ее перемещении вниз и вперед, акромияльная часть лопатки, всегда контактирующая с ключицей, удлиняется и образует характерный рогаобразный выступ.

Тазовый пояс (рис. 363 в — е) значительно меньше отличается от своего исходного котилозаврового типа, чем плечевой пояс. У *Eunotosaurus* ventральная часть таза пластинчатая, без тироидных окон; у *Triassochelys* последние еще маленькие. У всех черепах закрывающиеся отверстия слиты с тироидными окнами. Сочленовные ямы полусферической формы. Подвздошные кости направлены вверх и обычно назад; нормально они длинные и узкие; их верхний конец слегка расширен и сочленен с крестцовыми ребрами. У бокошейных черепах они плотно сращены с карапаксом и обычно теряют связь с крестцом. Лобковые и седалищные кости от сочленовных ямы направляются внутрь и слегка вниз к симфизу, так что лобково-седалищная пластинка лежит почти в горизонтальной плоскости. У *Triassochelys* лобковые и седалищные кости почти равной величины, но у большинства черепах первые значительно шире. Латеральные отростки лобковых костей обычно очень хорошо развиты, широкие и длинные. Седалищные кости снабжены аналогичными отростками, но меньшими по размеру; у морских черепах они могут даже отсутствовать. И лобковые, и седалищные латеральные отростки опираются на ксифипластроны; у бокошейных черепах и некоторых амфихий они сращены с пластроном. В тазовом симфизе эмбрионально всегда находится непрерывный хрящ, выступающий вперед в *epirubis*, иногда очень большой, и назад в виде маленького *hypoischium*. Степень

окостенения таза сильно варьирует в разных группах. У взрослых лооковые и седалищные кости могут соединяться в симфизе или оставаться разделенными хрящом. Иногда окостеневают и epipubis. Тироидные окла разделены или костью (многие Testudinidae, включая всех Testudininae), или хрящом, или даже только связкой (Trionyuchoidea).

Ограничение подвижности проподиев конечностей пределами сравнительно небольших подмышечных или паховых вырезок панциря привело к изменению положения конечностей — к выработке у черепах особого типа локомоции. Плечо у черепах направлено вперед и вверх, так что его дистальный конец помещается выше уровня сочленовной впадины. В результате изменения положения плеча локоть стал обращенным не назад, как у большинства пресмыкающихся, а вперед; обе кости предплечья у наземных черепах оказались расположенными почти в сагиттальной плоскости, причем локтевая кость — впереди от лучевой, а ладонная сторона кисти повернулась наружу. Опирается передняя конечность лишь на концы пальцев. При движении животного дистальный конец описывает небольшую дугу (в пределах 45—60°) в горизонтальной плоскости. Небольшой размах движения плеча и обуславливает в первую очередь малую скорость передвижения черепах. В фазе отталкивания (пропульсивная фаза) происходят ретракция плеча с ограниченным сгибанием конечности в локте и незначительный перенос точки опоры от преаксиального края лапы (первый палец) к постаксиальному. Протракция плеча с одновременным разгибанием в локтевом суставе возвращает переднюю конечность в исходное положение (восстановительная фаза). Никакого движения между элементами запястья и отдельными пальцами у наземных черепах не происходит.

У полуводных черепах (Emyidae и др.) движение плеча более свободно. Значительными становятся вращательные движения как плеча, так и костей предплечья. Последние лежат в более фронтальной плоскости, так что при некоторой подвижности в запястье лапа опирается на суббрат ладонной поверхностью. Будучи хорошо приспособленными для плавания, в частности благодаря перепонкам между пальцами, конечности пресноводных черепах обеспечивают им и на суше большую скорость передвижения, чем у настоящих наземных черепах¹.

¹ Скорость передвижения двух видов американских водных черепах р. *Copherus* не превышает 0,55—0,65 км/час, тогда как пресноводная черепаха *Pseudemys* передвигается по суше со скоростью около 2 км/час.

У морских черепах и плечо, и предплечье располагаются в горизонтальной плоскости, но кости предплечья перекрещиваются, как и у типичных наземных тетрапод. Однако в связи с тем, что локоть у морских черепах обращен вперед, у них в проксимальной части предплечья локтевая кость находится снаружи, лучевая — внутри, а в дистальной — наоборот, тогда как ладонная поверхность обращена не вниз, а вверх. Движения в запястье и в пясти очень ограничены, и вся конечность превращена в мощный всесообразный плавник. При передвижении по суше морские черепахи опираются на плечо и на проксимальный край плавника.

Своеобразие движений передней конечности заметно отражается на строении ее скелета и в первую очередь на плечевой кости.

У наземных черепах это сигмоидально изогнутая кость с полусферической проксимальной головкой, помещенной почти перпендикулярно к длинной оси кости и обращенной прямо вверх (рис. 364б). Проксимальная часть плеча несет два хорошо развитых отростка, или гребня, имеющиеся и у других тетрапод: медиальный, или локтевой, расположенный на постаксиальном крае, и латеральный, или лучевой, — на преаксиальном крае; латеральный гребень называют также дельтопекторальным. Медиальный отросток направлен вниз и наружу, а латеральный — прямо вниз; оба отростка разделены глубокой ямой. Медиальный отросток служит для прикрепления мышц — ретракторов плеча. Крайнее переднее положение в конце восстановительной фазы локомоторного цикла требует чрезвычайного развития этого отростка для эффективного действия ретракторов, играющих главную роль при отталкивании и движении животного вперед. Латеральный отросток значительно меньше медиального. Сигмоидальный изгиб плечевой кости, наиболее сильно выраженный у наземных черепах, делает ее дорсальную экстензорную поверхность выпуклой на большом протяжении. Дистальная часть плечевой кости прободена эктэпикондильным отверстием. Энтэпикондильное отверстие у черепах нет.

У морских черепах плечевая кость лежит почти в горизонтальной плоскости; морфологически дорсальная сторона ее значительно повернута вперед. В связи с этим проксимальная сочленовная головка расположена почти терминально, менее ясно отграничена от стержня плеча и составляет с ним значительно меньший угол, чем у наземных черепах. Тело

Морские черепахи рода *Chelonia* при плавании развивают скорость в 2,6 км/час. (Oliver, 1955).

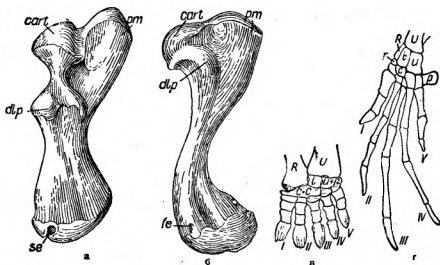


Рис. 364. Скелет передней конечности черепах:

а — правая плечевая кость *Chelonia* снизу; б — правая плечевая кость *Testudo* снизу; в — скелет левой кисти *Caretta*.
R — лучевая кость, *U* — локтевая кость, *s* — centrale, *cart* — проксимальная сочленовная головка плеча, *dlp* — латеральный или дельто-пекторальный отросток плеча, *fe* — эктэпикондильярное отверстие, *i* — intermedium, *p* — os pisiforme, *pm* — медиальный отросток плеча, *r* — radiale, *se* — эктэпикондильярный жолоб, *u* — ulnate (а, б — Gregory, 1946; в, г — Romer, 1956)

кости почти не изогнуто и сильно уплощено дорсовентрально (рис. 364б); дистальная часть ее расширена больше, чем у наземных форм, а эктэпикондильярное отверстие преобразовано в открытый жолоб. Латеральный отросток перемещен более дистально и заметно увеличен, достигая крайних размеров у *Dermochelys*. Очевидно, у морских черепах это связано с большой ролью вращательных движений плеча при плавании.

Предплечье черепах варьирует в своих относительных размерах, будучи наименьшим у морских форм. Локтевой отросток развит слабо. Обе кости несколько уплощены, особенно у морских черепах. Лучевая кость расширена дорсально больше, чем обычно у тетрапод. Более или менее полное отсутствие движений в кисти приводит к сильному сокращению числа элементов запястья. У эмбрионов можно наблюдать 11 обычных элементов, из которых у неморских форм редуцируется и срастается с *ulnate* или совсем исчезает гороховидная косточка (*os pisiforme*), исчезает *radiale*, а две *centralia* сливаются в одну (рис. 364в). Метакарпалии обычно короткие, особенно у наземных черепах. У морских форм запястье расчленено более полно, гороховидная косточка очень велика, а *radiale*, хотя и сравнительно небольшое, сохраняется (рис. 364г). Метакарпалии и особенно фаланги пальцев сильно удлинены,

образуя хорошую основу для веслообразного плавника. Для морских черепах характерно также отсутствие хорошо сформированных сочленовных поверхностей на фалангах. Фаланговая формула в передней конечности обычно 2, 3, 3, 3, 3, но у *Trionychidae* 2, 3, 3, 6, 4 (3) (некоторая гипердактилия), а у некоторых наземных черепах 2, 2, 2, 2, 2. У большинства черепах когти имеются, но у более специализированных морских форм (*Protostegidae*) они исчезают, а у других сокращаются в числе.

Задние конечности менее модифицированы, чем передние; движения бедра очень ограничены и происходят в почти горизонтальной плоскости. Колено обращено вперед, большая берцовая кость лежит впереди малой берцовой; опирается задняя лапа не только на концы пальцев, но и на подоживенную поверхность стопы. Между костями предплюсны и плюсны имеется ограниченная подвижность. У морских черепах подошвенная поверхность обращена вниз и назад. Роль вращательных движений бедра, как и плеча, повышена. Подвижность в голеностопном суставе весьма ограничена.

Бедренная кость черепах является крепкой, несколько изогнутой костью с полусферической проксимальной головкой, выступающей дорсально почти под прямым углом к длинной оси кости (рис. 365а). Так как вертлуж-

ная впадина таза обращена назад, наружу и вниз, бедренная кость в среднем положении направлена несколько вверх, а ее морфологически дорсальная поверхность обращена вперед и вверх. Головка отделена заметной шейкой от стержня кости. На ventральной поверхности проксимальной части бедренной кости имеются два сильно конвергирующих дистально гребня — трохантера, первично разделенных глубокой интертрохантерной ямой (рис. 365 б). Один из них, более медиальный, или передний по положению, соответствует внутреннему трохантеру других низших тетрапод; второй, несколько больший по размеру и иногда называемый «большим трохантером», по-видимому, сравним с задней ветвью Y-образной системы аддукторных гребней примитивных тетрапод. Присутствие этих двух гребней, разделенных ямой, и наличие полусферической головки делают бедренную кость очень похожей на плечевую. Четвертый трохантер, в связи с сильной редукцией хвоста и слабым развитием *mm. caudi-femorales*, отсутствует.

У морских черепах бедренная кость становится шире и короче. Трохантеры развиты слабее, а их соединение дистально приводит к резкому сокращению интертрохантерной ямы.

До некоторой степени аналогичное явление наблюдается у Testudinidae с относительно короткими и сильными конечностями; у собственно наземных черепах оба трохантера полностью слиты друг с другом и интертрохантерная яма практически отсутствует (рис. 365 г).

Кости голени мало отличаются у черепах от исходного — котилозаврового — типа. Большая берцовая кость крепкая, с широкой, треугольной в поперечном сечении головкой и с низким кнемальным гребнем. Дистальный конец имеет выемку для сочленения с соответствующим проксимальным элементом предплюсны. Малая берцовая кость относительно уже и слабее, но ее дистальный конец заметно расширен. У морских черепах кости голени сильно уплощены, а у *Dermochelys* укорочены, как и бедренная кость.

У большинства черепах оба проксимальных элемента предплюсны сращены друг с другом (рис. 365е), однако у морских форм при значительно меньшей степени окостенения элементов предплюсны последние остаются раздельными (рис. 365д). Центральная кость стопы обычно отсутствует, но у бокошейных черепах и Chelydridae отмечен ее рудимент, прирастающий к единому проксимальному элементу. Обычно имеются четыре *tarsalia distalia*, но у морских форм две последние часто сращены. Пятая *tarsale distale* сращена с пятой

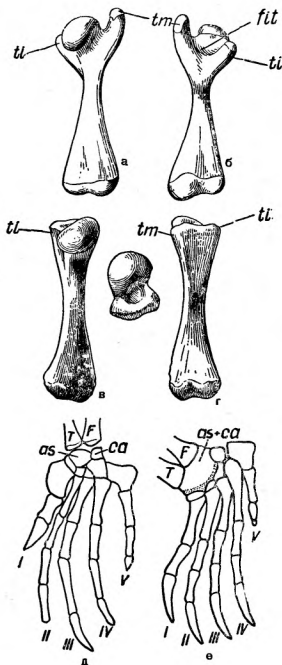


Рис. 365. Скелет левой задней конечности черепах: а — бедренная кость *Trionyx* сверху и (б) снизу; в — бедренная кость *Testudo* сверху и (г) снизу; д — скелет стопы *Chrysemys*; е — скелет стопы *Chrysemys*. Т — большая берцовая кость, F — малая берцовая кость; as — astragalus, ca — calcaneus, fit — интертрохантерная яма, tl — внутренний трохантер, tm — «большой» трохантер (а, б, д, е — Romer, 1956)

metatarsale. Движения стопы черепах происходят в мезотарзальном суставе. Число фаланг обычно уменьшено до 2, 3, 3, 3, 3 с вариациями от 2, 3, 3, 4 (5), 3 (4, 5, 6) у Trionychidae, до 2, 2, 2, 2, 2 у наземных черепах. У водных форм, особенно морских, фаланги значительно удлинены.

Панцирь черепах имеет большое отверстие спереди для головы и передних конечностей и такое же — сзади для задних конечностей и хвоста. Панцирь состоит из двух частей: верхнего — спинного, обычно более или менее овального и куполообразного щита — карапакса и плоского брюшного — пластрона. Карапакс срашен с остистыми отростками спинных позвонков и ребрами, а изредка и с подвздошными костями. Пластрон, в свою очередь, контактирует с поясными конечностей, а у бокошейных черепах, где таз срашен с ним, несет на своей внутренней поверхности две пары сильных шероховатостей — рубцов. У некоторых амфихийидий в пластроне имеются заметные углубления, куда входят латеральные отростки лобковых и седалищных костей.

Карапакс (рис. 366а) обычно состоит из следующих костей. По средней линии идет ряд непарных пластинок, первая из которых называется загривковой (nuchale); за нею следуют обычно восемь невральных (neuralia), сросшихся с остистыми отростками спинных позвонков, и одна — три надхвостовых (supurgalia) пластинок; последняя пластинка носит название хвостовой (pygale). По обе стороны от медиального ряда расположена серия парных реберных пластинок (costalia или pleuralia), сросшихся с ребрами, обычно также в числе восьми. Наружный край карапакса образован 11 парами краевых пластинок (marginalia или peripheralia). У большинства черепах карапакс покрыт роговыми щитками, границы между которыми отмечены бороздками на костных пластинках. Среди них различают медиальный ряд из загривкового (nuchale) и обычно пяти позвоночных (vertebralia) щитков. С обеих сторон от медиального ряда, над реберными пластинками лежат четыре (реже пять) пары реберных щитков (costalia). По краю расположены обычно 12 пар краевых щитков (marginalia). Иногда последняя пара краевых щитков срастается в один непарный хвостовой щиток (pygale).

В ряде случаев имеются дополнительные костные пластинки и роговые щитки. У *Chisternon* (рис. 366б), *Boremys* и некоторых других черепах перед первой невральной пластинкой расположена предневральная пластинка (pre-neurale). У *Triassochelys*, *Macroclemys* и *Bore-*

mys между краевыми и реберными щитками помещается серия дополнительных надкраевых щитков (supramarginalia). У *Proganochelys* надкраевые щитки сохраняются только спереди и сзади. У *Baena* в передней части карапакса имеются маленькие дополнительные краевые щитки. Иногда встречается дополнительная пара реберных пластинок или щитков.

Пластрон (рис. 366в) обычно состоит из девяти костных пластинок — непарного энтопластрона (entoplastron) и лежащих впереди него парных эпипластронов (epiplastra) и сзади тоже парных гио- (hyo-) и гипо- (hypo-) и ксифипластронов (xiphiplastra). Энтопластрон в некоторых случаях может отсутствовать. У большинства амфихийидий и *Pelusios* между гио- и гипопластрономы располагается дополнительная пара (а у *Proterochersis* даже две) костей — мезопластронов (mesoplastra). У *Pelomedusidae* (кроме *Pelusios*) мезопластроны не контактируют по средней линии и лежат в области так называемых «мостов» — суженных латеральных частей пластрона, которые соединяют его с карапаксом. Передняя и задняя выемки в панцире, ограниченные краями карапакса и пластрона и мостом, получили названия подмышечной и паховой вырезок (incisurae axillaris et inguinalis). Примерно от середины латерального края гио- и гипопластрона вверх поднимаются более или менее крепкие и длинные отростки, контактирующие с карапаксом, — подмышечные и паховые подпорки (рис. 362). Пластрон обычно покрыт следующими парными роговыми щитками: горловыми (gularia), плечевыми (humeralia), грудными (pectoralia), брюшными (abdominalia), бедренными (femoralia) и анальными (analial). Область мостов у амфихийидий и *Dermatemididae* покрыта серией из трех — пяти подкраевых щитков (inframarginalia), от которых у более прогрессивных черепах сохраняются лишь самый передний — подмышечный (axillare) и самый задний — паховой (inguinale) щитки. В ряде случаев впереди и между горловыми щитками помещается парный или непарный межгорловой щиток (intergular).

Число щитков панциря меньше, чем число костных пластинок, и обычно они расположены так, что прикрывают швы между последними. Однако в некоторых случаях, при появлении в панцире более или менее подвижных соединений, границы между щитками в соответствующих участках совмещаются с границами между костными пластинками. Обычно такие подвижные соединения появляются в пластроне, — например, у некоторых эмидий (*Emys*, *Ptychogaster*, *Terrapene*), — между гио- и гипопластрономы, у *Kinosternon*, кроме того,

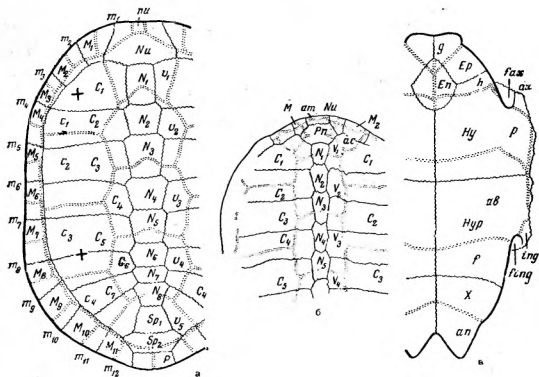


Рис. 366. Панцирь черепах:

а — схема строения карапакса *Ocadia sinensis* (Gray); б — передняя часть карапакса *Chidsteron hebraicum* Sore; в — схема строения пластрона *Ocadia sinensis* (Gray)
 C₁₋₈ — реберные пластинки, Ep — энтопластрон, Hy — гиопластрон, Hup — гиопластрон, M₁₋₁₂ — краевые пластинки, N₁₋₁₂ — нейральные пластинки, Nu — задняя краевая пластинка, P — хвостовая пластинка, Rp — предвентральная пластинка, Sp₁₋₈ — надхвостовые пластинки, X — ксифипластрон; ab — брюшной щиток, ac — дополнительный реберный щиток, at — дополнительный краевой щиток, ap — анальный щиток, ax — подмышечный щиток, c₁₋₄ — реберные щитки, f — бедренный щиток, h — плечевой щиток, lng — паховый щиток, m₁₋₁₂ — краевые щитки, nu — задний щиток, p — грудной щиток, v₁₋₈ — позвоночные щитки. Знаком + отмечены места оканчиваний подмышечных и паховых подпорок (а, в — Boulenger, 1889; б — Hay, 1906)

и между гио- и ксифипластронами, у *Pelusius* между гио- и мезопластронами, у *Rhyx* между эпи- (и энтопластроном) и гиопластронами. Подвижность карапакса — значительно более редкое явление и зарегистрирована лишь у *Kinixys*, где подвижно, связками соединены IV и V пары реберных и VII и VIII пары краевых пластинок. Подвижность соединения костных пластинок позволяет более или менее полно замыкать отверстия в панцире.

Панцирь полуводных и наземных черепах обычно остается полным, но у большинства водных (и особенно морских) форм он более или менее сильно редуцирован, причем тем сильнее, чем дальше зашла специализация: теряется костная связь между карапаксом и пластроном, которые соединены теперь лишь связками; ослабевают связи между отдельны-

ми костными элементами, — между ними появляются фонтанели. В карапаксе особенно недоразвиваются реберные пластинки, что приводит к образованию краевых фонтанелей. В пластроне редуцируются все элементы, появляются одна или несколько центральных фонтанелей и боковые фонтанели в области мостов. Гио- и гиопластроны иногда приобретают характерную звездчатую форму. Мосты могут совсем исчезать. Однако водный образ жизни не является единственной причиной, вызывающей значительную редуцию панциря. У наземной африканской черепахи *Malacochersus*, которая обитает в скалистых местах и часто вынуждена пробираться через расщелины в камнях, панцирь представляет собой гибкую костную решетку с большими фонтанелями.

Пандирь в первую очередь является защитным образованием. Рассматривая пандирь как механическую конструкцию, Хозацкий (1947, 1948) сравнивает его со сводом (средняя часть карапакса), опирающимся на две шайбы (область соединения карапакса с пластроном) и несущим спереди и сзади два полукупола, или абсиды. Основную механическую работу выполняет куполообразный щит. Выпуклый карапакс выдерживает значительно большие нагрузки, как равномерно распределяющиеся, так и сосредоточенные (удары), чем более плоский. У пресноводных черепах и преимущественно норных наземных, у которых требования к прочности панциря понижены, свод — эллиптической формы, тогда как у многих наземных черепах он сферический, а в случае *Testudo gigantea* даже параболический.

У водных черепах выпуклый пандирь сильно затруднял бы плавание. Необходимость в уплощенном панцире приходила в противоречие с требованиями определенной его прочности у полуводных форм, что вызвало ряд дополнительных приспособлений для его укрепления. Спинные позвонки этих черепах хорошо развиты, не редуцированы и прочно соединены с карапаксом. Хорошо развиты и головки ребер, а сами ребра образуют заметные утолщения в середине вентральной поверхности реберных пластинок. У водных черепах подпорки обычно хорошо, а иногда даже чрезвычайно сильно развиты, почти достигая у азиатских черепах группы *Kallagur, Hardella* и т. п. внутреннего края реберных пластинок. Карапакс в местах контакта с подпорками сильно утолщен. Часто он укреплен также за счет образования дополнительных продольных килей и т. д. Как правило, толщина костных пластинок у черепах с более уплощенным панцирем больше, чем у более выпуклых форм.

У наземных черепах сильно выпуклый пандирь особенно прочен ввиду приобретения реберными пластинками клиновидной формы и чередования узких невральных пластинок с более широкими. Запас прочности его настолько велик, что спинные позвонки и реберные головки без ущерба сильно редуцированы, а подпорки едва достигают реберных пластинок. Наземные черепахи, обитающие в лесах и кустарниках, обладают наиболее выпуклым панцирем, тогда как формы, связанные с открытыми ландшафтами, за счет приобретения важного экологического приспособления — обитания в норах — смогли «позволить» себе иметь более плоский пандирь.

Роговые щитки, покрывающие пандирь, также играют важную роль в его укреплении, создавая — благодаря своей эластичности и

большой способности к обратимым деформациям — своеобразную прокладку, уменьшающую разрушающее действие ударов.

В систематической работе важно учитывать возможные индивидуальные вариации панциря, особенно роговых щитков. Иногда появляются дополнительные щитки, наблюдаются отклонения в величине и форме щитков, реже число их уменьшается. Индивидуальные вариации в строении панциря изучены еще слабо. Отмечено, что роговые щитки пластрона менее вариabильны, чем щитки карапакса; последние наиболее изменчивы в задней части панциря (Lynn, Ulrich, 1950; Mossman, 1956; Zangerl, Johnson, 1957). Наиболее заметные вариации найлены в панцирях морских черепах. Так, у *Lepidochelys* и в меньшей степени у *Caretta* асимметрия в щитках почти так же обычна, как и симметрия. Иногда у черепах отмечают случаи одновременных вариаций в числе щитков и подстилающих их костных пластинок (в краевых частях карапакса), хотя последние значительно менее изменчивы. Ряд авторов придает индивидуальным вариациям, особенно увеличению числа щитков, большее филогенетическое значение, считая, что они являются «напоминанием» о более полных панцирях предков.

Происхождение костного панциря служило и служит предметом споров, тесно смыкаясь с вопросом о систематическом положении и морфологии панциря таких укляющихся форм, как *Dermochelys* и *Trionychidae*. У первого нормальный костный пандирь чрезвычайно редуцирован (от карапакса осталась одна загрявковая пластинка, эпипластрон отсутствует, а остальные элементы пластрона узки и малы и лишь окаймляют огромную центральную фонтанель) и замещен особым панцирем, состоящим из мозаики маленьких многоугольных костных пластинок, лежащих в поверхностных слоях кожи. Некоторые из них значительно увеличены и помещены в продольные ряды, соответствующие киям на наружной поверхности тела животного. На спинной стороне имеются медальный, два более латеральных и краевой парные кили. На брюшной стороне пять килей. Роговые щитки полностью утеряны и лишь в эмбриональном развитии отмечены их рудименты. В отличие от нормального костного панциря, образовавшегося в глубоких слоях кожи и называемого «текальным», к этому мозаичному панцирю *Dermochelys* применяют термин «эпитекальный». Таким образом, его пандирь состоит из двух слоев: текального, представленного загрявковой пластинкой и редуцированными костями пластрона, и эпитекального, более наружного.

Нормальный панцирь имеет текальное происхождение, но отдельные его элементы могут иметь и дополнительный источник образования. Так, было показано, что загривковая пластинка имеет двойное происхождение (Versluys, 1914, 1914a): ее более глубокий слой, возможно, образован за счет ребер последнего шейного позвонка. Этим могут быть объяснены срастание *puchale* с восьмым позвонком у *Triassochelys* и сохранение контакта между ними у *Cheloniidae*, *Protostegidae* и *Dermochelyidae*, а также наличие реброобразных боковых отростков у *Chelydridae* и некоторых *Dermatemyidae*. Высказывалась мысль о том, что невральные и реберные пластинки образованы частью или даже полностью (Goette, 1899) за счет остистых отростков позвонков и ребер, а энтопластрон и эпипластроны — за счет межключицы и ключиц (соответственно). Возможно, что эти элементы имеют двойной источник образования, возникая за счет слияния элементов эндохондрального скелета или вторичного плечевого пояса с текальными окостенениями. Задние элементы пластрона обычно гомологизируют с брюшными ребрами — гастральными. Однако Зангерл (Zangerl, 1939) показал, что палочковидные элементы, схожие с гастральными, рано появляющиеся в онтогенезе типичных черепах, позже дополняются окостенениями пластинчатой формы, возможно, текального происхождения. У водных черепах именно последние и подвергаются редукции, придавая гио- и гипопластроном сходство с пластроном очень молодых черепах нормального облика, образованным еще почти исключительно за счет гастралей. Это может объяснить и сохранение у *Dermochelys* — формы крайней морской специализации — лишь тех частей обычного костного панциря, которые имеют дополнительный источник образования, кроме полностью утерянных текальных окостенений.

Фелькер (Völker, 1913) попытался доказать, что краевой ряд расширенных эпитекальных окостенений *Dermochelys* соответствует краевым пластинкам обычных черепах. Однако обычные краевые пластинки, так же как и остальные костные элементы карапаса, образуются в одном слое кожи и, следовательно, имеют текальное происхождение (Hay, 1922). Допустима лишь гомология краевого ряда эпитекальных окостенений *Dermochelys* с краевыми пластинками *Lissemys*.

Эпитекальные окостенения, помимо панциря *Dermochelys*, были обнаружены также у *Toxochelys*, *Archelon* и *Chelus* в виде отдельных маленьких образований, помещающихся между роговыми щитками и костными пластинка-

ми, а у *Psephophorus* — в форме, сравнимой с *Dermochelys* (Hay, 1898, 1908, 1922, 1928; Völker, 1913; Versluys, 1914, 1914a). Зангерл (Zangerl, 1939) показал, что карапакс *Trionychidae* (панцирь которых также утерял все роговые щитки), сравнительно мало редуцированный, — если не считать отсутствия краевых и некоторой редукции невральных пластинок, — образуется в онтогенезе за счет более поверхностных слоев кожи, чем у обычных черепах, т. е. что он почти полностью имеет эпитекальное происхождение. Этим и объясняется наличие на нем характерной скульптуры в виде анастомозирующих друг с другом гребней и ямок. Только загривковая пластинка, закладывающаяся в более глубоких слоях кожи и раньше в онтогенезе, чем остальные элементы, имеет двойное происхождение: как текальное окостенение, дополняемое затем эпитекальным. Аналогично развиваются и пластральные кости, являясь в основе текальными, но дополненными (особенно сильно у более примитивных форм) эпитекальными окостенениями, образующими своеобразные орнаментированные «мозолистости» (callosities).

Совсем недавно Уильямс и Мак Доуэлл (Williams, Mc Dowell, 1952) показали уникальный характер образования передней части пластрона трионихид. Считавшийся ранее энтопластроном $\wedge$ -образный элемент, лежащий медиально и вперед от гиопластронов, в действительности соответствует слившимся эпипластроном, на что указывают его парное происхождение, форма и положение. Помещающиеся впереди от него парные $\perp$ -образные элементы, сравнивавшиеся до того с эпипластроном и названные Уильямсом и Мак Доуэллом препластрономы (preprastra), являются новообразованиями, сходными с дополнительными пластинками, встречающимися в качестве индивидуальной вариации у *Chelydra*. Биологический смысл закрепления подобного состояния у *Trionychidae* авторы видят в образовании подвижной передней доли пластрона, замыкающей переднее отверстие панциря, подобно тому, как это бывает у *Kinosternon*. Настоящий энтопластрон у *Trionychidae* утерян.

Наибольшие споры вызывает вопрос о первичности или вторичности эпитекальных образований панциря и в связи с этим — о положении *Dermochelys* в системе: следует ли его противопоставлять всем остальным черепахам или выводить из общего ствола с *Cheloniidae*.

Наиболее обстоятельно аргументировал положение о первичности эпитекальных образований Хэй (Hay, 1898, 1908, 1922, 1928). Взгляды Хэя сводятся к следующему. У общегорелка всех черепах панцирь состоял из

четырёх основных слоев: самый внутренний (I) был представлен эндохондральным скелетом (ребра, позвоночный столб); выше, в глубоких слоях кожи, помещались текальные окостенения (II); III слой состоял из эпитекальных элементов, или остеодерм, происходящих из более поверхностных слоев кожи, покрываемых роговыми щитками (IV), которые образуются в результате ороговения эпителия. Эпитекальные окостенения располагались в карапаксе в девяти продольных рядах (медиальный, две пары реберных, одна пара надкраевых и пара краевых), из которых часть соответствует семи килим *Dermochelys*. В пластроне, где также выделяются четыре слоя, эпитекальные элементы, как и у *Dermochelys*, образовывали пять продольных рядов: один медиальный и две пары латеральных. Роговые щитки находились в тесной связи с подстилающими их эпитекальными элементами и соответственно также располагались продольными рядами: позвоночным, двумя парами реберных, одной парой надкраевых и парой краевых на спинной стороне и пятью рядами на брюшной.

У большинства черепах более обычного облика III эпитекальный слой полностью исчез, но его рудименты сохранились в виде изолированных окостенений, расположенных у *Toxochelys* и *Archelon* вдоль медиального дорсального кия, а у *Chelus* — в местах медиального, первого латерального и краевого килей карапакса и наружного латерального кия пластрона. Различие в систематическом положении этих черепах говорит о древности эпитекальных образований. У *Dermochelys*, наоборот, исчез почти полностью текальный слой, но эпитекальный слой сохранился и получил дальнейшее развитие, дополнившись мозаикой из более мелких окостенений.

Аналогичные случаи отмечены и в отношении роговых щитков. Второй ряд реберных щитков был найден Портисом (Portis, 1878) у формы, описанной им как *Tropiderys*. Медиальный ряд щитков пластрона представлен межгловым щитком большинства амфихелидий и целым рядом более задних по положению элементов у *Archaeochelys* (Lydekker, 1889).

Надо отметить также, что Хэй (Hay, 1922) и Верслюис (Versluys, 1914a) полагают, что текальный панцирь общего предка черепах был неполно развитым и имел фонтанели между реберными и краевыми пластинками.

Противоположной точки зрения придерживается Зангерл (Zangerl, 1939) вслед за Долло (Dollo, 1901) и Абелем (Abel, 1912, 1924). Подвергнув обстоятельной критике мнение о пер-

вичности эпитекальных образований, против чего свидетельствуют позднее их появление в онтогенезе, непостоянство морфологических взаимоотношений между эпитекальными окостенениями и роговыми щитками и эндохондральным скелетом и присутствие этих образований исключительно среди специализированных водных форм, Зангерл приходит к выводу о примитивности полного панциря текального происхождения, без каких-либо фонтанелей в карапаксе, покрытого роговыми щитками. Биологическое значение появления эпитекальных окостенений он видит в том, что они служат опорой роговым щиткам, выгнутым в виде купола. Первично эпитекальные элементы образуют костные бугорки на текальном панцире, а при его редукции принимают на себя всю «заботу» о поддержке роговых щитков. Утратя последних у некоторых водных черепах (*Dermochelys*, *Carettochelyidae* и *Trionychoidea*) приводит к тому, что эпитекальный панцирь становится единственным защитным образованием, покрытым лишь мягкой кожей.

Принципы систематики

В настоящем томе черепахи рассматриваются в составе двух отрядов, один из которых занимают очень неясное положение и включает лишь одного пермского *Eumotosaurus*. Отряд собственно черепах — *Chelonina* — объединяет три подотряда, семь надсемейств и 20 семейств¹, представленных примерно 230 родами современных и ископаемых черепах.

Подразделение на подотряды основывается на различиях в строении черепа (особенно неба), в способах сгибания шеи и на соответствующих этому морфологических различиях шейных позвонков, различиях в степени контакта таза с панцирем и т. д. Семейства выделяются обычно на основании более пластичных черт черепа, на различиях в строении таза, в составе панциря и т. п. Более мелкие таксономические единицы строятся преимущественно на основе различий в форме и взаимоотношениях костных пластинок и роговых щитков панциря, в их скульптуре и т. д. Таксономическая важность того или иного признака в каждом конкретном случае различна. Так, для одних групп характерна постоянно большая вырезка в височной области крыши черепа (*Trionychoidea*), для других же (например, в сем. *Pelomedusidae*) наличие вырезки характеризует лишь роды. У современных черепах каждое семейство имеет свой более или менее

¹ Бергунью (Bergounioux, 1955), указывает 22 семейства, Хюне (Huene, 1956) — 23.

определенный тип сочленения шейных позвонков, тогда как у *Baenoidae* из шести родов, у которых известны шейные позвонки, каждый имеет свой собственный тип сочленения.

Историческое развитие

Древнейшие достоверные остатки черепах известны из верхнего триаса Германии¹. Верхнетриасовые черепахи уже обладали почти всеми характерными признаками группы, в том числе и хорошо развитым панцирем. Отсутствие переходных форм затрудняет решение вопроса о происхождении черепах. Уотсон (Watson, 1914) считал верхнепермского *Eurotosaurus* из Ю. Африки непосредственным предком черепах или, во всяком случае, очень близкой к нему формой. Однако не исключена возможность, что черепахообразные признаки развились у *Eurotosaurus* параллельно. Поверхностное сходство черепах с плезиозаврами и плакодонтами давало повод некоторым авторам считать их в какой-то мере близкими к одной из этих групп. Первая точка зрения была высказана еще Бакландом (Buckland, 1836) и развита Бауром (Baur, 1887). Идея о связи черепах и плакодонтов высказывалась Икелем (Jaekel, 1902) и Брумом (Broom, 1924).

Кейз (Case, 1905) отметил возможность очень тесной связи между *Diadectidae* и предками черепах. Ныне идея о происхождении черепах от котилозавров общепринята, но вопрос о том, какие именно котилозавры были предками черепах, остается предметом спора. По Грегори (W. Gregory, 1946), черепахи могли произойти от каких-то мелких парейазавров, близких к *Elginia*. Другой точки зрения придерживается Олсон (Olson, 1947), считающий более близкими к предкам черепах диадектиды. Отмечавшееся Грегори сходство между парейазаврами и *Triassochelys*, особенно в посткраниальном скелете, может быть объяснено частично сохранением в обеих группах общих для ранних пресмыкающихся примитивных признаков, частью же — параллельным развитием. В то же время *Diadectes* имеет глубокое сходство с *Triassochelys* в строении квадратных костей, среднего уха, нёба и др., хотя некоторые признаки специализации этой формы (например, замыкание задневисочной ямы) исключают и ее из числа возможных прямых предков черепах. Эпплби (Appleby, 1961) видит предков черепах в примитивных проколофонах.

¹ *Archaeochelys pougeli* Bergounioux, 1938 из в. перми Франции является, скорее всего, стигмариел. Родовое наименование *Archaeochelys* Bergounioux, 1938 преокупировано и заменено *Archaeochelydium* Kühn, 1958.

Экологические причины возникновения черепах неясны. Считали, что предок черепах сворачивался, подобно броненосцам, и имел подвижно сегментированный панцирь, впоследствии консолидировавшийся в единое целое. Бёкер (Böker, 1935) видел в первой черепахе своеобразный танк, панцирь которого служил для раздвигания густого кустарника. Позднетриасовые черепахи имели ясно выраженный наземный облик. Однако самые первые черепахи, скорее, были амфибиотическими животными, обитателями болот, унаследовав этот образ жизни от своих предков — диадектид. И в наши дни большинство черепах ведет полуводный образ жизни и связано с болотами, реками, крупными и мелкими озерами. Но в ходе эволюции неоднократно те или иные группы черепах приспособлялись преимущественно к наземной или водной жизни или даже уходили в море.

В З. Европе, С. Америке и Центр. Азии с ранней юры до позднего мела обитала многочисленная группа полуводных черепах *Pleurosternidae*, расцвет которой приходится на позднюю юру. Однако некоторые *Pleurosternidae* являются уже определено морскими (*Desmemyx* из нижнего мела З. Европы), другие — более или менее наземными (*Kallokibition* из верхнего мела Венгрии). Второй многочисленной и широко распространенной группой поздней юры и мела были *Plesiochelyidae* — очень примитивные черепахи З. Европы и Китая, возможно, давшие начало первой обширной группе морских черепах — *Thalassemyidae*. Остатки талассемид найдены в З. Европе, в Китае и Ср. Азии. *Thalassemyidae* еще мало специализированы к морской жизни, а некоторые формы, видимо, были даже пресноводными, как наш *Jaxarthemys* и западноевропейский *Idiochelys*. Уже в позднем мелу, талассемиды, не выдержав, по-видимому, конкуренции настоящих морских черепах, сильно сокращаются в числе и вскоре вымирают.

Господствующее положение среди меловых черепах занимали *Baenoidae* — прогрессивные амфихелииды, сменявшие плевростеририд. Уплощенность панциря многих из них, удлиненные подпирки и тому подобные признаки указывают на их преимущественно водный образ жизни. Некоторые из них удивительно напоминают *Toxochelyidae* — примитивных морских черепах в мела и палеоцена — эоцена. Но были среди *Baenoidae* и наземные черепахи необычайного облика, с рогообразными выростами на черепе и костным «воротником», напоминающим воротник рогатых динозавров. Это — *Meiolanidae* — группа, дожившая в Австралии

до плейстоцена, когда все остальные амфихелии уже давно вымерли.

Первая мягкокожая черепаха *Sinaspideretes* найдена в нижнем мелу Китая. Происхождение трионихид до сих пор не ясно. Наличие уже у самых ранних их представителей характерно ornamentированного панциря говорит об очень большой древности группы; возможно, что они приобрели способность вытягивать шею, сгибая ее в вертикальной плоскости, независимо от остальных скрытошейных черепах. Трионихиды — обитатели крупных водоемов и рек, где они ведут придонный образ жизни. Отсутствие конкурентов обусловило их широкое распространение в С. Америке, Европе, Африке и Азии, вплоть до плиоцена, когда осушение климата и, может быть, некоторое похолодание вызвали значительное сужение их ареала: они исчезли в Европе, Центр. Азии и С. Африке.

Настоящие морские черепахи (Chelonioidea) появились в в. мелу. Первые морские черепахи, например, относительно примитивные Toxochelyidae, жившие в в. мелу по эоцен, были обитателями прибрежных вод. Следующим этапом было овладение пелагическими зонами моря. Уже в в. мелу появились и быстро достигли расцвета Protostegidae, известные из С. Америки и З. Европы. Прогрессивнее прото-стегид было кратковременным, хотя в З. Европе они, может быть, дожили до олигоцена. Возможно, в их вымирании немалую роль сыграла крайняя специализация; во всяком случае, с начала палеогена они почти полностью были вытеснены менее специализированными морскими черепахами современного облика — Cheloniidae, появившимися еще в позднем мелу и сохранившимися до наших дней. Другая группа современных морских черепах — Dermochelyidae — впервые появляется в эоцене. Корни Chelonioidea плохо известны. Они могли произойти вместе с остальными скрытошейными черепахами из одного источника или же от каких-либо Baenoidea.

В основании типичных скрытошейных черепах, впервые появившихся в раннем мелу, стоят, как предполагают, Dermatemnydidae, отмеченные уже в в. юре, но достигшие расцвета лишь в в. мелу и палеоцене — эоцене. Среди дерматемнид известны как формы, более близкие к плевростернидам, так и напоминающие Baenidae или определенно тяготеющие к Chelydridae. Произойшли дерматемниды, видимо, от каких-то плевростернид и широко распространились в С. Америке, Ц. Азии и З. Европе. Лишь один центрально-американский род *Dermatemys* дожил до настоящего времени. Возможно, что дерматемниды дали нача-

ло Emydinae — основной прогрессивной группе полуводных и водных черепах. В позднем мелу эмидины были еще очень редки (один род), но уже в эоцене известно около семи родов. Большинство современных черепах также относится к этой группе. В эоцене от каких-то примитивных эмидин произошла единственная группа настоящих наземных черепах — Testudininae, характеризующаяся столбообразными конечностями и очень выпуклым панцирем. Некоторые из них достигали гигантских размеров; так, известные панцири, достигающие 1,5 м и больше в длину. Некогда гигантские наземные черепахи были широко распространены в Америке, Европе, Азии и Африке, но сейчас они образуют лишь небольшие колонии на Галапагоских, Маскаренских и Сейшельских островах.

В раннем мелу появились и первые бокошейные черепахи, однако, несмотря на широкое распространение в позднем мелу и палеогене (Ю. и С. Америка, З. Европа и Африка), они, по-видимому, всегда занимали подчиненное положение, может быть, в связи с их узкой водной специализацией. Все бокошейные черепахи обитают в пресных водах. Возникнув от плевростернид, более древнее семейство бокошейных черепах — Pelomedusidae — достигло расцвета в позднем мелу и эоцене, сохранившись сейчас лишь в Ю. Америке и на Мадагаскаре. Другое, более молодое семейство — Chelydidae — известно лишь с плиоцена. Современные Chelydidae обитают в Ю. Америке и Австралии.

Экология и тафнономия

Существуют четыре основные экологические группы черепах: морские, пресноводные амфибиотические, пресноводные с преимущественно водным образом жизни и наземные. Интересно, что если в самом начале истории черепах их эволюция шла по пути приобретения полного и тяжелого панциря, то в дальнейшем действовала преимущественно обратная тенденция — к облегчению панциря. Во всех группах идет относительное утончение костных пластинок, но благодаря приобретению более совершенной конструкции панциря это не снижает защитных его свойств. У многих черепах, особенно у водных, идет более или менее значительная редукция костного и рогового панциря (уменьшение числа и размеров пластинок, числа щитков и т. п.).

У морских черепах, ведущих сейчас преимущественно пелагический образ жизни, эволюция пошла по пути приобретения своеобразного способа плавания, при котором одновременно двигаются не диагонально расположенные

передняя и задняя конечности, как обычно у наземных позвоночных, но обе передние или обе задние, как при плавании по способу «баттерфляй». При этом развивается значительная скорость: у морских черепах р. *Chelonia* — до 2,6 км/час, а у кожистой черепахи *Dermochelys coriacea*, по неподтвержденным данным Дераниагала (Deraniyagala, 1934) — даже до 36 км/час. Морские черепахи приобрели вселюбразные конечности, а панцирь их подвергся сильной редукции, что привело к большому его облегчению.

Наземные черепахи в целом характеризуются массивными «слонообразными» конечностями и высоким панцирем. Высота панциря, помимо естественного его упрочнения, позволяет уменьшить относительную (к весу) поверхность животного, а тем самым — и потери воды через испарение с покровов. У наземных черепах имеются и экологические приспособления к экономии воды (обитание в норах, сокращение активности в жаркое время дня и т. п.).

У некоторых роющих черепах, как, например, у американских гоферов (*Gopherus*), передняя доля пластрона сильно утолщена и заметно выступает вперед за край карапакса. Утолщение часто наблюдается и у других наземных форм. Возможно, оно играет роль буфера, воспринимающего сопротивление грунта при зарывании (Хозацкий, 1958).

Среди черепах, ведущих почти исключительно водный образ жизни, особое место занимают мягкокожистые черепахи с их уникальными чертами (отсутствие роговых щитков и краевых пластинок, редукция и значительная модификация пластрона и т. п.). Они приспособились к придонной затаивающейся жизни в крупных и относительно чистых водоемах (Сагг, 1952). Их плоский панцирь с мягкими краями хорошо сливается с рельефом дна. Большую часть времени мягкокожистые черепахи проводят лежа в мелкой воде и время от времени высывая свой длинный хоботок на поверхность. Почти исключительно водный образ жизни ведут и бокошнестые черепахи, и Chelydridae, и некоторые Emydinae, как, быть может, и большинство поздних амфихелий.

Развитие панциря привело к изменению механизма дыхания черепах. Обычное для пресмыкающихся реберное дыхание заменилось дыханием при помощи нагнетательных движений подъязычного аппарата и брюшной мускулатуры. Возможно, именно этим объясняется сохранение у черепах брюшной мускулатуры, тогда как спинная мускулатура в ходе онтогенеза редуцируется. Способствуют дыханию также движения передних конечностей и

головы. У некоторых пресноводных черепах дополнительными органами дыхания в воде служат особые, пронизанные кровеносными сосудами выросты глотки и клоаки (анальные пузыри). Хозацкий отмечает, что мягкая кожа трионирид, ведущих придонный образ жизни, также снабжена большим количеством капилляров и является органом кожного дыхания. Исчезновение у трионирид роговых щитков именно и связано с необходимостью развития дополнительного органа водного дыхания.

Питание черепах наиболее разнообразно среди всех земноводных и пресмыкающихся. Наземные черепахи питаются в основном растительными кормами, но не брезгают и насекомыми, улитками. Пресноводные и морские черепахи преимущественно всеядны, однако в питании пресноводных черепах и трионирид преобладает рыба, в питании взрослой морской зеленой черепахи (*Chelonia mydas*) основу рациона составляет растительная пища, а в питании морской каретты (*Caretta caretta*), наоборот, преобладает животная пища (крабы, моллюски, рыбы и др.).

Половой диморфизм черепах изучен слабо. Обычно число самок в 2—6 раз превышает число самцов. Отмечается ложкообразный изгиб хвостовой пластинки у самок наземных черепах, помогающий им поддерживать тело почти отвесно при спаривании (Хозацкий, 1948). Пластрон у самок обычно несколько вогнут, что также облегчает спаривание. У морских черепах когти на передних конечностях самок несколько удлиненные. Часто самцы бывают несколько мельче самок (у *Graptemys barbouri* даже вдвое), но быстрее растут и быстрее достигают половозрелости. Другие половые отличия касаются формы основания хвоста, длины его, окраски и т. п.

Размножаются черепахи при помощи яиц, откладываемых обычно в небольшие углубления «гнезда» в песке, земле, гниющей растительности и т. п. Копают гнезда самки с помощью задних конечностей. Яйца сферические или эллиптические, обычно белые, с мягкой пергаментовидной (у морских черепах) или твердой известковой оболочкой. Количество яиц в кладке варьирует от одного у *Malacochersus tornieri* до 200—300 у морских черепах. Некоторые черепахи делают несколько кладок в год (две — три), а *Chelonia mydas* — даже семь.

Половозрелости черепахи достигают на третьем — девятом году жизни. Общая продолжительность ее варьирует, но почти всегда значительна. Отмечены случаи, когда некоторые наземные черепахи жили до 100—150 лет. Рост

обычно продолжается всю жизнь, но в первые годы идет значительно быстрее.

У черепах, живущих в районах с хорошо выраженными сезонами года, можно приблизительно определить их возраст по числу годовых колец на роговых щитках. Годовые кольца у *Testudo horsfieldi*, например, хорошо заметны и разграничены резкими вдавлениями — отметками зимних сезонов. Эмбриональный щиток, с которым черепаха вылупляется из яйца, хорошо заметен благодаря своей неровной, как бы зернистой поверхности. По годичным кольцам можно вычислить темп роста данной черепахи, так как прирост ширины щитков пропорционален приросту длины всего панциря. В некоторых случаях показана корреляция между числом колец в сечении длинных костей и величиной панциря.

Величина черепах варьирует в больших пределах: у одних длина карапакса не превышает 7—8 см, у других, как у гигантских наземных черепах, она достигает 1,5 м и более. В плиocene Индии найдены остатки *Testudo atlas*, панцирь которой достигал, по-видимому, 2,4 м — это самая крупная из всех известных черепах. Современные морские черепахи не превышают 1 м или несколько более, но у меловой *Archelon ischiro* панцирь достигал 2 м в длину и 2,5 м в ширину.

В ископаемом состоянии редко встречаются полные панцири, еще реже встречаются чере-

па. Обычными находками являются разрозненные фрагменты панциря, отдельные косточки конечностей.

Биологическое и геологическое значение

Черепахи представляют благодарный материал для изучения параллельного и конвергентного развития. Они сыграли огромную роль в формировании «закона необратимости эволюции» Долло.

Большую роль ископаемые черепахи могут сыграть как показатели климата прошлых эпох. Так, нахождение речных и озерных черепах в фауне говорит о влажном и теплом климате. Наземные черепахи с сильно выпуклым панцирем свидетельствуют о ландшафте с достаточным развитием растительности лесного или кустарникового типа, тогда как роющие формы с более уплощенными панцирями обитали в более открытых степных или пустынных ландшафтах. Находки ископаемых черепах позволяют говорить об общности герпетофауны мезозоя и палеогена Ср. Азии, Казахстана и Центр. Азии в противовес западноевропейской и об угнетении этой герпетофауны со сменой условий существования в конце плицена. Современные черепахи, населяющие территорию Центр. и Ср. Азии, являются живыми элементами в фауне и, по-видимому, проникли сюда с Запада.

ОТРЯД EUNOTOSAURIA. ЕВНОТОЗАВРЫ

Череп с небом, очевидно, примитивного облика, с челюстными и небными зубами. 10 спинных позвонков, узких, нотохордальных. Невральные дуги не расширены. Остистые отростки слабо развиты. Ребра подвижные, со слабо выраженной двухголовчатостью. Реберные фасетки на втором — седьмом спинных позвонках расположены у переднего их края, а на восьмом — девятом — почти посредине. Первое ребро маленькое, по-видимому, не перекрывающее снаружи верхнюю часть лопатки, второе — девятое ребра резко расширены и охватывают боchenkoобразное туловище сверху и с боков, образуя некоторое подобие пан-

циря; десятое ребро, очевидно, было маленьким. Таз помещался позади «панциря». Пояса конечностей примитивные, пластинчатые. «Карапакс» дополнен маленькими кожными окостенениями, очевидно, расположенными параллельными рядами. В. пермь. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО EUNOTOSAURIDAE WATSON, 1914

Небольшие панцирные животные с туловищем длиной около 20 см. В. пермь. Один род. *Eunotosaurus* Seeley, 1892. Тип рода — *E. africanus* Seeley, 1829 (рис. 367). В. пермь (зона Eudothiodon), Ю. Африка.

ОТРЯД CHELONIA. ЧЕРЕПАХИ

Череп без височных окон, хотя височная область может быть вырезана сзади или снизу. Покровные элементы крыши черепа склонны редуцироваться. Заднеглазничные и таблитчатые кости отсутствуют. Надвисочные и заднелоб-

ные кости, возможно, имелись только у триасовых форм. Слезные кости отмечены лишь у некоторых амфиелидий. Теменного отверстия нет. Наружные ноздри почти всегда слиты и расположены на конце рыла. Носовые кости

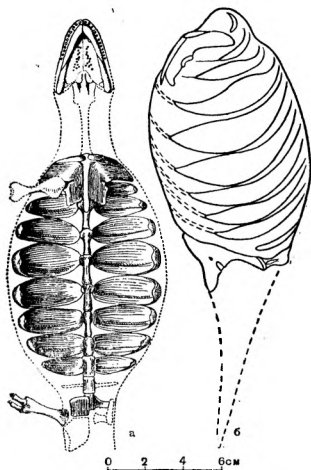


Рис. 367. *Eunotosaurus africanus* Seeley:

а — скелет снизу; б — реконструкция скелета. -В. пермь Ю. Африки (а — Watson, 1914; б — Gregory, 1946)

встречаются обычно только у более примитивных форм. Зубы отсутствуют за исключением рудиментов у триасовых форм и функционально замещены у всех послетриасовых черепах роговым чехлом — «клювом». Череп полностью акинетичен — костные элементы небноквадратного хряща сращены с мозговой коробкой. Межптеригоидные ямы отсутствуют, за исключением, может быть, остатков их у триасовых форм и *Meiolanidae*. Сошник непарный. Наружные крыловидные кости, за очень редкими исключениями, отсутствуют. Квадратные кости большие, у всех послетриасовых форм характерно изогнуты вокруг слуховых косточек и образуют воронковидную барабанную полость. Челюстной сустав расположен впереди от затылочного мышелка. Квадратные кости сращены медиально с сильно расширенными латеральными стенками

ушных капсул. Заднеушные кости не сращены с боковыми затылочными. Внутреннее ухо связано системой наполненных перилимфой полостей с пространством между боковой стенкой ушной капсулы и квадратной костью. Верхние крыловидные кости включены в стенку мозговой коробки, обычно слабо развиты или даже отсутствуют. Теменные кости имеют большие нисходящие отростки, образующие стенку мозговой коробки и контактирующие снизу с эпиптеригоидами и птеригоидами. В нижней челюсти пластинчатые кости часто редуцируются. Зубные кости большие, часто занимают большую часть наружной поверхности челюсти. Угловые кости маленькие. Засочленовый отросток обычно отсутствует (кроме *Trionychidae*). Подъязычный аппарат обычно массивный, иногда остающийся хрящевым. *Processus lingualis* отсутствует. Имеется *entoglossum*.

18 предкрестцовых позвонков, из которых, как правило, восемь шейных и десять спинных. В хвосте обычно два позвонка. Хвост относительно короткий. Шейные ребра у всех послетриасовых форм отсутствуют. Спинные ребра, так же как и невральные дуги второго — девятого спинных позвонков, сращены с карапаксом. Грудины нет.

Пояса конечностей покрыты снаружи ребрами и панцирем. Ключицы и межключицы включены в состав пластрона. Клейтрум отсутствует у всех послетриасовых форм. Первичный плечевой пояс трехлучевого строения: тело лопатки узкое, палочковидное, акромиальный отросток более или менее длинный; коракоид обычно удлиннен и узок, реже дистально расширен. Тироидные окна таза слиты с запирательными отверстиями и обычно разделены ventрально хрящом или костью. Подвздошные кости узкие, длинные. Конечности, как правило, короткие, реже веслообразные. Плечевая и бедренная кости высокомоdifицированы, с полусферическими проксимальными головками, помещенными под прямым углом к длинной оси кости. Система аддукторных гребней и четвертый трохантер бедра редуцированы. Лучевая кость широкая и плоская, локтевая — широкая, со слабо развитым локтевым отростком. Костные элементы запястья и предплюсны более или менее редуцированы в числе, слиты или утрачены. Число фаланг уменьшено. Обычная фаланговая формула 2, 3, 3, 3, 3.

Туловище заключено в более или менее развитый панцирь, состоящий из костных пластинок текального происхождения, связанных с эндохондральными костями (ребра, остистые отростки спинных позвонков), и роговых щит-

ков; последние иногда отсутствуют. У Dermochelyoidea нормальный костный панцирь почти полностью отсутствует и замещен панцирем эпитекального происхождения. В. триас — ныне. Три подотряда.

ПОДОТРЯД AMPHICHELYDIA. АМФИХЕЛИДИИ

Относительно примитивные, главным образом пресноводные, реже морские или наземные черепахи. Крыша черепа почти всегда полная, редко вырезанная сзади. Чешуйчатые кости в подавляющем большинстве случаев соприкасаются с темненными. Носовые кости обычно присутствуют. Нисходящие отростки предлобных костей контактируют с сошником. Крыловидные кости примитивно почти не сужены в середине своей длины (более прогрессивные формы ближе в этом отношении к Cryptodira), без направленных вверх боковых крыльев. Квадратные кости отделены крыловидными от базифеноида. Тело последнего в области гиподиза всегда прободено парой отверстий для внутренних сонных артерий. Верхние крыловидные кости обычно хорошо развиты. Возможно, были слезные кости, по крайней мере у некоторых форм. Сочленовная поверхность нижней челюсти нормальной вогнутой формы; мыщелки квадратных костей выпуклые. Пластинчатые кости обычно присутствуют. Надгубные кости хорошо развиты. Зубные кости не сращены и ограничены передней половиной челюсти.

Шея очень слабо или совсем не втягивается в панцирь. Обычно шейные позвонки короткие, примитивно амфицелные, у прогрессивных форм с хорошо сформированными суставными поверхностями, но всегда одинарными, не двойными. Остистые отростки задних шейных позвонков относительно высокие. Поперечные отростки хорошо развиты; отходят как от тела, так и от невральн. дуги позвонка. Спинные и крестцовые ребра хорошо развиты; последние соединены как с телами позвонков, так и с невральными дугами. Таз тесно связан с карапаксом и пластроном, иногда сращен с последним. Костный панцирь обычно полный, реже несколько редуцированный у водных форм. Надхвостовых пластинок обычно две. Мезопластроны почти всегда имеются. В. триас — эоцен и плейстоцен. Три надсемейства.

Подотряд амфицелий, возможно, неоднороден. Часть амфицелий определенно тяготеет к скрытошейным, другая — к бокошейным черепахам. Бергунью (Bergouïoux, 1955), предложил даже разделить амфицелий на

две группы: Protocryptodira и Protopleurodira — и поместить каждую в основании соответствующего подотряда. К Protocryptodira им отнесены Triassochelyidae, Baenidae, Pleurosternidae и Meiolanidae, к Protopleurodira — Proterosternidae, Kallokibotidae, Thalassemydidae и Plesiochelyidae.

НАДСЕМЕЙСТВО PROGANOCHELYOIDEA

Древнейшие и наиболее примитивные из всех известных черепах, по-видимому, обитавшие на суше. Череп, видимо, с заднелобными, надвисочными и слезными костями. Наружные ноздри парные. Квадратные кости без характерного для всех остальных черепах изгиба вокруг слуховых косточек. На костях нёба маленькие зубы. Единичный ряд рудиментарных зубов на верхней и нижней челюстях. Последняя с большой пластинчатой костью и удлиненной засочленованной частью. Невральная дуга восьмого позвонка сращена с затривковой пластинкой карапакса, так что этот позвонок является, скорее, спинным, чем шейным. Шейные позвонки амфицелные, с короткими двуголовчатыми ребрами. Плечевой пояс очень примитивен: коракоид сохраняет пластинчатую форму и прободен отверстием; акромальный отросток короткий и широкий в основании; сохраняется небольшой клейтрум. Таз с маленькими тирондными окнами, мощным симфизом, более или менее прочно прикреплен к пластроно, иногда даже слит с ним. Одна или две пары мезопластронов. В. триас. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО PROGANOCHELYIDAE HAY, 1908

Череп (известен только у *Triassochelys*) с полной височной крышей; чешуйчатая и темненная кости в контакте. Затылочный мыщелок образован только основной затылочной костью. Шейные позвонки со сравнительно высокими остистыми отростками. Тела спинных позвонков слабо развиты, с длинными и тонкими остистыми отростками, сращенными с карапаксом. На хвосте кожные окостенения. Панцирь довольно высок. Невральные пластинки маленькие. Число краевых пластинок превышает обычную норму. Позвоночные щитки очень широкие (около двух третей ширины панциря). Пластрон соединен с карапаксом швом. Подпорки слабо развиты и не достигают реберных пластинок. Энтопластрон и эпипластрон маленькие. Имеется маленький непарный межглоточный щиток. Иногда заднюю долю пластрона покрывают дополнительные щитки. В. триас.

Triassochelys Jaekel, 1918 (= *Stegochelys* Jaekel, 1914). Тип рода — *Stegochelys dux* Jaekel, 1914; в. триас, Германия (Гальберштадт). Крупные черепахи с длиной карапакса до 54 см и шириной до 65 см. 12 невральных пластинок, и из них первые две сращены с загривковой; девять пар реберных и более 15 пар краевых пластинок. Имеются четыре позвоночных, четыре пары реберных и 17 пар краевых щитков; между реберными и краевыми помещается ряд надкраевых щитков. Крестец из двух позвонков. Таз сочленяется главным образом с первым крестцовым позвонком, с панцирем таз соединен, видимо, лишь связками. Конечности, вероятно, наземного облика (рис. 368). Один вид.

Proganochelys Baur, 1887 (*Psammochelys* Quenstedt, 1889). Тип рода — *Proganochelys quenstedti* Baur, 1887; в триас, Германия (Вюртемберг). Крупные черепахи с длиной карапакса до 64 см и шириной до 63 см. Панцирь умеренно выпуклый (отношение высоты к ширине 1 : 3,2), почти квадратный. Невральные пластинки маленькие, округлые. Восемь реберных пластинок. Имеются только передние и задние надкраевые щитки. Задние краевые щитки сильно удлинены и выступают от края панциря назад. Пластрон соединен с карапаксом широкими мостами, простирающимися между третьей и седьмой реберными

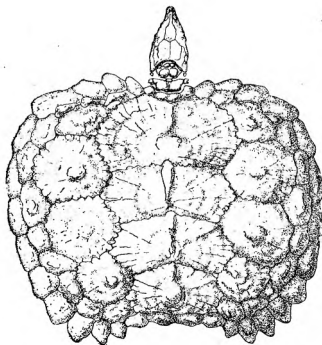
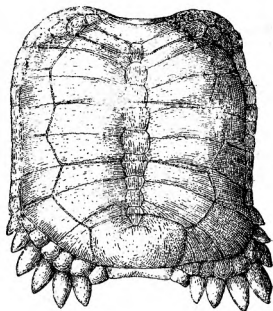
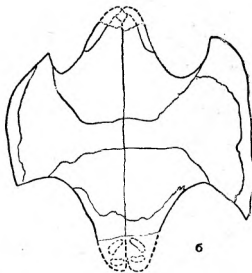


Рис. 368. *Triassochelys dux* Jaekel.
Карапакс (X 0,12). В. триас Германии (Jaekel, 1915)



а



б

Рис. 369. *Proganochelys quenstedti* Baur:
а — карапакс (X 0,1); б — пластрон (X 0,18). В. триас
Германии (Fraas, 1899)

пластинками, и подпорками, достигающими первой и последней реберных пластинок. Передняя и задняя доли пластрона сильно сужены. Мезопластроны широки латерально, но резко сужаются к средней линии. В крестце два позвонка, таз связан со спинным и брюшным щитами (рис. 369). Один вид.

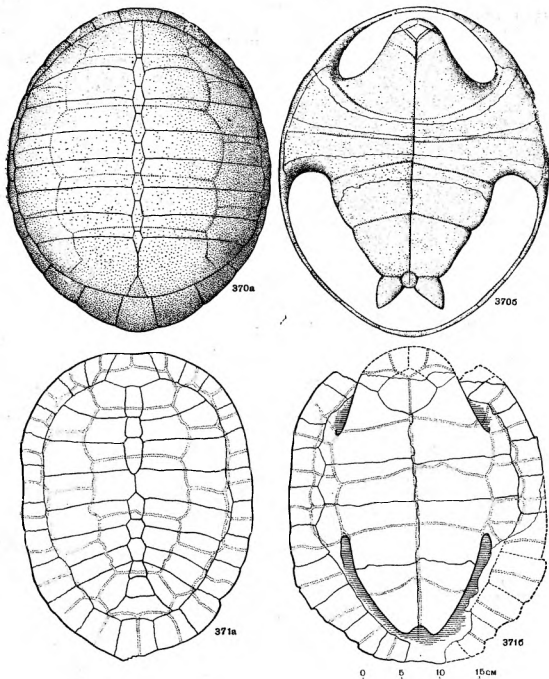


Рис. 370. *Proterochersis robusta* Fraas:
а — карапакс, б — пластрон ($\times 0,28$). В. триас Германии (Fraas, 1913)

Рис. 371. *Pleurosternon bullocki* (Owen):
а — карапакс ($\times 0,17$); б — пластрон. В. юра Англии (Owen, 1853)

Proterochersis Fraas, 1913. Тип рода — *P. robusta* Fraas, 1913; в. триас, Германия (Вюртемберг). Среднего размера черепахи (карапакс длиной около 30 см) с сильновы-

пуклым панцирем (отношение высоты к ширине от 1:1,8 до 1:2,2). Восемь узких невentralных пластинок. Задние (восьмая пара) реберные пластинки соприкасаются друг с дру-

гом по средней линии. Пластрон соединен с карапаксом относительно узкими мостами, простирающимися между второй и пятой реберными пластинками. Имеются две пары мезопластронов. На задних концах больших ксифиластронов располагались пара хвостовых и между ними маленький межхвостовой щитки, отсутствующие у всех других черепаха. Крестец из четырех позвонков. Таз слит с панцирем (рис. 370). Два вида. В. триас Германии. Иногда этот род выделяют в семейство *Proterochelyidae*.

? *Chelyzoon* von Huene, 1902; ср. юра З. Европы. ? *Chelytherium* von Meyer, 1863; ? *Saurischiocomes* Kuhn, 1939; ? *Saurodesmus* Seeley, 1891 — все из в. триаса З. Европы.

НАДСЕМЕЙСТВО PLEUROSTERNOIDEA

Преимущественно пресноводные, реже морские, сравнительно примитивные черепахи, образующие центральное ядро амфихелий. Череп несколько удлинен, сверху часто скульптурирован. Крыша черепа полная или умеренно вырезанная сзади, с утерей чешуйчато-теменного контакта; как исключение (у *Apertotemporalidae*) височная вырезка развита исключительно сильно и височная область черепа вообще не прикрыта покровными костями. Заднелобные и надвисочные кости отсутствуют. Наружные ноздри в подавляющем большинстве случаев слиты. Квадратная кость типично развита. Зубы отсутствуют. Шейные позвонки амфицельные, без свободных ребер. Восьмой шейный позвонок не связан с загривковой пластинкой. Плечевой пояс типично черепаший: нет клейтрума и кораконидного отверстия; акромийон удлинен; кораконид может быть дистально расширен, но никогда не имеет пластинчатой формы. Тироидные окна таза большие. Лобковые и седиальные кости узкие вентрально; возможно, при жизни имелся непрерывный симфизный хрящ. Лобковая кость в некоторых случаях соединяется с пластроном. Невральные пластинки обычно длинные и узкие. Нормальное число (11) краевых пластинок. Эпипластроны и энтопластрон небольшие. Обычно имеется одна пара мезопластронов. Подпорки узкие, как правило, достигают реберных пластинок. Юра — мел. Четыре семейства.

СЕМЕЙСТВО PLEUROSTERNIDAE COPE, 1868

Обычные водные черепахи юры и мела, возможно, представляющие главную линию развития от *Proganochelyoidea* к более прогрес-

сивным формам. Височной вырезки нет, или она зачаточная. Чешуйчатая кость контактирует с теменной. Таз не слит с пластроном. Панцирь относительно уплощенный. Невральные пластинки обычно узкие, шестиугольные, с короткими передне-боковыми сторонами. Одна-две надхвостовые пластинки. Мезопластроны имеются. Ширина позвоночных щитков превышает их длину. В области мостов ряд дополнительных, подкраевых щитков. Обычно непарный межглоточный щиток разделяет глоточные щитки; последние сравнительно большие. Шов между плечевыми и грудными щитками почти всегда проходит позади энтопластрона, между грудными и брюшными — по мезопластроном. Шов между брюшными и бедренными щитками прямой, поперечный. Юра — мел. Три подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО PLEUROSTERNINAE COPE, 1868

Малоспециализированные пресноводные черепахи. Ушная вырезка не замкнута. Носовое отверстие непарное. Акромийон длинный. Панцирь без фонтанелей. Юра — мел.

Pleurosternon Owen, 1853 (= ? *Megasternon* Gray, 1844; = *Megasternum* Lydekker, 1889; = *Pleurosternum* Lydekker 1889; = *Digerthum* Cope, 1870). Тип рода — *Platemys bullocki* Owen, 1842; в. юра, Англия. Крупные черепахи с длиной карапакса до 40—48 см. Карапакс овальный, сильно уплощенный. Невральные пластинки шестиугольные, узкие. Иногда одна из невральных пластинок выпадает, так что соответствующие реберные пластинки соприкасаются друг с другом. Последняя восьмая невральная пластинка часто сращена с первой надхвостовой. Загривкового щитка нет. Краевые щитки заходят на дистальные концы реберных пластинок. Пластрон соединен с карапаксом мостом умеренной длины (примерно две трети ширины пластрона). Мезопластроны хорошо развиты и контактируют по средней линии. Энтопластрон большой. Задняя доля пластрона вырезана. Подкраевые щитки располагаются на пластинках пластрона и частично на краевых пластинках. Коракоид сильно расширен дистально. Акромияльный отросток идет под прямым углом к лопатке. Лобковые кости сочленяются с ксифиластроном (рис. 371). Четыре вида. В. юра — мел З. Европы.

Platyhelys Wagner, 1853 (= *Helemys* Rütimeyer, 1859). Тип рода — *Platyhelys oberndorferi* Wagner, 1853; н. юра, Германия

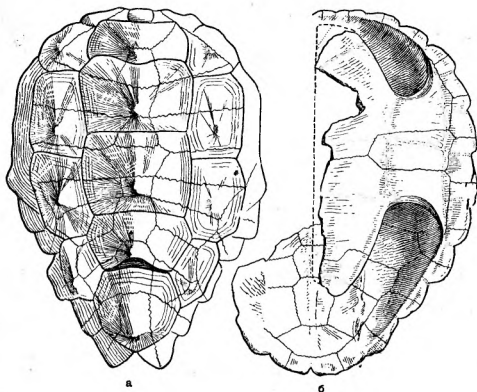


Рис. 372. *Platyhelys oberndorferi* Wagner:

а — карапакс, б — пластрон (x0,4). В. юра Германии (а — Lydekker, 1889; б — Lang u. Rüttimeyer, 1867)

(Бавария). Среднего размера черепахи (карапакс до 24 см) с несколько уплощенным панцирем. Карапакс сердцевидный. Невральные пластинки неправильных очертаний; ширина их обычно превышает длину. На карапаксе — костные бугорки, расположенные в пять продольных рядов, соответствующих пяти продольным рядам щитков. Пластрон крестовидный, соединенный с карапаксом короткими мостами, простирающимися между четвертой и седьмой краевыми пластинками. Мезопластроны не контактируют по средней линии (рис. 372). Три вида. Юра З. Европы.

Glyptops Marsh, 1890. Тип рода — *G. ornatus* Marsh, 1890; в. юра; США (Вайоминг). Мелкие и средние черепахи (карапакс от 12 до 37 см) с сильно уплощенным, почти круглым панцирем. Наружная поверхность его шероховата. Невральные пластинки шестиугольные. Загривковый щиток есть. Краевые щитки не заходят на реберные пластинки. Пластрон соединен с карапаксом длинными мостами (длина их примерно равна ширине пластроны) и подпорками, достигающими ребер-

ных пластинок; подмышечные — первой, а паховые — места соединения пятой и шестой.

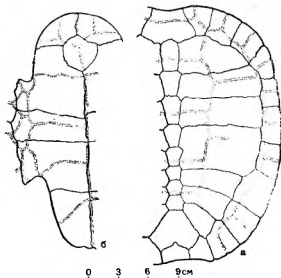


Рис. 373. *Glyptops plicatulus* (Cope):

а — карапакс, б — пластрон. В. юра С. Америки (Hay, 1908)

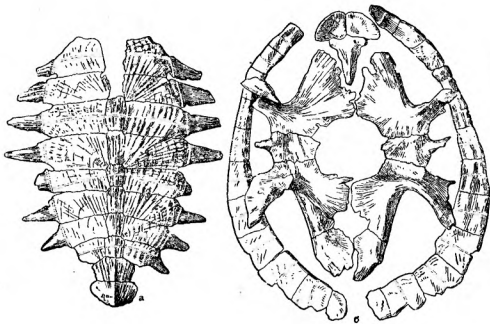


Рис. 374. *Desmemys bertelsmanni* Wegner:

а — карапакс, б — пластрон (x6,65). Н. мел Германии (Wegner, 1911)

Мезопластроны соединяются по средней линии. Задняя доля пластрона слабо вырезана. Подкраевые щитки помещены почти целиком на пластинках пластрона. Таз не соединен швом с пластроном (рис. 373). Шесть видов. В. юра — н. мел С. Америки; в. юра 3. Европы; ? в. мел Китая.

? *Protochelys* Lydekker, 1889; ср. юра 3. Европы. *Naomichelys* Hay, 1908; ? *Probaena* Hay, 1903 — оба из в. юры С. Америки. ? *Archaeochelys* Lydekker, 1889; ? *Trachydermochelys* Seeley, 1869 (= *Plastremys* Owen, 1881) — оба из н. мела 3. Европы. ? *Helochelys* Meyer, 1854; в. мел 3. Европы.

ПОДСЕМЕЙСТВО DESMEYDINAE WILLIAMS, 1950

Морские черепахи. Череп неизвестен. Акромион длинный. Панцирь с фонтанелями. Н. мел.

Desmemys Wegner, 1911. Тип рода — *D. bertelsmanni* Wegner, 1911; н. мел. Германия (Вестфалия). Небольшие черепахи (с карапаксом до 18 см длины и 15 см ширины). Панцирь овальный, сильно уплощенный; краевые пластинки лежат почти в горизонтальной плоскости. Между реберными и краевыми пластинками среднего размера фонтанели. Вторая заднехвостовая пластинка налегает на задние

краевые и хвостовую пластинку, но не соединяется с ними швами. Пластрон с мезопластроном, соприкасающимися друг с другом. Гипопластроны посылают к карапаксу зубчатые крылья, разделенные фонтанелью и, видимо, соединенные связками со спинным щитом. В пластроне большая центральная фонтанель и две меньшего размера впереди и позади от нее. Таз соединен с панцирем связками (рис. 374). Один вид.

ПОДСЕМЕЙСТВО KALLOKIBOTINAE WILLIAMS, 1950

Носовое отверстие разделено восходящими отростками предчелюстных костей. Слуховая вырезка замкнутая. Акромион короткий и крепкий. Панцирь без фонтанелей. В. мел.

Kallokiboton Nopcsa, 1923 (= *Kallokibotium* Nopcsa, 1923). Тип рода — *K. bajazidi* Nopcsa, 1923; в. мел, Венгрия. Крупные уклоняющиеся черепахи более или менее наземного облика. Височный вырезки нет совсем. Шейные позвонки с сильными поперечными отростками. Коракоид не расширен дистально. Таз более или менее сильно контактирует с пластроном. Рёбра височного окостеневает. Плечевая и бедренная кости с хорошо сформированными суставными поверхностями. Пальцы задней

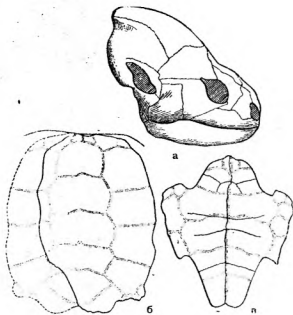


Рис. 375. *Kalliokeboton bajazidi* Nopcea:

а — череп сбоку; б — карапакс; в — пластрон, уменьшено.
В. мел Венгрии (Hüppe, 1856)

конечности с когтями. Задний край карапакса несколько вырезан. Мезопластроны контактируют по средней линии. Межглоточные щитки парные (рис. 375). Один вид.

СЕМЕЙСТВО PLESIOCHELYIDAE BAUR, 1888

Очень примитивные пресноводные черепахи, возможно, предковые к *Thalassemydidae*. Чешуйчатые кости не соприкасаются с теменными, однако крыша черепа в височной области полная за счет расширения заднеглазничных костей. Лобковые кости обычно сращены с пластроном. Невральных пластинок семь-восемь; последняя пара реберных пластинок соприкасается друг с другом по средней линии. Две-три надхвостовые пластины. Пластрон во взрослом состоянии часто без фонтанелей. Мосты относительно широкие. Энтопластрон маленький. Мезопластроны нет. Обычно имеются подкраевые щитки. Межглоточные щитки парные. Шов между брюшными и бедренными щитками проходит вблизи шва между гио- и гипопластроном, затем загибается назад и наружу к паховой вырезке. В. юра — н. мел.

Plesiochelys Rütimeyer, 1873 (= *Parachelys* Meyer, 1864; = *Stylenys* Maack, 1869, = *Wincania* Gray, 1870; = *Tholomys* Andrews, 1921). Тип рода — *Plesiochelys solodurensis*

Rütimeyer, 1873; в. юра, Швейцария. Крупные черепахи (с длиной карапакса до 41—49 см). Панцирь умеренно выпуклый, массивный, почти круглый, овальный или сердцевидный. Загрявковая пластинка слабо выемчатая, ширина ее превышает длину. Восемь невральных пластинок, как правило, длинных и узких. Обычно три, реже два надхвостовых щитка. Позвоночные щитки умеренной ширины: обычно она не больше чем вдвое (а часто и меньше) превышает их длину. Пластрон соединен с карапаксом длинными мостами, простирающимися между третьей и шестой краевыми пластинками, и подпорками, достигающими первой и пятой реберных пластинок. Ширина энтопластрона больше его длины. Гиопластрон относительно длинный. В пластроне иногда может быть фонтанель. Межглоточный щиток парный. Подкраевые щитки (в числе четырех) узкие, и, как правило, не заходят на краевые пластинки (рис. 376). Двадцать три вида. В. юра — н. мел. 3. Европы; в. юра Китая.

Hylaeochelys Lydekker, 1889 (= *Brodiechelys* Nopcea, 1928; = *Plastreremys* Owen, 1881). Тип рода — *Pleurosternon latiscutata* Owen, 1853; в. юра, Англия. Среднего размера черепахи (карапакс от 20 до 50 см длины) с умеренно массивным панцирем. Загрявковая пластинка вырезана спереди. Невральные пластинки длинные и узкие, обычно их семь (редко восемь), так что последняя пара реберных пластинок встречается по средней линии. Третья пара реберных пластинок может также контактировать по средней линии, разделяя ряд невральных пластинок. Имеются две надхвостовые пластинки. Позвоночные щитки очень широкие; обычно их ширина вдвое-втрое превышает длину. Энтопластрон узкий, ромбовидный. Гиопластроны короткие. Подкраевые щитки короткие, заходящие на краевые пластинки (рис. 377). Шесть видов. В. юра — н. мел Европы.

Craspedochelys Rütimeyer, 1873. Тип рода — *C. picteti* Rütimeyer, 1873; в. юра, Швейцария. Крупные черепахи с широким, несколько угловатым в очертаниях панцирем. Карапакс слабоопуклый. Краевые пластинки в области мостов очень широкие, прямоугольные и необычайно массивные. Пластрон с центральной фонтанелью. Подмышечная подпорка достигает середины первой реберной пластинки. Три вида. В. юра 3. Европы.

Tienfuchelys Young et Chow, 1953; в. юра Китая. ? *Scutemys* Wiman, 1930; ? *Sinemys* Wiman, 1930 — оба из н. мела Китая.

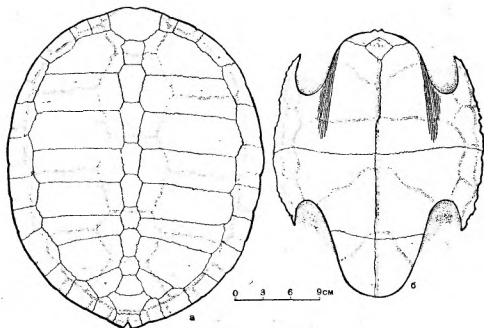


Рис. 376. *Plesiochelys brodiei* Lydekker:
а — карапакс; б — пластрон. В. юра Англии (Lydekker, 1889)

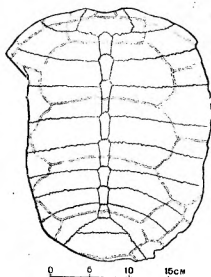


Рис. 377. *Hylaeochelys latiscutata* (Owen).
Карапакс. В. юра Англии (Owen, 1853)

СЕМЕЙСТВО THALASSEMYDIDAE RÜTIMEYER, 1873

Первая многочисленная группа сравнительно слабо специализированных морских черепах, занимавшая в мезозойских морях место

современных Cheloniidae; лишь немногие были, видимо, пресноводными. Височная область крыши черепа вырезана, большая часть ее образована увеличенными заглазничными костями; обычно, если не всегда, нет чешуйчато-теменного контакта. По крайней мере у некоторых форм ушная вырезка замкнутая. Таз не слит с пластроном. Плечевая кость с несовершенной развитой головкой; тело кости слабо изогнутое; латеральный и медиальный отростки малы, и первый из них не сдвинут дистально, как у современных морских черепах, а находится на уровне головки. Пальцы задних конечностей умеренно длинные, с когтями. Фаланги с мышечками. Панцирь уплощенный. Между реберными и краевыми пластинками располагаются маленькие или среднего размера фонтанели. Невральные пластинки маленькие, число их варьирует от восьми до нуля. Пластрон подвижно соединен с карапаксом подпорками. Мезопластронов нет. Обычно в пластроне имеется центральная фонтанель. В. юра — мел.

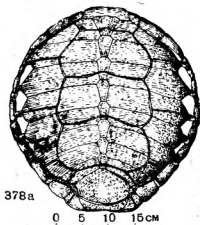
Thalassemys Rütimeyer, 1859 (= *Enaliichelys* Seeley, 1869). Тип рода — *Thalassemys hugii* Rütimeyer, 1859; в. юра, Швейцария. Крупные черепахи (с карапаксом длиной до 65 см). Панцирь тонкий, сравнительно уплощенный, иногда со слабой вырезкой спереди.

Невральные пластинки более или менее удлиненные, главным образом шестиугольные, с короткими передне-боковыми сторонами. Задние невральные пластинки не образуют крышеобразного гребня. Реберные пластинки хорошо развиты; концы ребер едва выступают за их дистальные края. Краевые фонтанели небольшие. Позвоночные щитки умеренной ширины. Краевые щитки широкие. В пластроне очень большая центральная фонтанель и пара боковых несколько меньшего размера. Первая и пятая реберные пластинки с впадинами для подпорок (рис. 378). Пять видов. В. юра 3. Европы.

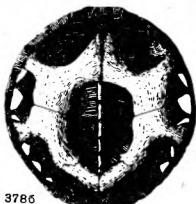
Eurysternum Meyer, 1839 (= *Aplax* Meyer, 1843; = *Hydropelta* Meyer, 1852; = *Acichelys* Meyer, 1854; = *Achelonia* Meyer, 1860; = *Palaeomedusa* Meyer, 1860; = *Euryaspis* Wagner, 1861). Тип. рода — *Eurysternum wagleri* Meyer, 1839; в. юра, Германия (Бавария). Мелкие и крупные черепахи (карапакс от 16 и, возможно, до 80 см длины) с уплощенным, отчетливо вырезанным спереди панцирем. Невральные пластинки удлиненные, обычно шестиугольные, с короткими передне-боковыми сторонами; задние не образуют крышеобразного гребня. Реберные пластинки умеренно или хорошо развиты. Краевые фонтанели варьируют в размерах. Позвоночные щитки очень широкие. Краевые щитки узкие и длинные. В пластроне большие центральная и боковые фонтанели (рис. 379). Один, возможно, несколько видов. В. юра 3. Европы.

Tropidemys Rütimeyer, 1873. Тип. рода — *T. langi* Rütimeyer, 1873; в. юра, Швейцария. Среднего и крупного размера черепахи (карапакс от 30 до 60 см длины) с уплощенным панцирем. Невральные пластинки крайне уплощенные, шестиугольной формы (передне-боковые стороны равны задне-боковым); задние из них образуют крышеобразный гребень. Реберные пластинки хорошо развиты; концы ребер едва выступают за их дистальные края. Краевые фонтанели (если присутствуют) маленькие. Позвоночные щитки узкие. Пластрон часто без фонтанелей. Мосты широкие, простирающиеся между третьей и восьмой краевыми пластинками. Пять видов. В. юра — в. мел 3. Европы.

Idiochelys Meyer, 1839 (= ? *Chelonemys* Jourdan, 1862). Тип. рода — *Idiochelys fitzingeri* Meyer, 1839; в. юра, Германия (Бавария). Небольшие черепахи (с карапаксом, достигающим 18 см длины). Загривковая пластинка глубоко вырезана. Невральные

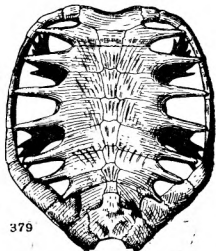


0 5 10 15cm



378б

0 5 10 15cm



379

Рис. 378. *Thalassernys marina* Fraas:
а — карапакс; б — пластрон. В. юра
Германии (Abel, 1927)

Рис. 379. *Eurysternum wagleri* Meyer.
Панцирь сверху (× 0,4). В. юра Германия (Abel,
1927)

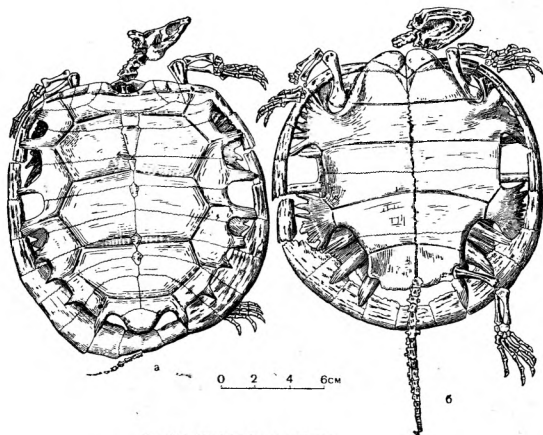


Рис. 380. *Idiochelys fitzingeri* Meyer:

а — карапакс; б — пластрон. В. юра Германии (Lortet, 1892)

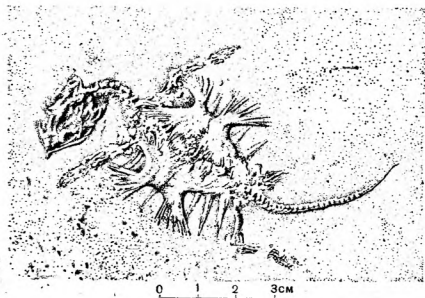


Рис. 381. *Yuxartemys longicauda* Riabinin.

Скелет снизу. В. юра СССР (Ю. Казахстан) (Рябинин, 1946)

пластинки короткие, их обычно меньше семи. Ряд невральных пластинок часто прерывается. До зрелого возраста, по видимому, в карапаксе сохраняются относительно большие краевые фонтанели. Позвоночные щитки очень широкие. В пластроне имеются лишь боковые фонтанели. Подкраевые щитки (если присутствуют) широкие и заходят на краевые пластинки. Хвост длинный. Число фаланг в передней лапе: 2, 2, 3, 3, 3 (рис. 380). Один вид.

Yaxartemys Riabinin, 1948. Тип рода — *Y. longicauda* Riabinin, 1948; в. юра, Ю. Казахстан (хр. Каратау). Маленькие (общая длина около 12 см) пресноводные черепахи со слабо развитым карапаксом. Ребра ланцетовидные, с продольной струйчатостью на поверхности. Пластрон с маленькой ромбовидной центральной фонтанелью и парой боковых. Гио- и гипопластроны сильно изогнутые, с лучистыми отростками на наружных и внутренних краях. Череп длинный, суженный спереди. Задние конечности немного короче передних. Хвост очень длинный (рис. 381). Один вид.

Возможно, синоним *Idiochelys*.

? *Anaphotidemys* Hay, 1905 (= *Chelonides* Maack, 1869); *Siegochelys* Lydekker, 1889 — мааб из в. юры 3. Европы. *Pelobatochelys* Seeley, 1875; в. юра — н. мел 3. Европы. ? *Cimochelys* Owen, 1842 (= *Cimolichelys* Woodward, 1888); н. мел 3. Европы. *Manchurochelys* Endo; н. мел В. Азии. ? *Pigmacochelys* Laube, 1896; ? *Proeretmochelys* Dollo, 1903; *Sontiochelys* Stache, 1905 — все из в. мела 3. Европы.

СЕМЕЙСТВО APERTOTEMPORALIDAE ROMER,

1956

Небольшая группа специализированных морских черепах, близких к *Thalassemydidae*. Череп длинный, с очень короткой лицевой частью. Височная область крыши черепа очень сильно вырезана сзади. Ушная вырезка замкнутая. Юра (?) — мел.

Chitraccephalus Dollo, 1884; юра или н. мел 3. Европы. *Apertotemporalis* Stromer, 1934; в. мел С. Америки.

НАДСЕМЕЙСТВО BAENOIDEA

Поздняя группа амфихелидий, включающая прогрессивных черепах с явной водной специализацией, по ряду признаков сходных с современными морскими черепахами; по-видимому, обитатели пресных вод.

Череп широкий и короткий, без особой скульптуры. Крыша черепа полная или вырезанная сзади, но чешуйчатая кость обычно соединяется с теменной. Нет заднелобных и надвисочных костей. Слезные кости, может быть, иногда имеются. Наружное носовое отверстие непарное. Квадратная кость типично развита. Ушная вырезка обычно не замкнута. Зубы отсутствуют. Шейные позвонки с хорошо сформированными суставами, без свободных шейных ребер. Последний шейный позвонок не связан с загривковой пластинкой. Хвостовые позвонки преимущественно опистоцельные. Плечевой пояс типично черепашьего типа: нет клейтрума и коракоидного отверстия; акромийон и коракоид удлинены. И лобковые, и седалищные кости соединяются непрерывным симфизом. Таз не слит с пластроном, но может находиться в более или менее тесном контакте с ним. Панцирь уплощен, обычно не редуцирован. Невральные пластинки шире, чем у предшествующего надсемейства; в норме их восемь, иногда бывает дополнительная предневральная пластинка. 12, реже 11 пар краевых пластинок. Две нахвостовые пластинки. Пластрон соединен с карапаксом мостами и широкими, сильными подпорками, обычно достигающими реберных пластинок. Эпипластроны и энтопластроны в типе больше, чем у предшествующего надсемейства. Обычно имеется одна пара мезопластронов, реже они отсутствуют. Почти всегда есть подкраевые щитки. Расположение щитков в передней части пластрона варьирует, но межглоточные щитки обычно развиты. Шов между плечевыми и грудными щитками проходит позади энтопластрона. Н. мел — эоцен и плейстоцен. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО BAENIDAE COPE, 1873

Череп нормальной формы, без рогообразных выступов в височной и затылочной областях. Височная вырезка варьирует. Ушная вырезка незамкнутая. Н. мел — эоцен. Роды *Boremys*, *Neurankylus*, *Thescelus* и *Charitemys* иногда выделяют в особое семейство *Neurankylidae*, характеризующееся тем, что четвертый и восьмой шейные позвонки двояковыпуклые, а задний край карапакса закруглен (Williams, 1950; Romer, 1956).

Baena Leidy, 1870. Тип рода — *B. arenosa* Leidy, 1870; в. мел, США (Вайоминг). Среднего размера черепахи (с длиной карапакса до 25—37 см). Череп широкий, с неразвитой височной вырезкой. Имеется контакт между чешуйчатой и теменной костями. Скуловая

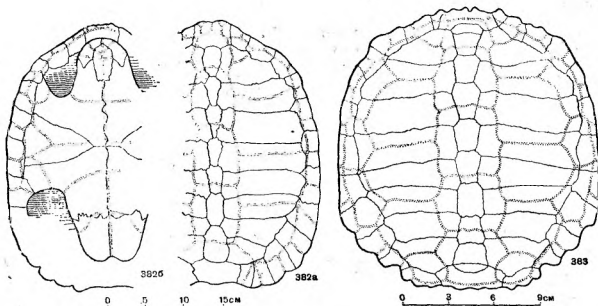


Рис. 382. *Baena riparia* Hay;
а — карапакс; б — пластрон. Ср. юген США (Hay, 1906)

Рис. 383. *Boremys pulchra* Lamb.
Карапакс. В. мел Канады (Lambe, 1914)

часть входит в край глазницы. Альвеолярная поверхность верхней челюсти умеренной ширины, с медиальным гребнем. Хоаны открываются на уровне переднего края глазниц. Четвертый шейный позвонок амфицельный, восьмой — процельный. Седалищная и лобковая кости, видимо, входили в ямки на внутренней поверхности ксифипластронов. Карапакс более или менее овальный, с несколько выемчатым задним краем. Загрядковая пластинка контактирует с первой невралью. Предневральная пластинка нет. Надкраевые щитки отсутствуют. Передняя доля пластрона не выступает за край карапакса. Задняя доля слабовеямчатая. Мезопластроны большие, расширенные латерально; обычно они контактируют по средней линии. Межглоточный щиток парный. Имеется три-четыре подкраевых щитка (рис. 382). 18 видов. В. мел — юген С. Америки.

Chisternon Leidy, 1872. Тип рода — *Baena undata* Leidy, 1871; юген, США (Вайоминг). Крупные черепахи (с карапаксом до 49 см длины). Череп почти такой же, как у предшествующего рода, но альвеолярная поверхность верхней челюсти почти плоская. В карапаксе имеется дополнительная предневральная пластинка. На месте первого позвоночного щитка предшествующего рода имеются два, расположенные друг за другом. Иногда перед

первой парой реберных щитков есть дополнительная пара. Мезопластроны контактируют по средней линии (рис. 3666). Два-три вида. Юген С. Америки.

Boremys Lamb, 1906. Тип рода — *Baena pulchra* Lamb, 1902; в. мел. Канада (Альберта). Небольшие черепахи (карапакс около 20 см длины), близкие к *Baena*, но с предневралью пластинкой и рядом надкраевых щитков в карапаксе. Мезопластрон контактирует по средней линии (рис. 383). Три вида.

Neurankylus Lamb, 1902. Тип рода — *N. eximius* Lamb, 1902; в. мел. Канада (Альберта). Среднего и крупного размера черепахи (карапакс достигает 30—55 см длины). Четвертый и восьмой шейные позвонки двояковыпуклые. Восьмая невральная пластинка необычно велика. Девять пар реберных пластинок. Задний край карапакса закруглен. Три вида. В. мел. Канады и США (Нью-Мексико, Вайоминг).

Thesclaus Hay, 1908. Тип рода — *Th. instans* Hay, 1908; в. мел. США (Вайоминг). Сравнительно крупные черепахи (с карапаксом длиной до 40 см). Карапакс покрыт сверху эмалеподобным слоем, образующим скульптуру из точечных бугорков и бороздок. Передняя доля карапакса укорочена и вырезана в середине. По строению пластрона сходен с

Baena, но мосты широкие и простираются далеко вперед, так что подмышечные вырезки сильно укорочены, тогда как паховые — велики. Подпорки слабо развиты. Три вида. В. мел С. Америки.

Charitemys Н а у, 1908. Тип рода — *Ch. cap-tans* Hay, 1908; в. мел, США (Монтана). Черепахи, возможно, близкие к предшествующему роду, но с очень сильно развитыми подпорками: подмышечная поднимается почти до неврального края первой реберной пластинки, паховая не так высока, но все же достигает

внутренней поверхности пятой и шестой реберных пластинок. Один вид.

Eubaena Н а у, 1908. Тип рода — *Baena cephalica* Hay, 1904; в. мел, США (Вайоминг). Крупные черепахи с черепом, достигающим 7 см длины (примерно как у *Chisternon*). По строению черепа сходны с *Baena*, но височная область сильно вырезана, и нет контакта чешуйчатой и теменной костей. Скуловая кость не входит в край глазницы. Альвеолярная поверхность верхней челюсти широкая, вогнутая. Хоаны помещаются на уровне середины глазницы почти на одной трети расстояния от конца морды до затылочного мыщелка. Восьмой шейный позвонок двояковыпуклый. Панцирь известен плохо, но, видимо, сходен с таковым *Baena*. Имеются ли мезопластроны, неясно (рис. 384). Два вида. Некоторые авторы (Williams, 1950; Romer, 1956) выделяют этот род в семейство Eubaenidae.

?*Polythorax* Cope, 1876; в. мел С. Америки.
Chengyuchelys Young et Chow, 1953; ? н. мел Китая.

СЕМЕЙСТВО MACROBAENIDAE SUKHANOV, FAM. NOV.

Небольшая группа черепах, по ряду признаков близкая к некоторым Тохочелияне, с черепом, типичным для Baenidae, но с сильно суженными в середине крыловидными костями, передне-боковые края которых снабжены направленными назад отростками. Височная вырезка слабая; чешуйчатая кость соприкасается с теменной. Носовых костей нет. Ушная вырезка незамкнутая. На вентральной поверхности базисфеноида и основной затылочной кости большая, глубокая ромбическая яма, подобная имеющейся у современных морских черепах. *Epirubis* и *hypoischium* окостеневают. Таз контактировал с ксифипластроном, где имеются ямки для отростков седищных костей. Невральные пластинки почти прямоугольные, длина их несколько превышает ширину. Две крупные трапециевидные надхвостовые пластинки, прилегающие друг к другу своими длинными основаниями. Краевых пластинок 11 пар. Пластрон крестообразный, с небольшим клиновидным энтопластроном и маленькими, узкими эпипластрономы. Мезопластронов нет. Эоцен.

Macrobaena Tatarinov, 1959. Тип рода — *M. mongolica* Tatarinov, 1959; н. эоцен, Монголия (Наран-Булак). Крупные пресноводные черепахи (с карапаксом до 55 см). Лобные кости входят в край глазниц. Швы между костями черепа прямые, поперечные. Затылочный

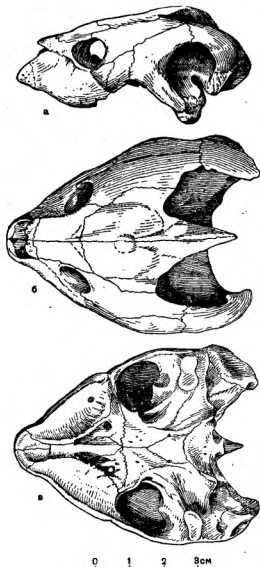


Рис. 384. *Eubaena cephalica* Hay.

Череп: а — сбоку, б — сверху, в — снизу. В. мел США (Hay, 1908)

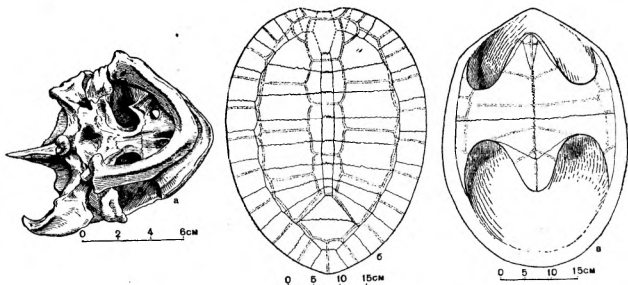


Рис. 385. *Macrobaena mongolica* Tatarinov:

а — череп снизу; б — карапакс; в — пластрон. Н. зоен Монголии (Татаринов, 1959)

гребень, видимо, соединялся связками с остистыми отростками передних шейных позвонков. На альвеолярной поверхности верхней челюсти сильный медиальный гребень. Второй и третий шейные позвонки опистоцельные, четвертый — двояковыпуклый, остальные процельные. Передние хвостовые позвонки процельные, пятый — амфицельный, остальные опистоцельные. Спинальный щит округлый, несколько более широкий спереди и чуть заостренный кзади. Задняя доля пластрона не вырезана. Пять пар подкраевых щитков. Межглоточных щитков нет (рис. 385). Один вид.

СЕМЕЙСТВО MEIOLANIDAE BOULENGER, 1887

Специализированные черепахи с необычным черепом, в котором кости височной области крыши разрастаются назад, образуя своеобразный «воротник», прикрывающий шею. Кроме того, имеются более или менее развитые рогообразные выросты в теменной части черепа. Ушная вырезка замкнута. Носовые кости иногда отсутствуют. Сошник разделяет небные кости. Имеется более или менее развитая межптеригонидная щель, напоминающая межптеригонидную впадину *Triassochelys*. Хвост длинный, покрытый кожными оскотенениями в виде чехла. Хвостовые позвонки опистоцельные. Панцирь известен плохо. В мел — эоцен и плейстоцен.

Meiolania Owen, 1886 (= *Ceratochelys* Huxley, 1887; = *Miolania* Lydekker, 1889). Тип рода — *Meiolania platiceps* Owen, 1886; плейстоцен, Австралия. Крупные черепахи с черепом длиной свыше 20 см. В теменной области три пары выступов, из которых передняя пара — маленькая и шишковидная, вторая — большая и рогоподобная, а третья в виде тонких костных пластинок, почти соединяющихся по средней линии и образующих «воротник». Лопатка и акромион образуют тупой угол. Плечо с эктэпикондильярным отверстием. Края карапакса несколько зазубрены (рис. 386). Три вида. Плейстоцен Австралии.

Niolamia Ameghino, 1899. Тип рода — *N. argentina* Ameghino, 1899; в мел, Аргентина. Крупные черепахи с черепом, превышающим 16 см в длину. «Воротник» сильно развит, длина черепа с воротником превышает 27 см. Две пары рогообразных выростов (рис. 387). Один вид.

Crossochelys Simpson, 1937. Тип рода — *C. corniger* Simpson, 1937; эоцен, Аргентина. Крупные черепахи с черепом свыше 10 см в длину, близкие, по-видимому, к *Niolamia*, но с отверстиями между теменными, чешуйчатыми и верхнезатылочной костями. Рогообразные выступы значительно короче, а «воротник» толще и менее обширен (рис. 388). Один вид.

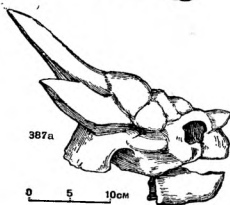
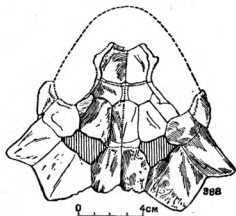
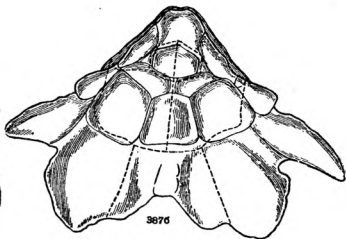
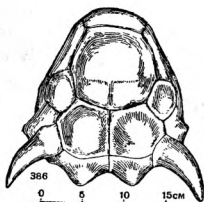


Рис. 386. *Meiolania platyceps* Owen.

Череп сверху. Плейстоцен Австралии (по Simpson, 1936)

Рис. 387. *Niotania argentina* Ameghino.

Череп: а — сбоку, б — сверху. В. мел. Аргентины (а — по Simpson, 1936; б — Woodward, 1901)

Рис. 388. *Crossoschelys corniger* Simpson.

Череп сверху. Эоцен Аргентины (Simpson, 1936)

ПОДОТРЯД CRYPTODIRA. СКРЫТОШЕЙНЫЕ

Наиболее прогрессивная и многообразная группа черепов современного облика; пресноводные, морские или наземные. Височная область крышки черепа часто вырезана сзади, редко полная. Контакт теменных и чешуйчатых костей обычно отсутствует (кроме морских черепов с возможно вторично разросшейся крышей черепа). Иногда теряется также контакт чешуйчатых и заглазничных костей. Носовые кости только у примитивных морских черепов. Слезные всегда отсутствуют. Предлобные кости с нисходящими отростками, контактирующими с сошником. Крыловидные кости обычно более или менее сужены в середине

своей длины, не имеют направленных вверх боковых крыльев и простираются далеко назад, отделяя квадратные кости от базисфеноида. Отверстия внутренних сонных артерий смещены далеко назад. Верхние крыловидные кости обычно имеются. Ушные вырезки незамкнутые или замкнутые. Сочленовные поверхности нижней челюсти нормального вогнутого типа; им соответствуют выпуклые мышечки квадратных костей. Пластинчатые кости обычно рудиментарны или отсутствуют, зубные часто сращены и во многих случаях занимают большую часть наружной поверхности нижней челюсти. Шея изгибается в вертикальной плоскости. Поперечные отростки шейных позвонков обычно рудиментарны. Остистые отростки задних шейных позвонков низкие. Зигапофизы широко расставлены. Суставные поверх-

ности тел позвонков хорошо сформированы и часто двойные в задней половине шеи. Первый шейный позвонок иногда сращен с зубовидным отростком эпистрофея. Крестцовые ребра хорошо развиты, обычно отходят только от невральные дуги. Хвостовые позвонки, как правило, прощельные, но иногда опистощельные. Таз никогда не срастается ни с карапаксом, ни с пластроном. Панцирь часто полный, но у водных форм (особенно морских) сильно редуцирован. Мезопластронов нет. Мел — ныне. Четыре надсемейства.

НАДСЕМЕЙСТВО TESTUDINOIDEA. НАЗЕМНЫЕ ЧЕРЕПАХИ

Пресноводные и наземные черепахи, составляющие подавляющее большинство современных и значительную часть третичных форм. Носовых костей нет. Предлобные кости всегда соприкасаются друг с другом. Височная вырезка почти всегда сильно развита, в редких случаях крыша черепа почти полная за счет увеличенных глазничных костей. Чешуйчатые кости никогда не соприкасаются с теменными. Челюстные кости могут соединяться с квадратноскуловыми. Ушная вырезка у многих замкнутая. Чешуйчатая часть барабанной полости хорошо развита. Предчелюстные кости не сращены. Сошник контактирует с ними, разделяя хоаны и почти во всех случаях небные кости. Крыловидные кости соединяются по средней линии, отделяя базисфеноид от небных костей; они несколько сужены посредине своей длины. Позади небных костей крыловидные кости соединяются с задним краем челюстных. Небно-носовые и задние небные отверстия варьируют в размерах; последние иногда отсутствуют. Зубная кость у многих разрастается далеко назад по наружной поверхности нижней челюсти, вытесняя надугловую кость. Венечная кость хорошо развита. Тело подязычной кости хрящевое или костное, распадающееся иногда на различное число окостенений (одно, три или четыре). Шея относительно длинная, один-два шейных позвонка двояковыпуклые, два-три сустава между шейными позвонками двойные. Епирибис хрящевой или костный, иногда редуцированный. Конечности никогда не бывают вислообразными. Плечевая кость обычной формы. Фаланги короткие. Фаланговая формула варьирует от 2, 3, 3, 3, 3 до 2, 2, 2, 1 или даже 1, 2, 2, 2, 1 — в кисти и до 2, 2, 2, 0 — в стопе. На лапах обычно по четыре или пять когтей. Панцирь без фонтанелей. Всегда имеются роговые щитки. Мосты более или менее хорошо развиты. Мел — ныне. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО DERMATEMYDIDAE GRAY, 1870

По-видимому, сборная группа, преимущественно меловых и раннетретичных пресноводных черепах, как примитивных, так и с явными чертами специализации. Височная вырезка большая и чешуйчатая кость не соприкасается с теменной и заглазничной. Лобные кости входят в край глазниц. Челюстная кость не соединяется с квадратноскуловой. Альвеолярная поверхность верхней челюсти широкая, с гребнем. Ушная вырезка незамкнутая. Нет отверстия между передней и заднеушными костями для выхода височной артерии. Зубная кость занимает большую часть наружной поверхности нижней челюсти. В шее только один двояковыпуклый позвонок. Восьмой шейный позвонок спереди с двойной вогнутой поверхностью. Десятое спинное ребро не слито с соответствующей реберной пластинкой. Хвостовые позвонки прощельные. На хвосте нет кожных окостенений. Симфизы лобковых и седловидных костей широко разделены и связаны лишь хрящом. Интертрохантерная яма бедренной кости примитивная, широко открытая. Пальцы несколько удлинены. Загрявковая пластинка обычно с короткими реброобразными отростками, подстилающими первые краевые пластинки (их нет у *Dermatemys*). Невральные пластинки шестугольные, число их обычно уменьшено так, что часть реберных пластинок может контактировать по средней линии. Краевых пластинок обычно 11 пар, реже 10. Краевых щитков 12 пар. Пластрон соединен с карапаксом швом или связками. Передние и задние доли пластрона обычно несколько сужены и укорочены (у *Dermatemys* они широкие и длинные). Энтопластрон широкий и большой. Почти всегда имеется полный ряд подкраевых щитков. Расположение щитков в передней части пластрона сильно варьирует: в исходном типе имеются межгоровые, горловые и плечевые щитки, у других форм часть их (или все) сливаются друг с другом. В юра — ныне. В ископаемом состоянии около 20 родов. Некоторые формы по облику близки к *Pleurosternidae* и, возможно, *Baenidae*, другие (*Hoplochelys* и *Baptemys*) имеют некоторое сходство с *Chelydridae*.

Понимание группы затрудняется тем, что у ископаемых форм черепа неизвестны, а единственный современный род *Dermatemys* не совсем типичен для семейства.

Basilemys Hay, 1902. Тип рода — *Compsemys variolosus* Cope, 1876; в мел (маастрихт), С. Америка. Большие (карапакс до 80 см длины) черепахи с уплощенным овальным панцирем. Края панциря сильно утолщены, особенно

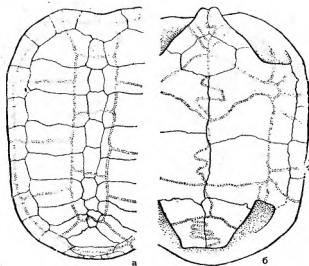


Рис. 389. *Basilemys sinuosa* Riggs:

а — карапакс; б — пластрон ($\times 0,1$). В. мел США (Langston, 1956)

в области эпипластронов. Карапакс с сильно выраженной мелкоячеистой скульптурой. Восемь (иногда меньше) невральных и две три надхвостовые пластинки. Последние реберные пластинки могут соприкасаться по средней линии. Загрявковый щиток очень мал. Доли пластрона короткие, передняя несколько заострена. Мосты широкие. Межплаточные щитки есть (парные или нет). Грудные щитки очень широки медиально, но узки латерально. Из подкраевых щитков присутствуют лишь подмышечный и паховой (рис. 389). Четыре вида. В. мел С. Америки; ? мел Японии.

Adocus Cope, 1868. Тип рода — *Emys beatus* Leidy, 1865; в. мел, США (Нью-Джерси). Крупные (карапакс около 50 см длины) черепахи с удлиненным карапаксом. Седьмая невральная пластинка утрачена и часть реберных пластинок контактирует по средней линии. Большая часть краевых щитков прикрывает латеральные края реберных пластинок. Доли пластрона короткие и относительно узкие. Задняя доля невыемчатая. Горловые щитки разделены межгорловыми. Головки ребер, кроме второго спинного ребра, рудиментарные (рис. 390). Около 13 видов. В. мел С. Америки; в. мел — зоен Монголии.

Agomphus Cope, 1871 (= *Amphiemys* Cope, 1877). Тип рода — *Emys turgidus* Cope, 1869; в. мел, США (Нью-Джерси). Среднего размера (карапакс до 30 см длины) черепахи с тяжелым и толстым панцирем. Карапакс

овальный и сильно выпуклый, нескульптированный. Уменьшенное число невральных пластинок (как у *Adocus*). Задние краевые щитки не прикрывают латеральных частей реберных пластинок. Грудные щитки достигают спереди эпипластронов. Головки ребер более сильно развиты, чем у *Adocus* (рис. 391). Восемь видов. В. мел. С. Америки.

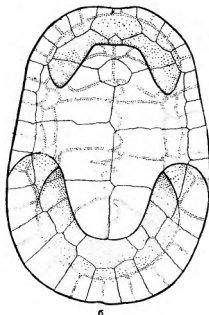
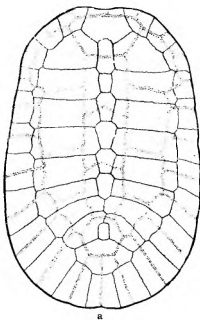


Рис. 390. *Adocus punctatus* Marsh:

а — карапакс; б — пластрон ($\times 0,15$). В. мел США (Hay, 1908)

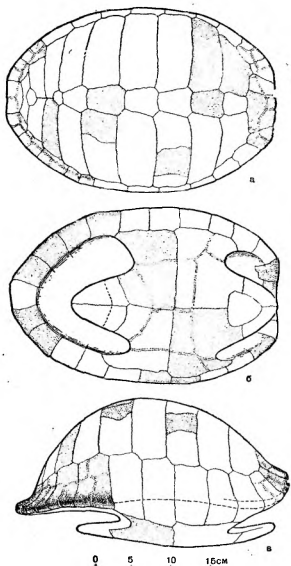


Рис. 391. *Agomphus tardus* Wieland;

а — карапакс; б — пластрон; в — панцирь сбоку
В мел США (Wieland, 1905)

Lindholmemys Riabinin, 1935. Тип рода — *L. elegans* Riabinin, 1935; в. мел, Ср. Азия (Кызыл-Кумы). Небольшая черепаха (панцирь 20 см длины). Карапакс продолговатый. Восемь невральных пластинок; седьмая разделена на две, дополнительная пластинка широкая, четырехугольная; надхвостовая пластинка одна. По краям карапакса между реберными и краевыми пластинками — небольшие фонтанели. Передняя доля пластрона относительно широкая, задняя — узкая. Межгорловые щитки не видны. Подпорки в панцире сильно развиты (рис. 392). Один вид.

Hoplochelys Hay, 1905. Тип рода — *Chelydra crassa* Cope, 1888; палеоцен, США (Нью-Мехико). Средней величины (карапакс около 30 см длины) черепахи с карапаксом, снабженным тремя продольными килями. Пластрон сильно редуцированный, крестообразный. Мосты узкие. Грудные щитки, возможно, соприкасаются с бедренными (рис. 393). Семь видов. Палеоцен С. Америки.

Baptemys Leidy, 1870. Тип рода — *B. wyomingensis* Leidy, 1870; эоцен, США (Вайоминг). Средние и крупные черепахи (длина карапакса от 30 до 45 см) с удлинено-овальным карапаксом. Восемь невральных пластинок. Краевые щитки не прикрывают латеральных краев реберных пластинок. Обе доли пластрона короткие и несколько суженные, задняя — без выемки. Межгорловые, горловые и плечевые щитки каждой стороны обычно слиты в один щиток (рис. 394). Три вида. Эоцен С. Америки.

Tretosternon Owen, 1842 (= *Tretosternum* Agassiz, 1842; = *Peltocelys* Dollo, 1884; = *Helochelydra* Nopcsa, 1928); в. юра — н. мел З. Европы. ? *Sinochelys* Wiman, 1930; н. мел Китая. *Heishanemys* Bohlin, 1953; *Peishanemys* Bohlin, 1953; *Tsaotsemys* Bohlin, 1953 — все из мела Китая. ? *Homorophus* Cope, 1871; *Zygoramma* Cope, 1870 — оба из в. мела С. Америки. *Compsemys* Leidy, 1857; в. мел — палеоцен С. Америки; ? *Alamosemys* Hay, 1908; ? *Kallistira* Hay, 1908; ? *Hotomorpha* Cope, 1872 — все из эоцена С. Америки. *Patanemys* Andrews, 1920 — эоцен З. Европы. ? *Trachyaspsis* Meyer, 1843; эоцен — миоцен Европы и Африки. *Deratemys* Gray, 1847 (= *Chloremys* Gray, 1871; = *Limnochelone* Werner, 1901); современный, Центр. Америка.

СЕМЕЙСТВО CHELYDRIDAE AGASSIZ, 1857.

КАЙМАНОВЫЕ ЧЕРЕПАХИ

Сравнительно небольшая группа преимущественно водных черепах с перепончатыми лапами. Височная вырезка варьирует. Чешуйчатая кость может контактировать с заднеглазничной. Челюстная кость может соединяться с квадратноскуловой. Лобные кости не входят в край глазниц. Альвеолярная поверхность верхней челюсти широкая, обычно без гребня. Зубная кость занимает почти всю наружную поверхность нижней челюсти; надугловая кость, соответственно, мало видна снаружи. В шее только один дзвонковидный позвонок. Восьмой шейный позвонок обычно спереди с двойной вогнутой поверхностью. Как правило, на спинных позвонках нет ребер. Хвостовые

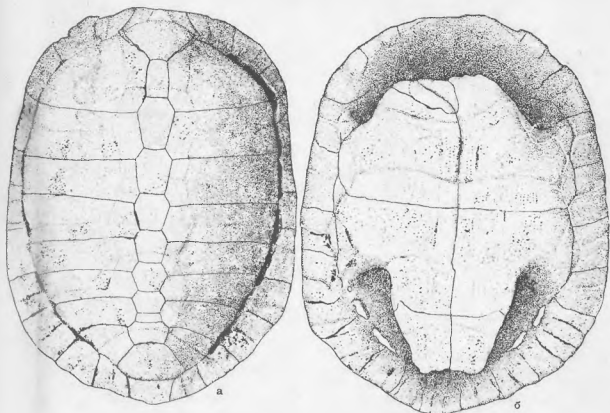


Рис. 392. *Lindholmtemys elegans* Riabinin:
а — карапакс; б — пластрон (X 0,5). В. мел СССР (Узбекистан)

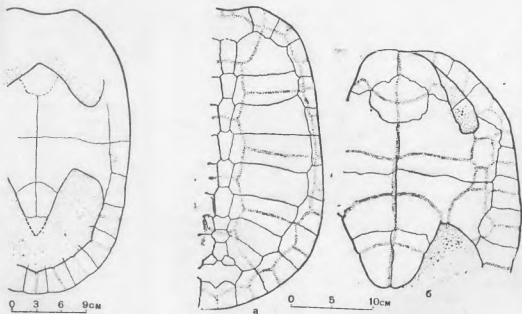
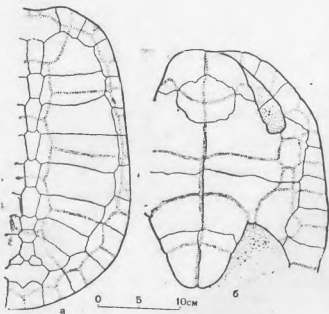


Рис. 393. *Hoplochelys saliens*
Hay.

Пластрон. Н. эocen США
(Hay, 1908)

Рис. 394. *Bapttemys wyomingensis* Leidy:
а — карапакс; б — пластрон. Эocen США (Hay, 1908)



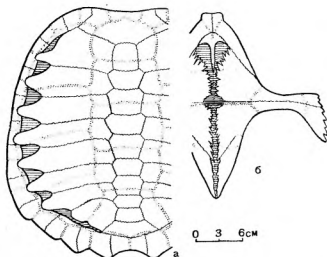


Рис. 395. *Chelydra serpentina* (Linnaeus):

а — карапакс; б — пластрон. Современный, 11. и С. Америка (Boulenger, 1889)

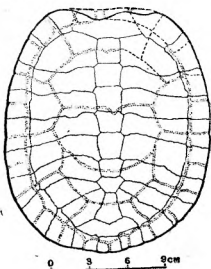


Рис. 396. *Acheronemys heckmani* Hay.

Карапакс. Миоцен США (Hay, 1908).

позвонки опистоцельные или процельные. Хвост покрыт кожными окостенениями. Интертрокхантерная яма бедренной кости примитивна, сильно развита. Конечности с несколько удлиненными фалангами. Панцирь несколько уплощен. Загрядковая пластинка с реброобразными боковыми отростками, подстилающими первые краевые пластинки. Невральных пластинок пять — восемь. Краевых щитков 11—12 пар. Пластрон часто крестообразный, реже нормальной формы и соединен с карапаксом швами или связками. Энтопластрон иногда отсутствует. Олигоцен — ныне. Три подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО CHELYDRINAE AGASSIZ, 1857

Собственно каймановые, или кусающиеся, черепахи с большой головой и мощным клювом. Височная область крыши черепа сравнительно слабо вырезана; чешуйчатая кость контактирует с сильно увеличенной заглазничной костью. Челюстные кости соединяются с квадратноскуловыми. Отверстия между передне- и заднеушными костями для выхода височных артерий имеются. Ушная вырезка замкнутая. Вторичного нёба нет. Хвост длинный, позвонки его главным образом опистоцельные. Тазовый симфиз у молодых особей хрящевой, с возрастом лобковые кости могут вступать в контакт друг с другом. Тироидные окна разделены хрящом. Панцирь шероховатый, с тремя варьующими по величине костями, долго не окостеневающий. Восемь невральных пластинок, большей частью шестигульных, с короткими передне-боковыми сторонами. Реберные пластинки дистально редуцированы, так что

между ними и краевыми пластинками имеются маленькие фонтанели. 11 пар краевых пластинок, в области мостов, расположенных против концов соответствующих реберных пластинок. Первый позвоночный щиток мало отличается по форме от последующих; его ширина превышает длину. Пластрон сильно редуцированный, крестообразный, с медиальной фонтанелью, соединен с карапаксом связками. Энтопластрон Т-образный. Шарниров в пластроне нет. В. олигоцен — ныне. В ископаемом состоянии четыре-пять родов.

Chelydra Schweigger, 1812 (= *Chelonura* Fleming, 1822 = *Ophichelone* Jarocki, 1822; = *Rapara* Gray, 1825; = *Saurochelys* Berthold, 1827; = *Chelidra* Bonaparte, 1831; = *Cheliurus* Rafinesque, 1832; = *Emysaurus* Duméril et Bibron, 1835; = *Emydosaurus* Agassiz, 1846; = *Devisia* Ogilbi, 1905). Тип рода — *Testudo serpentina* Linnaeus, 1758; плейстоцен — ныне. Центр. и С. Америка. Средней величины (карапакс до 35 см длины) черепахи с несколько зазубренным карапаксом. Невральные пластинки имеют немного большую ширину по сравнению с их длиной. Две надхвостовые пластинки. Между реберными и краевыми пластинками умеренные фонтанели. Ширина позвоночных щитков превышает их длину (они прикрывают не менее четверти реберных пластинок). Мосты очень узкие, не более 0,1 длины пластрона (рис. 395). Около шести видов. В: олигоцен — миоцен Европы; плейстоцен — ныне, С. Америка; современный, Центр. Америка. Европейские формы отнесены к этому роду условно.

Macroclermys Gray, 1855 (= *Macrochelys* Gray, 1856; = *Gypochelys* Agassiz, 1857; = *Macroclermys* Strauch, 1862). Тип рода — *Chelonura temminckii* Troost, 1835; плиоцен — ныне, США. Крупные черепахи (карапакс до 60 см длины), сходные по панцирю с *Chelydra*, но с тремя-четырьмя надкраевыми щитками с каждой стороны. Мосты несколько шире (одна седьмая — одна девятая длины пластрона). Одна надхвостовая пластинка. Три вида. Миоцен — ныне, С. Америки.

Acherontemys Hay, 1899. Тип рода — *A. heckmani* Hay, 1899; миоцен, США (Вашингтон). Небольшие черепахи (карапакс около 18 см длины) с панцирем, видимо, не зазубренным сзади. Ширина невральных пластинок равна их длине. Реберные пластинки теснее соединены с краевыми (фонтанелей нет), чем у предшествующих родов. Одна надхвостовая пластинка. Позвоночные щитки очень широки (покрывают не менее половины реберных пластинок) (рис. 396). Один вид.

? *Chelydropsis* Peters, 1858; олигоцен — миоцен З. Европы. *Chelydrops* Matthew, 1924; миоцен С. Америки.

ПОДСЕМЕЙСТВО STAUROTYPINAE GÜNTHER ET BOULENGER, 1888

Височная часть крыши умеренно вырезана; чешуйчатая кость не соединяется с заглазничной. Челюстная кость контактирует с квадратноскуловой. Отверстие для выхода височной артерии уменьшено или отсутствует. Ушная вырезка незамкнутая. Вторичное небо хорошо развито: хоаны на уровне задней половины глазниц. Клюв относительно слабый. Ширина височной дуги варьирует. Хвост нормальных пропорций; его позвонки прочные. По строению таза сходные с *Chelydridae*. Панцирь уплощенный. Шесть-семь невральных пластинок, большинство которых шестиугольные, частью с короткими передне-боковыми, частью — с задне-боковыми сторонами. Одна-две последние пары реберных пластинок контактируют по средней линии. Фонтанелей в панцире нет. 10 пар краевых пластинок, в области мостов, расположенных против концов соответствующих реберных пластинок или несколько смещенных по отношению к ним. Первый позвоночный щиток длинный и сравнительно узкий. Краевых щитков 11 пар. Пластрон сравнительно небольшой, часто крестообразный. Энтопластрон широкий, округлый. В пластроне может быть подвижное соединение. Мосты соединены с карапаксом швами. Оligocen — ныне. В ископаемом состоянии один род. По

ряду признаков образует переход между *Chelydridae* и *Kinosterninae*. Возможно, что род *Xenochelys* связывает эту группу с *Dermatemydidae*.

Staurotypus Wagler, 1830 (= *Stauremys* Gray, 1864). Тип рода — *Terrapene triporcatus* Wiegmann, 1828; современный, Центр. Америка. Небольшие и среднего размера (карапакс до 30 см длины) черепахи с сильно уплощенным панцирем. Семь невральных пластинок. Передние две с короткими задне-боковыми сторонами, третья — четырехугольная, остальные с короткими передне-боковыми сторонами. Седьмая пара реберных пластинок контактирует по средней линии; восьмые реберные пластинки уменьшены и не соприкасаются по

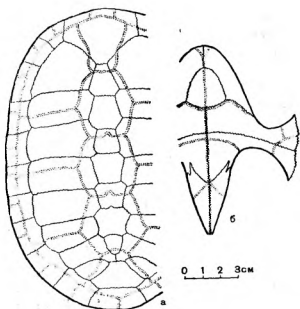


Рис. 397. *Staurotypus saloi* (Gray):

а — карапакс; б — пластрон. Современный, Ц. Америка (Boulenger, 1889)

средней линии. Пластрон узкий, крестообразный, с острой задней долей, соединен с карапаксом швом. Передняя доля подвижная; четыре пары щитков на пластроне, последняя из них сливается в один щиток. Иногда имеются горловые щитки (рис. 397). Два вида. Современные. Центр. Америка.

Claudius Cope, 1865. Тип рода — *C. angustatus* Cope, 1865; современный, Мексика. Близок к *Staurotypus*, но мосты очень узкие; пластрон соединен с карапаксом только связками. Передняя доля пластрона неподвижна. Невральных пластинок восемь, но последняя

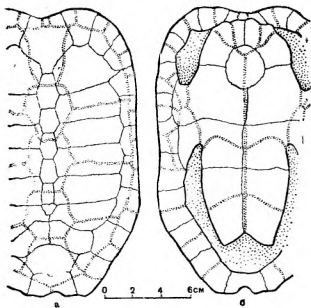


Рис. 398. *Xenochelys formosa* Hay:
а — карапакс; б — пластрон. Олигоцен США (Hay, 1906)

пара реберных пластинок все же контактирует по средней линии. Один вид.

Xenochelys Hay, 1906. Тип рода — *X. formosa* Hay, 1906; олигоцен, США (Ю. Дакота). Небольшие черепахи (карапакс около 20 см длины). Шесть невральных пластинок, первая — четвертая с короткими задне-боковыми сторонами, пятая четырехугольная, шестая с короткими передне-боковыми сторонами. Только семь пар реберных пластинок, последние две встречаются по средней линии. Загрявковый щиток очень мал. Пластрон некрестообразный; передняя доля округлая, задняя — с глубокой вырезкой. Один межгорловой щиток. Грудные и брюшные щитки каждой стороны, видимо, слились в один (рис. 398). Один вид.

ПОДСЕМЕЙСТВО KINOSTERNINAE AGASSIZ, 1857

Американские болотные «закрывающиеся» черепахи, называемые так за способность закрывать отверстия в панцире путем поднимания передней и задней долей пластрона. По строению черепа сходны с *Staurotypidae*, но клюв слабый или отсутствует. Височная дуга широкая. Хвост нормальных пропорций, с прочельными позвонками. Лобковый и седалищный симфизы контактируют друг с другом. Панцирь относительно выпуклый. Пять-шесть шестиугольных невральных пластинок с короткими задне-боковыми сторонами.

Несколько пар реберных пластинок встречается по средней линии. 11 пар краевых пластинок; в области мостов швы между ними не совпадают со швами между соответствующими реберными пластинками. Первый позвоночный щиток в виде треугольника с основанием вперед; длина его не превышает наибольшую ширину. 11 пар краевых щитков. Пластрон большой; обе доли округлые. Энтопластрон отсутствует. Передняя и задняя доли подвижны и соединены с гипопластрами связками; гипопластроны связаны с карапаксом швами. Плиоцен — ныне.

Kinosternon Spix, 1824 (= *Sternotherus* Bell, 1825; = *Sternotherus* Gray, 1825; = *Cinosternon* Wagler, 1830; = *Kinosternum* Bonaparte, 1830; = *Monoclista* Rafinesque, 1832; = *Urolynx* Rafinesque, 1832; = *Swanka* Gray, 1844; = *Cinosternum* Agassiz, 1846; = *Aromochelys* Gray, 1855; = *Goniocelys* Agassiz, 1857; = *Ozotheca* Agassiz, 1857; = *Platythra* Agassiz, 1857; = *Thyrosternum* Agassiz, 1857). Тип рода — *Testudo scorpioides* Linnaeus, 1766; современный, Ю. и Центр. Америка. Мелкие (с длиной карапакса 10–16 см) пресноводные черепахи. Невральные пластинки с короткими задне-боковыми сторонами. Горловой щиток один или отсутствует. Грудной щиток не заходит на мост (рис. 399). Около 18 современных и один ископаемый вид. Плиоцен — ныне, С. Америка; современный, Ю. Америка.

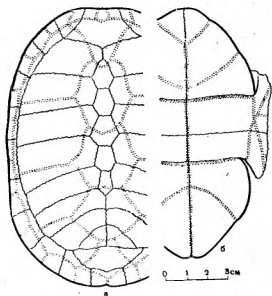


Рис. 399. *Kinosternon leucostomum* (Duméril):
а — карапакс; б — пластрон. Современный, Ц. Америка (Boulenger, 1889)

СЕМЕЙСТВО TESTUDINIDAE GRAY, 1825.

НАЗЕМНЫЕ ЧЕРЕПАХИ

Основная широко распространенная группа пресноводных и наземных черепах, включающая подавляющее большинство современных и большое число ископаемых форм. Височная область крыши черепа обычно сильно вырезана сзади, и чешуйчатые кости никогда не контактируют с теменными, а иногда и с заглазничными костями. Лобные кости могут входить в край глазниц. На альвеолярной поверхности верхней челюсти часто один или несколько гребней. Зубная кость занимает большую часть наружной поверхности нижней челюсти или сосредоточена в передней ее половине. Пластичатые кости маленькие или утрачены. В шее обычно два двояковыпуклых позвонка. Тело восьмого шейного позвонка в типе с двойной выпуклой поверхностью спереди. Хвост без кожных оскотенений. Коракоиды с узкими или расширенными дистальными концами. Медиальный и латеральный отростки плечевой кости могут быть тесно сближенными. И лобковые, и седалищные кости контактируют в симфизах. Интертрохантерная яма бедренной кости зачастую уменьшена. Фаланги с мышечками. Панцирь не редуцирован, без фонтанелей. Загрявковая пластинка без реброобразных отростков. 11 пар краевых пластинок. Обычно две надхвостовые пластинки. 11—12 пар краевых щитков. Пластрон никогда не бывает крестовидным; он связан с карапаксом швами или связками. Мосты хорошо развиты. Подпorkи варьируют: иногда они чрезвычайно длинные, иногда полностью отсутствуют. От подкраевых щитков обычно сохраняются лишь подмышечный и паховый, редко развит полный ряд. Межгорловых щитков нормально нет. В. мел — ныне. Три подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО PLATYSTERNINAE GRAY, 1870

Небольшая группа большеголовых речных черепах, по ряду признаков промежуточная между типичными Testudinidae и Chelydridae. Височная область крыши черепа почти полная — за счет увеличения заглазничных костей. Лобные кости не входят в края глазниц. Квадратноскуловые кости большие, могут контактировать с челюстными. Последние соединяются с заглазничными, исключая скуловые кости из края глазниц. Зубная кость покрывает почти всю наружную поверхность нижней челюсти. Имеются маленькие пластичатые кости. Хвост длинный; проксимальные, хвостовые позвонки опистоцельные, дистальные прочелые. Головки спинных ребер крепкие, хорошо

развитые. Коракоиды не расширены дистально. Медиальный и латеральный отростки плечевой кости широко разделены. Лобковые и седалищные кости встречаются в симфизах. Тироидные окна разделены лишь связкой; интертрохантерная яма бедренной кости сравнительно примитивная, широко открытая. Эпиподии умеренного размера. Карапакс сильно уплощен. Невральные пластинки более или менее шестиугольные. Пластрон связан с карапаксом связками. Полный ряд подкраевых щитков. Плиоцен — ныне. В ископаемом состоянии один род.

Platysternon Gray, 1831 (= *Platysternon* Agassiz, 1846). Тип рода — *Platysternon megacephalum* Gray, 1831; современный, Ю.-В. Азия. Небольшие водные черепахи с длиной

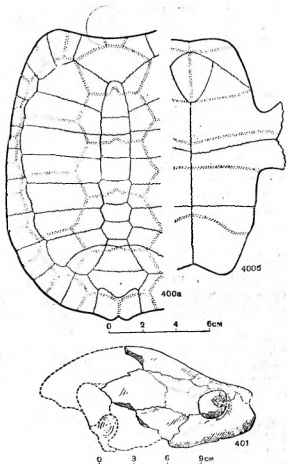


Рис. 400. *Platysternon megacephalum* Gray:
а — карапакс; б — пластрон. Современный, Ю.-В. Азия (Boulenger, 1889)

Рис. 401. *Macrocephalochelys pontica* Pidoplitshka et Taraschuk.

Череп сбоку. Н. плиоцен СССР (Украина) (Пидопличко и Тарашчук, 1960)

черепа около 8,5 см, карапакса — 15 см и хвоста — 17 см. Квадратноскуловая кость соединяется с челюстной. Голова покрыта одним большим роговым щитком (рис. 400). Один вид.

Macrocephalochelys Pidoplitshka et Tarashchuk, 1960. Тип рода — *M. pontica* Pidoplitshka et Tarashchuk, 1960; п. плиоцен, Украина (Одесса). Речные или лиманные черепахи с черепом, достигавшим 12,3 см в длину. Квадратноскуловая кость не соприкасается с челюстной. Заглазничные кости несколько длиннее, чем у *Platysternon*. Голову прикрывает несколько роговых щитков (рис. 401). Один вид.

ПОДСЕМЕЙСТВО EMYDINAE GRAY, 1825

Самая обширная группа преимущественно пресноводных черепах; лишь несколько форм перешли почти полностью к жизни на суше.

Нисходящие отростки предлобных костей тесно сближены снизу, реже умеренно разделены. Лобные кости входят в край глазниц, иногда включены также в край височной вырезки. Заглазничные кости хорошо развиты, но значительно меньшего размера, чем у *Platysterninae*. Височная область всегда сильно вырезана сзади; часто имеется большая нижняя височная вырезка. Височная дуга нередко сильно редуцирована, иногда полностью исчезает вследствие отсутствия квадратноскуловых костей. Последние изредка соприкасаются с челюстными. Скуловые кости входят в край глазницы. Ушная вырезка обычно незамкнутая. Зубные кости занимают почти всю наружную поверхность нижней челюсти. Пластинчатые кости отсутствуют или рудиментарны. Головки спинных ребер хорошо развиты. Кораковиды мало расширены дистально. Акромион обычно образует более или менее острый угол с лопаткой. И лобковые, и седалищные кости встречаются в симфизах, но область между тироидными окнами обычно остается хрящевой. Карапакс обычно несколько уплощен. Невральные пластинки никогда не бывают рудиментарными. В типе они шестиугольные, обычно с короткими переднебоковыми, реже — заднебоковыми сторонами; иногда они восьмиугольны. Краевые пластинки никогда не несут костных отростков, вклинивающихся между концами ребер. Краевых щитков 12 пар. Пластрон соединен с карапаксом швом или связками. От ряда подкраевых щитков сохраняются лишь подмышечный и паховый. В. мел — ныне. 34 рода, в ископаемом состоянии около 25.

Emydinae образуют основную, биологически наиболее прогрессивную группу скрытошейных

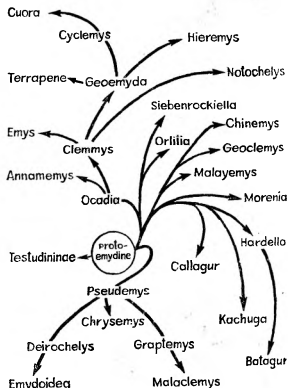


Рис. 402. Филогенетические соотношения родов Emydinae (по Loveridge и Williams, 1957)

черепах. В подсемействе различают (Ловеридж, Уильямс — Loveridge, Williams, 1957) несколько более или менее ясно выраженных линий развития (рис. 402). Примитивными чертами для подсемейства являются следующие: 1) карапакс с поверхностной скульптурой; 2) череп с широкой височной дугой; 3) умеренно развитые подпорки; 4) сравнительно широкая альвеолярная поверхность верхней челюсти с умеренно развитыми гребнями; 5) отсутствие вторичного неба; 6) незамкнутая ушная вырезка; 7) энтопластрон, помещенный впереди от границы между плечевыми и грудными щитками; 8) три кила на довольно плоском панцире. Относительным максимумом этих черт обладают два рода: азиатский род *Ocacia*, известный с эоцена, и североамериканский род *Pseudemys*, известный с олигоцена. Первый из названных родов стоит близко к основанию наиболее прогрессивной линии развития эмидин, первично азиатских, но в ходе эволюции проникших в Европу, С. Африку, С. и Ю. Америку. У всех относимых сюда форм идет сужение альвеолярной поверхности верхней челюсти, а шов между плечевыми и грудными щитками смещается на энтопластрон. От *Ocacia* с умеренно развитыми подпор-

ками одна ветвь ведет к южноазиатскому роду *Annamemys* Bourret, 1939 с чрезвычайно длинными подпорками, а другая — к формам с подвижным соединением в пластроне и рудиментарными подпорками (*Emys*, *Clemmys*, *Cyclemys*, *Cuora*, *Hieremys*, *Notochelys*). Несколько форм этой ветви имеет явную сухопутную специализацию (современный американский род *Terrapene* и третичный европейский *Ptychogaster*). Ископаемые роды *Clemmydopsis*, *Palaeochelys* и *Sharemys*, по-видимому, должны быть отнесены к этой же ветви эмидин.

Вторая главная линия эволюции подсемейства представлена примитивно трехкилевыми азиатскими черепаками. Она сразу разделяется на несколько ветвей. Первая из них, включающая речных черепах Ю. Азии (*Morenia*, *Hardella*, *Batagur*, *Kachuga*, *Callagur*), характеризуется довольно угловатым удлиненным черепом с несколько приподнятым рылом, очень сильно развитым вторичным небом, хорошо развитыми гребнями на альвеолярной поверхности и крайне длинными подпорками у типичных форм. Два относительно примитивных рода современных черепах — *Orlitia* и *Siebenrockiella* — образуют вторую ветвь этой линии. Третья ветвь — черепахи с тремя хорошо выраженными киллями на карапаксе, редуцированными подпорками и широкой, без гребней альвеолярной поверхностью (*Chinemys*, *Geoclemys*, *Malayemys*).

Третья главная линия эволюции эмидин, близко к основанию которой стоит р. *Pseudemys*, характеризуется панцирем, лишенным ясно выраженных килей. Это — группа всецело североамериканских полуводных и водных черепах, у которых или теряется поверхностная скульптура панциря, а альвеолярные гребни уменьшаются (*Chrysemys*), или появляются бугорчатость по средней линии карапакса и более или менее сильно развитое вторичное небо (*Graptemys*, *Malaclemys*), или альвеолярная поверхность становится узкой, без гребней, голова и шея удлиняются (*Deirochelys*) и появляется подвижное соединение в пластроне (*Emydoidea*).

Ocadia Gray, 1870 (= *Pseudocadia* Lindholm, 1931). Тип рода — *Emys sinensis* Gray, 1834; современный, Ю.-В. Азия. Небольшие черепахи (длина карапакса до 23 см). Череп с костной височной дугой. Альвеолярная поверхность верхней челюсти широкая, с медальным гребнем. Хоаны расположены на уровне передних половин глазниц. Карапакс с тремя продольными тупыми киллями; с возрастом боковые кили сильно сглаживаются. Невральные пластинки шестиугольные, с короткими перед-

не-боковыми сторонами. Пластрон соединен с карапаксом швами и умеренно длинными подпорками, простирающимися почти на половину расстояния между краем карапакса и невральными пластинками; паховые подпорки сращены с пятой и шестой реберными пластинками. Задняя доля пластрона глубоко вырезана. Энтопластрон пересечен в задней части бороздой, отмечающей границу между плечевыми и грудными щитками (рис. 366а, в). До 15 видов. Эоцен — миоцен З. Европы; плиоцен Египта и Монголии; современный, Ю.-В. Азия. Неописанные остатки пресноводных черепах из неогена Тургайской и Зайсанской впадин, возможно, принадлежат этому роду.

Echmatemys Hay, 1906. Тип рода — *Emys septaria* Cope, 1873; эоцен, США (Вайоминг). Род очень близкий к *Ocadia*, но лишь с рудиментарным гребнем на альвеолярной поверхности верхней челюсти. Более 20 видов. Эоцен С. Америки.

Clemmys Ritgen, 1828 (= *Terrapene* Bonaparte, 1831; = *Chelopus* Rafinesque, 1832; = *Actinemys* Agassiz, 1857; = *Calemys* Agassiz, 1857; = *Glyptemys* Agassiz, 1857; = *Nanemys* Agassiz, 1857; = *Geoclemmys* Cope, 1865; = *Eryma* Gray, 1870; = *Emmenia* Gray, 1870; = *Mauremys* Gray, 1870; = *Sacalia* Gray, 1870; = *Melanemys* Schuffeldt, 1919; = *Geotlemys* Matsumoto, 1929; = *Cathaimemys* Lindholm, 1931; ? = *Paralichelys* Bergounioux, 1935). Тип рода — *Testudo guttata* Schneider, 1792; современный, С. Америка. Небольшие пресноводные черепахи с панцирем до 22 см длиной. Череп с костной височной дугой; альвеолярная поверхность верхней челюсти узкая, без гребней; хоаны на уровне передней половины глазниц. Карапакс гладкий или с концентрическими бороздами. Невральные пластинки шестиугольные, с короткими передне-боковыми сторонами. Пластрон соединен с карапаксом швом с короткими подпорками, достигающими лишь наружных краев реберных пластинок. Энтопластрон пересечен в задней части бороздой, отмечающей границу между плечевыми и грудными щитками. Шов между грудными и брюшными щитками лежит впереди шва между гио- и гипопластронами (рис. 403). До 50 видов. Палеоцен — ныне, С. Америка; эоцен — ныне, Европа и Ю. Азия; олигоцен Казахстана; миоцен Крыма; плиоцен Украины и Молдавии; современный, С. Африка.

Emys Duméril, 1806 (= *Emydes* Brongniat, 1806; = *Emyda* Rafinesque, 1815; = *Lutremys* Gray, 1844). Тип рода — *Testudo*

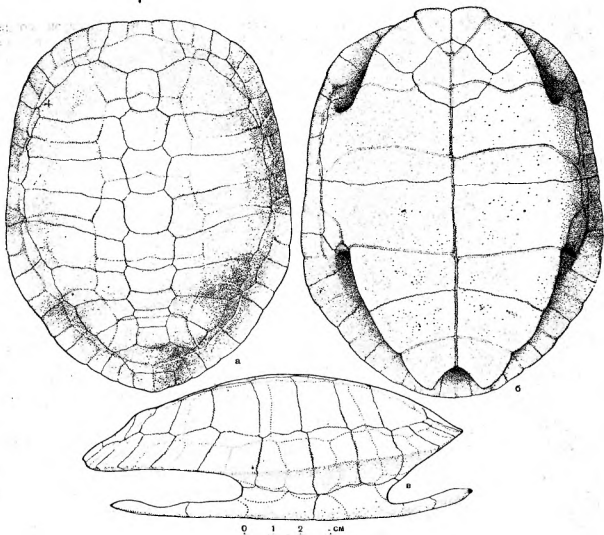


Рис. 403. *Clemmys caspica* (Gmelin):

а — карапакс; б — пластрон; в — панцирь сбоку. Современный, Ю.-З. Азия

orbicularis Linnaeus, 1758; ? плиоцен — ныне, Европа; современный, Ю.-В. Азия. Небольшие черепахи (длина карапакса до 20 см длины). Череп как у *Clemmys*. Карапакс гладкий или с концентрическими бороздами. Невральные пластинки шестиугольные, с короткими передне-боковыми сторонами. Пластрон соединен с карапаксом связками; подпорки отсутствуют. Имеется более или менее отчетливое подвижное соединение между гио- и гипопластронами. Задняя доля пластрона слабовеямчатая. Энтопластрон пересечен в задней своей части бороздой, отмечающей шов между плечевыми и грудными щитками. Граница между грудными и брюшными щитками совпадает с подвижным сочленением пластрона (рис. 404). Около 10 видов. Эоцен — ныне, Европа; плиоцен Украины и Предкавказья; плейстоцен Ев-

ропейской части СССР и С. Америки; современный, С.-З. Африка, Ю.-З. Азия и С. Америка.

Geoemyda Gray, 1834 (= *Geoemys* Bonaparte, 1838; = *Rhinoclemmys* Fitzinger, 1835; = *Nicoria* Gray, 1855; = *Melanochelys* Gray, 1869; = *Chaibassia* Theobald, 1876; = *Heosemys* Stejneger, 1902). Тип рода — *Testudo spengleri* Gmelin, 1789; современный, Ю.-З. Азия. Небольшие и крупные черепахи с длиной панциря от 10 до 40 см. Череп с костной височной дугой или без нее; альвеолярная поверхность верхней челюсти узкая, без медиального гребня; хоаны на уровне передней части глазниц. По строению панциря близок к *Clemmys*, но большинство шестиугольных невральных пластинок имеет короткие заднебоковые стороны, а две передние невральные

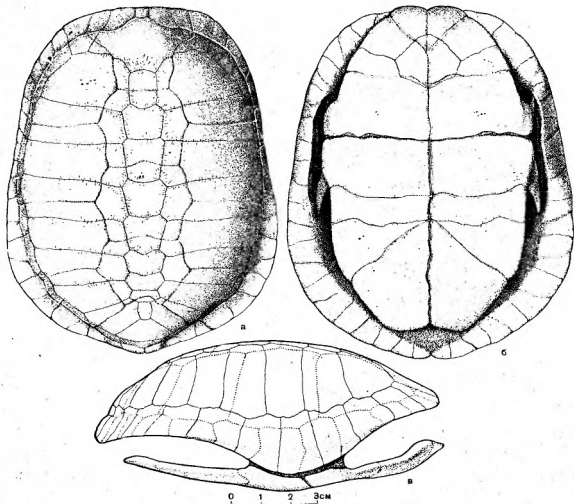


Рис. 404. *Emys orbicularis* (Linnaeus):

а — карапакс; б — пластрон; в — панцирь сбоку. Современный, Европа, С.-З. Африка и Ю.-З. Азия

пластинки часто четырех- и восьмиугольные (рис. 405). Более 20 видов. Эоцен — ныне, Ю.-В. Азия; эоцен — плиоцен З. Европы; современный, Ю. и Центр. Америка.

Clemmysopsis Boda, 1927. Тип рода — *C. sopronensis* Boda, 1927; н. плиоцен, Венгрия. Маленькие черепахи (с длиной карапакса около 10 см). Первые три позвоночных щитка чрезвычайно широки и граничат с краевыми щитками. Имеются лишь две последние пары реберных щитков. У миоценового вида невральные пластинки по форме близки к таковым *Clemmys*, у плиоценового — к пластинкам *Geoemyda* (рис. 406). Два вида: В. миоцен — н. плиоцен Венгрии.

Terrapene Merrem, 1820 (= *Cistuda* Fleming, 1822; = *Therapene* Schinz, 1822; = *Cistudo* Say, 1825; = *Terrapene* Gray, 1825;

= *Didicla* Rafinesque, 1832; = *Pxydemys* Fitzinger, 1835; = *Emyoides* Gray, 1844; = *Terrapenne* Gistel, 1848; = *Onychotria* Gray, 1849; = *Toxaspis* Cope, 1895; = *Pariemys* Cope, 1895). Тип рода — *Testudo carolina* Linnaeus, 1758; современный, С. Америка. Небольшие наземные черепахи (длина панциря 10—17 см). Череп лишен костной височной дуги; алвеолярная поверхность верхней челюсти узкая, без гребней; хоаны на уровне передних частей глазниц. Карапакс относительно высокий. Невральные пластинки шестиугольные, с короткими передне-боковыми сторонами. Восьмая невральная пластинка отсутствует, и соответствующие реберные пластинки контактируют по средней линии. Пластрон разделен на две подвижные доли, соединенные друг с другом и карапаксом связками. Подпорки отсутствуют. Энтопластрон пересечен бороздой,

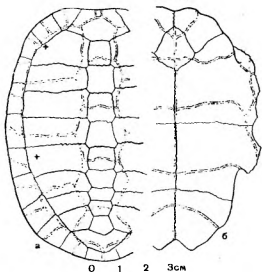


Рис. 405. *Geoemyda trijuga* (Schweigger):
а — карапакс; б — пластрон (х0,33). Современный,
Индия (Boulenger, 1889)

отмечающей границу между плечевыми и грудными щитками (рис. 407). Около 20 видов. (?) Эоцен З. Европы; миоцен — ныне, С. Америка; (?) н. плиоцен Китая; современный, Центр. Америка.

Ptychogaster Pomel, 1847. Тип рода — *P. emydoides* Pomel, 1847; в олигоцен или н. миоцен, Франция. Небольшие (карапакс около 13 см длины) черепахи с относительно выпуклым панцирем. Невральные пластинки попеременно шести- и четырехугольные. Реберные пластинки клиновидные, попеременно узкие или широкие на своем медиальном краю. Гиопластрон соединен с карапаксом швом; гиопластроны подвижны и соединены с гиопластрономы связками. Энтопластрон пересечен бороздой, отмечающей границу между плечевыми и грудными щитками. Более 20 видов. Оligocen — миоцен З. Европы. Европейский аналог рода *Terrapene*.

Palaeochelys Meyer, 1847. Тип рода — *P. bussenensis* Meyer, 1847; олигоцен, Германия (Вюртемберг). Небольшие черепахи (с карапаксом до 24 см длины). Невральные пластинки варьируют по форме (четырёх-, восьми-, шестиугольные). Пластрон соединен с карапаксом швом и умеренно сильными подпорками. Энтопластрон пересечен бороздой, отмечающей границу плечевых и грудных щитков (рис. 408). Три вида. Оligocen — плиоцен З. Европы; олигоцен Монголия.

Sharemys Gilmore, 1931. Тип рода — *Sh. hemispherica* Gilmore, 1931; олигоцен, Монго-

лия. Небольшие черепахи (длина карапакса около 15 см) с почти круглым в очертаниях панцирем. Передний край карапакса глубоко выемчатый. Восьмая невральная пластинка большая, пересеченная в задней своей части бороздой от позвоночного щитка. Краевые щитки частью не достигают краев реберных пластинок. Пластрон выемчатый спереди и сзади. Шов между грудными и брюшными щитками проходит близ средней линии позади шва между гио- и гиопластрономы; грудной щиток по средней линии вдвое больше брюшного. Энтопластрон пересечен бороздой, отмечающей границу между плечевыми и грудными щитками. Ширина мостов больше длины задней доли пластрона (рис. 409). Один вид.

Chinemys Smith, 1931. Тип рода — *Emys reevesi* Gray, 1831; плейстоцен — ныне, Китай. Небольшие черепахи (с длиной карапакса около 13 см). Череп с костной височной дугой; квадратноскуловая кость в контакте с заднеглазничной и скуловой; альвеолярная поверхность верхней челюсти широкая, без медиальных гребней; хоаны на уровне задней половины глазниц. Карапакс с тремя сильными продольными килями. Невральные пластинки шестиугольные, с короткими передне-боковыми сторонами. Пластрон соединен с карапаксом швом и умеренно длинными подпорками, доходящими до реберных пластинок. Энтопластрон пересечен бороздой между плечевыми и грудными щитками (рис. 410). Три вида.

Geoclemys Gray, 1855. Тип рода — *Emys hamiltonii* Gray, 1831; современный, Индия. Очень близок к *Chinemys*, но в черепе скуловая кость отделяет квадратноскуловую от заднеглазничной. Три вида. Эоцен — ныне, Ю. и Ю.-В. Азия.

Hardella Gray, 1870. Тип рода — *Emys thurjii* Gray, 1831; плиоцен — ныне, Индия. Крупные черепахи (с длиной карапакса до 45 см). Череп с широкой височной дугой; альвеолярная поверхность чрезвычайно широкая и на верхней челюсти с сильным медиальным гребнем; хоаны расположены далеко позади глазниц. Карапакс с продольным килем. Невральные пластинки треугольные, с короткими передне-боковыми сторонами; длина их обычно превышает ширину. Пластрон соединен с карапаксом швом и чрезвычайно развитыми подпорками, проходящими четыре пятах расстояния от края карапакса до невральных пластинок; подмышечная подпорка соединена с первым спинным ребром, а паховая сращена с пятой и шестой реберными пластинками. Энтопластрон лежит впереди от шва между

плечевыми и грудными щитками (рис. 411). Один вид.

Pseudemys Gray, 1855 (= *Trachemys* Agassiz, 1857; = *Nectemys* Agassiz, 1857; = *Callichelys* Gray, 1863; = *Redamia* Gray, 1870). Тип рода — *Testudo floridana* Le Conte, 1830; плейстоцен — ныне, С. Америка. Относительно крупные черепахи (с длиной карапакса от 20 до 45 см). Череп с костной височной дугой; альвеолярная поверхность верхней челюсти относительно узкая, со слабым гребнем или продольным рядом небольших конических бугорков. Карапакс может быть слабокилеватым или не иметь килей, но обычно более или менее шероховатый и зазубрен по заднему краю. Пластрон соединен с карапаксом швом и умеренно длинными подпорками; лаховая подпорка сращена с пятой реберной пластинкой. Эпипластрон находится впереди от шва между плечевыми и грудными щитками (рис. 412). 20 видов. Олигоцен — ныне, С. Америка; плейстоцен — ныне, Вест-Индия; современный. Ю. и Центр. Америка.

Chrysemys Gray, 1844. Тип рода — *Testudo picta* Schneider, 1783; плейстоцен — ныне, С. Америка. Близок к *Pseudemys*, но меньше

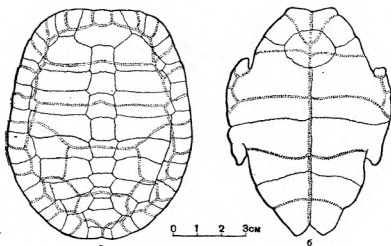


Рис. 406. *Clemmydopsis sopronensis* Boda:
а — карапакс; б — пластрон. Н. плиоцен Венгрии (Williams, 1954)

го размера (15—25 см), с почти гладким, без килей и не зазубренным задним панцирем. Альвеолярная поверхность верхней челюсти узкая, со слабым гребнем. Около 10 видов. Эоцен — миоцен З. Европы; (?) плиоцен — ныне, С. Америка.

? *Gyremys* Hay, 1908; в мел. С. Америки.
? *Palaeotheca* Cope, 1872; эоцен С. Америки.
? *Broilia* Bergougnoux, 1932; ? *Dithyrosternon* Pictet, 1857 — оба из олигоцена З. Европы.

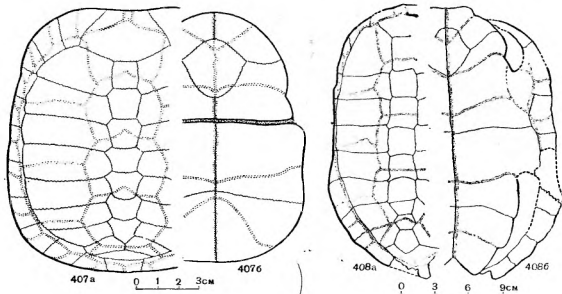
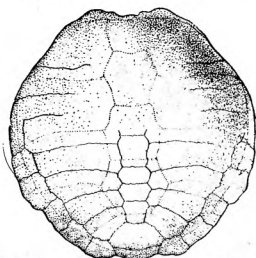


Рис. 407. *Terrapene carolina* (Linnaeus):

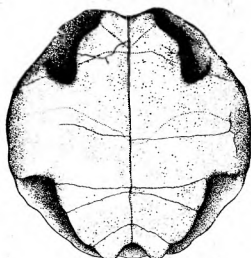
а — карапакс; б — пластрон. Современный, США (Boulenger, 1889)

Рис. 408. *Palaeochelys* (?) *elongata* Gilmore:

а — карапакс; б — пластрон. Олигоцен Монголии (Gilmore, 1931)



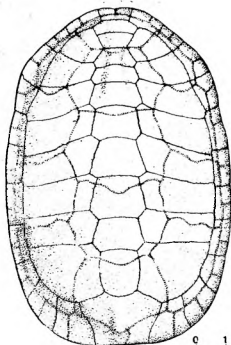
а



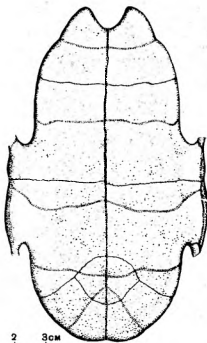
б

Рис. 409. *Shatemys hemispherica* Gilmore:

а — карапакс; б — пластрон ($\times 0,43$). Олигоцен Монголии (Gilmore, 1931)



а



б

0 1 2 3 см

Рис. 410. *Chinemys reevesi* (Gray):

а — карапакс; б — пластрон. Современный, Китай.

Graptemys Agassiz, 1857; ? олигоцен и современный, С. Америка. ? *Promalacoclemmys* Reipach, 1900: миоцен Европы. *Senryuemis* Shikama, 1953: миоцен Японии. *Temnoclemmys* Bergougnoux, 1957; неоген З. Европы. *Siebenrockiella* Lindholm, 1929 (= *Bellia* Gray, 1869); *Malayemys* Lindholm, 1931 (= *Damonia* Gray, 1869); *Kachuga* Gray, 1855 (= *Pangshura* Gray, 1855; = *Cuchoa* Gray, 1869; = *Dongoka* Gray, 1869; = *Dhongoka* Gray, 1870; = *Batagurella* Gray, 1870; = *Emia* Gray, 1870; = *Jerdonella* Gray, 1870; = *Cachuga* Lydekker, 1889) — все с плиоцена — поныне, Ю. и Ю.-В. Азия. ? *Polyechmatemys* Ping, 1930; плиоцен Китая. *Deirochelys* Agassiz, 1875 (= *Dirochelys* Baur, 1889), плейстоцен — ныне С. Америка. Род *Gyretmys*, обладающий очень широким панцирем,

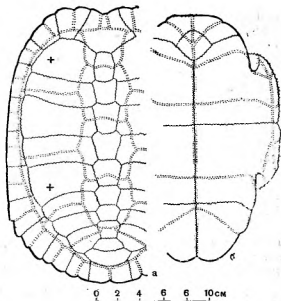
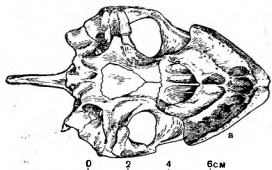


Рис. 412. *Pseudemys scripta* (Schoepff):

а — карапакс; б — пластрон. Современный, США (Boulenger, 1889)

скулертированным мелкими ямками, возможно, относится к сем. Dermatemydidae.

ПОДСЕМЕЙСТВО TESTUDININAE GRAY, 1825

Широко распространенные настоящие наземные травоядные черепахи. Нисходящие отростки предлобных костей более или менее широко разделены снизу. Лобные кости могут входить в край глазниц. Заглазничные кости часто редуцируются, изредка даже отсутствуют. Височная область всегда сильно вырезана сзади. Большая вырезка снизу. Квадратноскуловые кости хорошо развиты, никогда не бывают в контакте с челюстными. Скуловые кости входят в край глазниц. Ушная вырезка обычно замкнутая. Небо в виде высокого свода. Зубная кость занимает, как правило, лишь переднюю половину наружной поверхности нижней челюсти. Надугловые кости хорошо видны. Головки спинных ребер редуцированные, слабые. Коракоиды очень сильно расширены дистально. Акромион обычно образует более или менее тупой угол с лопаткой. Лопковые кости соединяются с седальными между тироидными окнами; симфизный хрящ почти всегда отсутствует. Медиальный и латеральный отростки плечевой кости зачастую сближены. Интертрохантерная яма бедренной кости редуцируется в результате соединения трохантеров. Эпиподии очень короткие. Мета-

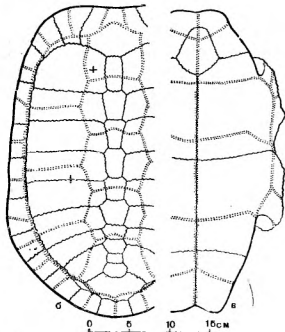


Рис. 411. *Hardella thurjii* Gray:

а — череп снизу; б — карапакс; в — пластрон. Современный, Индия (Boulenger, 1889)

нодии резко укороченные и широкие. Не больше двух фаланг на каждом пальце. Перепонки на лапах нет.

Карапакс обычно высокий. Невральные пластинки примитивно шестиугольные, обычно же попеременно четырех- и восьмиугольные, иногда рудиментарные. Реберные пластинки примитивно почти прямые, обычно же клиновидные, узкие и широкие концы их чередуются. Краевые пластинки вклиниваются между концами ребер. Границы между краевыми и реберными щитками обычно совпадают с границами между одноименными пластинками. Краевых щитков обычно 11, реже 12 пар. В последнем случае двенадцатая пара сливается в единый хвостовой щиток. Загрядковый щиток может отсутствовать. Пластрон соединен с карапаксом швом. Мосты длинные. Подпорки слабые. Из ряда подкраевых щитков сохраняются лишь подмышечный и паховый. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии около 10 родов.

Примитивными чертами для подсемейства в целом являются: 1) лишь умеренно разделенные снизу несходящиеся отростки предлобных костей; 2) гребни, развитые лишь на альвеолярной поверхности челюстных, но не предчелюстных костей; 3) маленькие, незаметные снизу передние небные отверстия; 4) широкая височная дуга; 5) хорошо видные сверху переднеушные кости; 6) незамкнутые ушные вырезки; 7) надугловые кости, равные по высоте предсочленовым; 8) двояковыпуклый четвертый позвонок; 9) шестиугольные передние невральные пластинки; 10) почти прямые, неклиновидные реберные пластинки; 11) наличие одной надхвостовой пластинки впереди шва между последним позвоночным и хвостовым щитками; 12) положение энтопластрона впереди шва между плечевыми и грудными щитками; 13) фаланговая формула: 2, 3, 3, 3, 3; 14) умеренно выпуклый карапакс; 15) отсутствие подвижных соединений в пластроне; 16) наличие загрядкового щитка; 17) неконические позвоночные щитки; 18) самостоятельность последней (двенадцатой) пары краевых щитков, не сращенных в один хвостовой щиток; 19) наличие лишь очень слабого кила на позвоночных щитках и отсутствие боковых килей; 20) лишь слабо выступающая или утолщенная глоточная область пластрона; 21) парность горловых щитков; 22) умеренная анальная вырезка (Loveridge, Williams, 1957). Большинство этих признаков характеризует также примитивных эмидий, что говорит об общем происхождении обеих групп.

В подсемействе можно выделить несколько групп (рис. 413). Одна из них представлена североамериканскими родами *Stylemys* и *Gopherus*,

которые приобрели медиальный гребень на предчелюстных костях; другая группа включает большую, широко распространенный род *Geochelone*, известный из Европы, Азии, Африки и С. и Ю. Америки, к которому отнесена часть видов, входивших ранее в р. *Testudo*; третья группа европейских, азиатских и североафриканских наземных черепах р. *Testudo* в узком понимании. Целый ряд эндемичных, специализированных родов обитает сейчас в Африке и на Мадагаскаре: *Acinixys*, *Chersina*, *Psammobates*, *Malacochersus* (все они относились раньше к р. *Testudo*); *Puyis*, *Kinixys*, *Homopus*. Они не представляют собой гомогенной группы. Ряд ископаемых форм (*Achilemys*, *Cheirogaster*, *Sinohadrianus*) занимает еще неопределенное положение. Обращает на себя внимание тот факт, что эмидии отсутствуют в Африке — возможном центре происхождения тестуидин, за исключением самых северных ее частей.

Stylemys Leidy, 1851. Тип рода — *S. nebrascensis* Leidy, 1851; олигоцен, С. Америка. Небольшие черепахи (с длиной карапакса около 30 см). Череп с медиальным гребнем на предчелюстной кости. Ни в карапаксе, ни в пластроне нет подвижных соединений; подпорки умеренно короткие, паховая проходит на короткое расстояние между пятой и шестой реберными пластинками. Невральные пластинки шестиугольные, с короткими переднебоковыми сторонами; вторая невральная пластинка может быть восьми-, а третья — четырехугольной, остальные шестиугольные. Обычно две (реже три) надхвостовые пластинки, разделенные выпуклым кпереди швом. Ребра своими дистальными концами входят в ямки на краевых пластинках в области мостов. Энтопластрон впереди от борозды, отмечающей границу между плечевыми и грудными щитками (рис. 414). Около 10 видов. Оligocen — миоцен С. Америки; олигоцен Ср. Азии (Исык-Куль); ? миоцен Европы.

Gopherus Rafinesque, 1832 (= *Bysmachelys* Johnston, 1937; = *Xerobates* Agassiz, 1857). Тип рода — *Testudo polyphemus* Daudin, 1802; современный, США. Черепахи (с длиной карапакса от 15 до 50 см), близкие к *Stylemys*. Череп с сильным медиальным гребнем на предчелюстных костях; передние небные отверстия не видны снизу. Ни в карапаксе, ни в пластроне нет подвижных соединений. Подпорки умеренно короткие. Невральные пластинки четырех-, шести- и восьмиугольные — в разных комбинациях. Передняя доля пластрона изгибается вверх и сильно выступает за край карапакса. Энтопластрон расположен

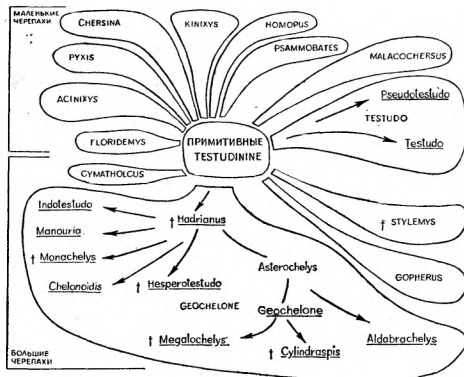


Рис. 413. Филогенетические соотношения родов Testudininae (по Loveridge и Williams, 1957)

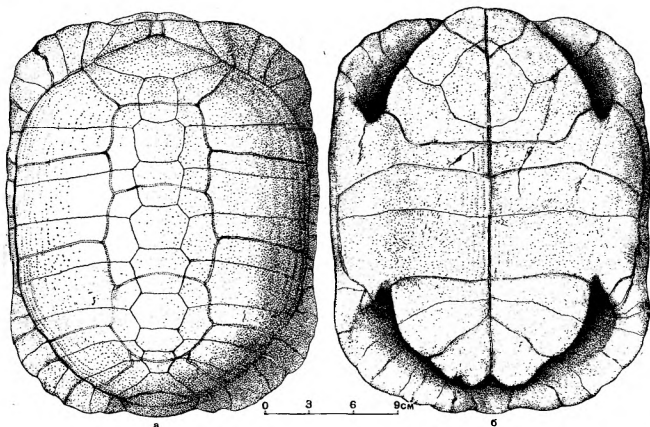


Рис. 414. *Stylemys nebrascensis* Leidy:
а — карапакс; б — пластрон. Олигоцен США (Hay, 1908)

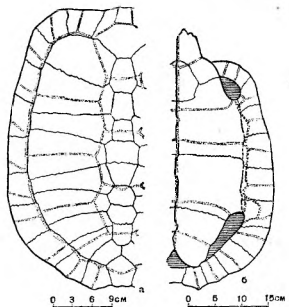


Рис. 415. *Gopherus latitinea* (Cope):
а — карапакс; б — пластрон. Олигоцен США (Ная, 1908)

вперед от борозды, отмечающей границу между плечевыми и грудными щитками (рис. 415). Около 20 видов. Олигоцен — ныне, С. Америка; ? олигоцен Монголии.

Geochelone Fitzinger, 1835 (= *Testudinites* Weiss, 1830; = *Chelonoidis* Fitzinger, 1835; = *Cylindraspis* Fitzinger, 1835; = *Megalochelys* Falconer et Cautley, 1837; = *Megalochelys*

Fitzinger, 1843; = *Colossochelys* Falconer et Cautley, 1844; = *Manouria* Gray, 1854; = *Teleopus* Le Conte, 1854; = *Gopher* Gray, 1870; = *Hadrianus* Cope, 1872; = *Centrochelys* Gray, 1872; = *Asterochelys* Gray, 1873; = *Stigmocheilus* Gray, 1873; = *Elephantopus* Gray, 1874; = *Eupachemys* Leidy, 1877; = *Indotestudo* Lindholm, 1929; = *Pampatestudo* Lindholm, 1929; = *Megachersine* Hewitt, 1933; = *Hesperotestudo* Williams, 1950; = *Monachelys* Williams, 1952). Тип рода — *Testudo elegans* Schoepff, 1795; современный, Индия и Цейлон. Черепахи умеренной и большой величины (у современных форм длина карапакса от 25 до 120 см). Альвеолярная поверхность верхней челюсти с сильными гребнями; на предчелюстных костях нет медиального гребня; передние небные отверстия маленькие, не видные снизу; переднеушная кость обычно хорошо видна сверху и спереди. Ушная вырезка, как правило, замкнутая. Второй, третий или четвертый шейные позвонки двояковыпуклые. Карапакс никогда не бывает с подвижным соединением. Невральные пластинки обычно попеременно восьми- и четырехугольные, реже шестиугольные, при этом первая и вторая имеют короткие задне-боковые стороны, третья четырехугольная, а все последующие — с короткими передне-боковыми сторонами. Две надхвостовые пластинки; первая из них большая, охватывающая с боков маленькую заднюю надхвостовую пластинку, которую у всех последоносовых форм пересекает шов между последним позвоночным и

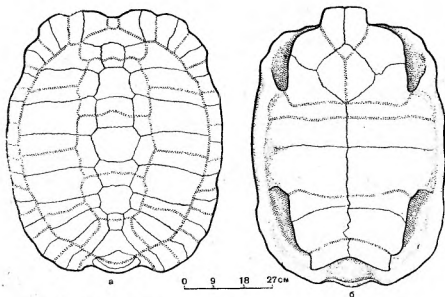


Рис. 416. *Geochelone ammon* (Andrews):
а — карапакс; б — пластрон. В. эоцен Египта (Andrews 1906)

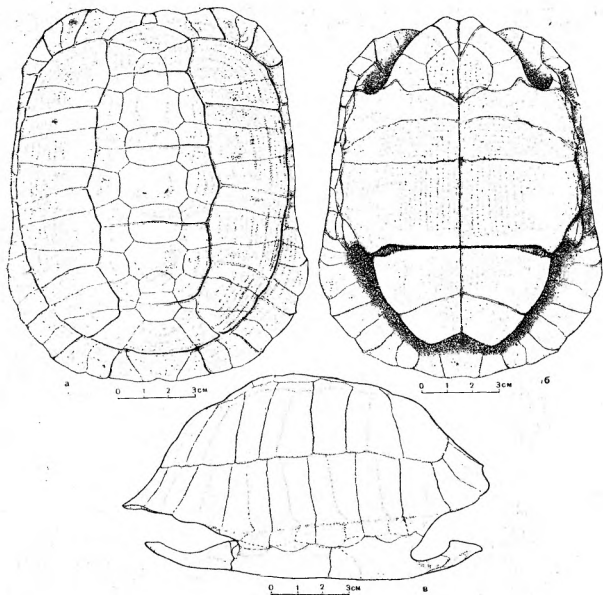


Рис. 417. *Testudo graeca* Linnaeus:

а — карапакс, б — пластрон; в — панцирь сбоку. Современный, Ю. Европа, Ю.-З. Азия, С. Африка

хвостовым щитками. Пластрон без подвижного соединения. Эпипластральная область более или менее утолщена и выступает вперед. Горловой щиток единый или парный (рис. 416). Десятки видов. Эоцен — плейстоцен С. Америки; эоцен — ныне, Африка; олигоцен — плиоцен Азии; миоцен — ныне, Ю. Америка; плиоцен — ныне, Мадагаскар, Алдобра и Сейшельские о-ва. К этому же роду, по-видимому, относятся некоторые виды *Testudo* из миоцена Молдавии, Крыма, Казахстана и плиоцена Украины.

Testudo Linnaeus, 1758 (= *Chersine* Merrem, 1820; = *Chersus* Wagler, 1830; = *Peltastes* Gray, 1869; = *Chersinella* Gray, 1870; = *Testudinella* Gray, 1870; = *Peltonia* Gray, 1872; *Medaestia* Wussow, 1916). Тип рода — *T. graeca* Linnaeus, 1758; современный, Ю. Европа, Ю.-З. Азия, С. Африка. Мелкие и умеренной величины черепахи (с длиной карапакса до 10—28 см). Альвеолярная поверхность верхней челюсти с умеренными или слабыми гребнями, либо без них; на переднечелюстной кости нет медиального гребня; передние небные отвер-

стия маленькие или большие, заметные снизу. Переднеушная кость закрыта сверху и спереди теменной костью. Ушная вырезка часто замкнутая. Третий или четвертый шейный позвонок двояковыпуклый. Карапакс всегда без подвижного соединения; как правило, передние нервные пластинки попеременно восьми- и четырехугольные; одна или две надхвостовые пластинки; в последнем случае шов между ними обычно прямой, поперечный. Реберные пластинки клиновидные, попеременно широкие и узкие на своих внутренних или наружных краях. У одного или двух полов имеется более или менее выраженная подвижность между задней долей пластрона и его передней частью; эпипластральная область лишь слабо утолщена или выступает. Горловые щитки парные (рис. 417). Много видов. Эоцен — ныне, Европа; миоцен — ныне, З. и Ю.-З. Азия. На территории СССР в ископаемом состоянии известны из миоцена Казахстана и плиоцена Украины. Часть остатков, известных как *Testudo*, может относиться к р. *Geochelone*.

? *Cheirogaster* Bergougnoux, 1935. Тип рода — *Ch. maurini* Bergougnoux, 1935; в эоцен, Франция. Энтопластрон отсутствует. Горловые щитки в контакте с грудными. Два вида.

? *Achilemys* Hay, 1908; *Cymatholcus* Clark, 1932 — оба из эоцена С. Америки. ? *Sinohadrianus* Ping, 1929; эоцен Китая. *Floridemis* Williams, 1950 (= *Bystra* Hay, 1916); плиоцен С. Америки.

TESTUDINOIDEA INCERTAE SEDIS

Sakya Bogachev, 1960. Тип рода — *S. pontica* Bogachev, 1960; н. плиоцен, Крым. Небольшая черепаха с умеренно выпуклым панцирем (длиной 20—22 см). Панцирь эллиптический, без фонтанелей. Карапакс сращен с пластроном. Имеется 10 позвоночных щитков, ширина их в 5 раз превышает длину. Реберные щитки узкие, шестиугольные. По строению пластрона близки к *Clemmys*. Шов между плечевыми и грудными щитками пересекает энтопластрон почти посредине. Один вид.

НАДСЕМЕЙСТВО CHELONOIDEA. МОРСКИЕ ЧЕРЕПАХИ

Носовые кости иногда имеются, и в этом случае предлобные кости не соприкасаются друг с другом. Височная часть крыши черепа не вырезанная сзади. Теменные кости контактируют с чешуйчатыми. Эпиптеригоиды хорошо развиты. Предчелюстные кости не сращены и соприкасаются с сошниками; последние разделяют хоаны и небные кости. У многих

небные отверстия. Имеется тенденция к образованию вторичного неба. Суженные посредние крыловидные кости соединяются по средней линии, отделяя базифеноид от небных костей. Челюстные кости не соединяются с крыловидными и квадратноскуловыми. Ушная вырезка незамкнутая. Чешуйчатая часть барабанной полости не развита. На вентральной поверхности базифеноида и основной затылочной кости глубокая, несколько ромбовидная ямка. Зубная кость занимает лишь переднюю половину наружной поверхности нижней челюсти, надугловую хорошо развита. Вечные кости имеются. Тело гноида обычно костное, несегментированное. Шея короткая, по-видимому, вторично не втягивающаяся в панцирь. В шее только один двояковыпуклый позвонок, и лишь один сустав может быть двойным. Хвостовые позвонки прочельные. В тазовом поясе непрерывный симфизный хрящ, но лобковые и седлажные кости могут непосредственно соприкасаться друг с другом. Нет боковых отростков седлажных костей. Епирубис хрящевой, редуцированный. Парные конечности обычно ластовидные; пальцы удлиненные, по крайней мере часть их лишена когтей; фаланги преимущественно без мыщелков. Фаланговая формула: 1, 3, 3, 3, 2—3. Костный панцирь, как правило, редуцируется. Нервные и реберные пластинки недоразвиваются, что приводит к образованию фонтанелей в карапаксе. Загривковая пластинка без реброобразных боковых отростков. Пластрон соединен с карапаксом лишь связками. Пластральные фонтанели развиты в различной степени. Роговые щитки всегда имеются. В. мел — ныне. Четыре семейства.

СЕМЕЙСТВО TOXOCHELYDÆ BAUR, 1895

Относительно примитивные морские черепахи, возможно, стоящие в основании всего надсемейства. Носовые кости, за редкими исключениями, маленькие или отсутствуют. Альвеолярная поверхность верхней челюсти и вторичное небо варьируют в своем развитии. Четвертый шейный позвонок двояковыпуклый. Сустав между шестым и седьмым позвонками неплюсский, восьмой позвонок имеет спереди двойную выпуклую поверхность. Поперечные отростки шейных позвонков умеренно развиты. Передние конечности ластовидные, задние построены, как у Chelydridae. Плечевая кость малоспециализирована. Трохантеры бедренной кости разделены глубокой ямой. Фаланги с хорошо сформированными сочленовными поверхностями. На лапах по два когтя. Карапакс несколько редуцирован, с фонтанелями между реберными и краевыми пластинками.

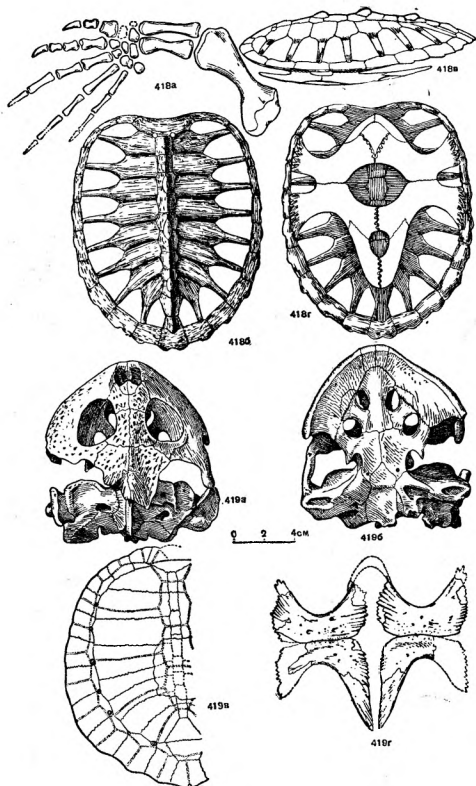


Рис. 418. *Toxochelys* Cope:

а — скелет передней конечности *T. latremis* Cope, уменьшено; б — карапакс *T. bauri* Wieland; в — панцирь *T. bauri* Wieland сбоку; г — пластрон *T. bauri* Wieland ($\times 0,42$). В. мел США (а — Hay, 1908; б, в, г — Wieland, 1905)

Рис. 419. *Porthochelys laticeps* Williston

Череп: а — сверху; б — снизу; в — карапакс; г — пластрон ($\times 0,08$). В. мел США (Hay, 1908)

Загрявковая пластинка без поверхности для прикрепления остистого отростка последнего шейного позвонка. Позади нее могут быть две маленькие шейные фонтанели, если же их нет, то карапакс в соответствующих местах утончен. Невральные пластинки плоские или килеобразные. Две надхвостовые пластинки. Пластрон с центральной и боковыми фонтанелями. Мосты составляют не менее двух третей длины пластрона. Ксифипластроны хорошо развиты. В. мел — эоцен. Три подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО ТОХОХЕЛИИНАЕ BAUR, 1895

Сравнительно примитивные черепахи без вторичного неба и с узкой альвеолярной поверхностью верхней челюсти. Носовые кости маленькие или отсутствуют. Карапакс округлый, не суженный посредине. Невральные пластинки с очень слабым килем или без киля, плоские. Краевые фонтанели умеренной величины или маленькие. Фонтанели брюшного щита небольшие. Ксифипластроны заострены сзади. В. мел.

Toxochelys Cope, 1873 (= *Phyllemys* Schmidt, 1944). Тип рода — *Toxochelys latiremis* Cope, 1873; в. мел, США (Канзас). Крупные черепахи (с длиной панциря около 50 см). Длина черепа превышает его ширину. Носовых костей нет. Карапакс овальный; девять невральных пластинок (девятая может подразделяться на две) с заметным килем. Над некоторыми невральными пластинками лежат дополнительные кожные окостенения, под которыми медиальный киль образует костные бугорки. Длина четвертой невральной пластинки превышает ширину. Реберные пластинки редуцированы; между ними и краевыми пластинками имеются значительные фонтанели. Между загрявковой и первой невральной пластинкой пара маленьких шейных фонтанелей. Пластрон относительно редуцированный, с двумя центральными (из которых первая — между гио- и гипопластроны — больше по размеру) и двумя боковыми фонтанелями (рис. 418). Более 10 видов. В. мел С. Америки.

Porthochelys Williston, 1901. Тип рода — *P. laticeps* Williston, 1901; в. мел, США (Канзас). Крупные черепахи с почти круглым панцирем (длина карапакса 73 см, ширина 78 см). Ширина черепа почти равна его длине. Есть маленькие носовые кости. Невральные пластинки удлиненные, узкие, почти прямоугольной формы. Две надхвостовые пластинки в виде трапеций, сложенных своими основаниями. Нет ни срединного киля на карапаксе, ни дополнительных кожных окостенений. Шейных

фонтанелей нет. Реберные пластинки широко контактируют с краевыми; фонтанели между ними очень маленькие. По строению пластрона сходен с *Toxochelys*, но фонтанели могут быть меньше (особенно боковые) (рис. 419). Один вид. По строению черепа и карапакса во многих отношениях близок к некоторым *Ваеоида* (*Macrobaena*).

? *Cynocercus* Cope, 1872; *Thinochelys* Zangerl, 1953 — оба из в. мела С. Америки.

ПОДСЕМЕЙСТВО ЛОПХОХЕЛИИНАЕ ZANGERL, 1953

Специализированные черепахи с широкой альвеолярной поверхностью верхней челюсти, с зачаточным небом в виде костных горизонтальных выростов ниже хоан, не встречающихся по средней линии. Носовые кости маленькие. Карапакс несколько сжатый посредине, с непрерывным срединным килем. Краевые фонтанели умеренно развиты. Надхвостовая пластинка к месту соединения с хвостовой сужается. Пластральные фонтанели большие. В. мел.

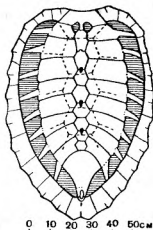


Рис. 420. *Clenochelys tenuitesta* Zangerl. Карапакс. В. мел США (Bergounioux, 1955)

Clenochelys Zangerl, 1953 (рис. 420); *Lophochelys* Zangerl, 1953; *Prionochelys* Zangerl, 1953 — все из в. мела С. Америки.

ПОДСЕМЕЙСТВО ОСТЕОПЫГИНАЕ ZANGERL, 1953

По строению черепа близки к *Lophochelyi*нае, но вторичное небо сильно развито. Носовых костей обычно нет. Симфиз нижней челюсти длинный (до трети длины челюсти). Карапакс овальный, без сжатия посредине и без срединного киля. Краевые фонтанели маленькие или даже отсутствуют. В. мел — эоцен.

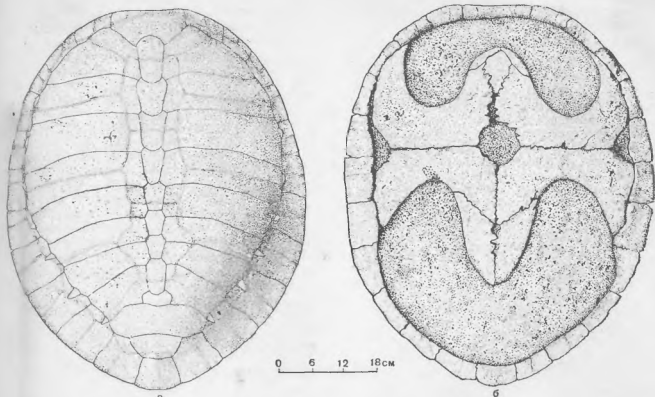


Рис. 421. *Osteopygis gibbi* Wieland:

а — карапакс; б — пластрон. В. мел США (Нау, 1908)

Osteopygis Cope, 1868 (= ? *Propleura* Cope, 1870). Тип рода — *Osteopygis emarginatus* Cope, 1868; в. мел, США (Нью-Джерси). Крупные черепахи (с панцирем длиной до 70 см). Может быть, имелись подкраевые щитки (рис. 421). Несколько видов. В. мел — эоцен С. Америки; в. мел Китая (Ганьсу).

Rhetechelys Hay, 1908 (= *Eucastes* Cope, 1867); в. мел С. Америки. *Protemys* Owen, 1851; эоцен З. Европы.

СЕМЕЙСТВО PROTOSTEGIDAE COPE, 1889

Сильно специализированные морские черепахи часто гигантского размера, с черепом, вооруженным мощным клювом. Альвеолярная поверхность верхней челюсти широкая. Вторичного неба нет. Небные окна отсутствуют. Носовые кости сохраняются только у более примитивных форм. Четвертый шейный позвонок двояковыпуклый. Сустав между шестым и седьмым позвонками неплоский. Тело восьмого позвонка вогнуто спереди, но нет двойного сустава. Поперечные отростки шейных позвонков слабые. Обе пары конечностей ласто-видные. Плечевая кость специализированного

морского типа с латеральным отростком, значительно сдвинутым дистально. Интертрохантерная яма бедренной кости хорошо развита. Фаланги без сформированных сочленовных поверхностей. Когтей нет. Карапакс сильно редуцирован. Верхние пластинки или слабо развитые, или рудиментарные. Краевые фонтанели обычно очень большие. Краевые пластинки узкие. Загривковая пластинка с поверхностью для прикрепления остистого отростка восьмого позвонка. Пластрон редуцирован. Эпипластроны Т-образные или отсутствуют. Ксифипластроны маленькие, короткие. Гио- и гипопластроны с длинными зубовидными отростками, придающими им звездчатый вид. В. мел — олигоцен. Два подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО CHELOSPHARGINAE ZANGER, 1953

Сравнительно примитивные мелкие черепахи с тупым прямым клювом. Маленькие носовые кости разделяют предлобные. Гребни на альвеолярной поверхности верхней челюсти утолщенные. Лобные кости широкие, с боковыми отростками, охватывающими глазницы сверху и несколько сбоку. Фонтанели в карапаксе

умеренно развиты. Эпипластроны Т-образные. Гио- и гипопластроны с короткими пальцеобразными выступами. В. мел.

Calcarichelys Zangerl, 1953; *Chelosphargis* Zangerl, 1953 — оба из в. мела С. Америки.

ПОДСЕМЕЙСТВО PROTOSTEGINAE COPE, 1889

Очень крупные специализированные морские черепахи с мощным изогнутым и заостренным клювом. Носовых костей нет, и предлобные кости контактируют по средней линии. Лобные кости без боковых отростков. Фонтанели карапакса крайне велики. Реберные пластинки рудиментарные. Брюшной щит неполный — нет эпипластронов. Энтотпластрон Т-образный. Гио- и гипопластроны сильно развитые, звездообразные. В. мел — олигоцен.

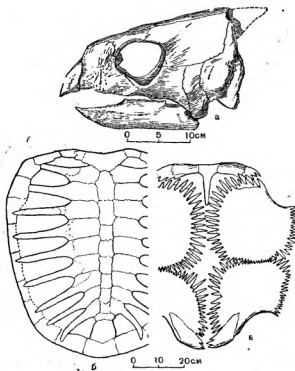


Рис. 422. *Protostega copei* Wieland:

а — череп сбоку; б — карапакс; в — пластрон. В. мел США (Wieland, 1909)

Protostega Cope, 1871. Тип рода — *P. gigas* Cope, 1871; в. мел, США (Канзас). Очень

крупные черепахи (с панцирем до 80—100 см). Ширина черепа почти равна его длине. Клюв слабо загнут вниз. Верхняя челюсть с довольно широкой альвеолярной поверхностью, которая простирается назад до переднего края глазницы. Латеральный отросток плечевой кости очень сильный. Невральный киль неровный; возвышенные участки чередуются с понижениями. Реберные пластинки относительно развитые, так что краевые фонтанели не заходят медиально дальше чем на две трети расстояния между краем карапакса и невральными пластинками. Краевые пластинки ровные, без зубообразных выступов внутрь. Гио- и гипопластроны относительно большие, а их пальцевидные отростки сравнительно короткие. Центральная и боковые фонтанели относительно невелики (рис. 422). Несколько видов. В. мел С. Америки; ? в. мел Англии.

Archelon Wieland, 1896. Тип рода — *A. ischyros* Wieland, 1896; в. мел, США (Ю. Дакота). Гигантские черепахи, общая длина которых достигала 3 м (череп имел в длину до 60 см). Длина черепа больше его ширины. Клюв большой и сильно загнутый вниз. Альвеолярная поверхность не заходит назад дальше хоан. Латеральный отросток плечевой кости слабый. Ряд невральных пластинок, видимо, дополнен несколькими дермальными окостенениями. Срединный киль непрерывный. Реберные пластинки крайне редуцированы. Краевые пластинки с короткими внутренними зубообразными выступами. Гио- и гипопластроны относительно большие, с длинными зубообразными отростками. Центральная фонтанель среднего размера (рис. 423). Два вида. В. мел С. Америки.

Protosphargis Capellini, 1884. Тип рода — *P. veronensis* Capellini, 1884; в. мел, Италия. Большие черепахи (около 1 м длины). Изучены недостаточно. Краевые пластинки тонкие и узкие. Реберные пластинки, видимо крайне редуцированные. Гио- и гипопластроны сильно уменьшены. Очень большая центральная фонтанель. Может быть, были эпипластроны (рис. 424). Два вида. В. мел Италии.

Pseudosphargis Dames, 1894; олигоцен З. Европы.

Рис. 423. *Archelon ischyros* Wieland:

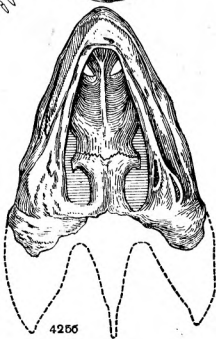
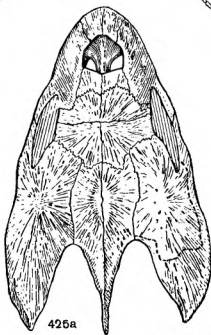
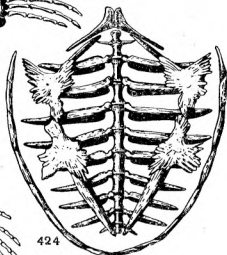
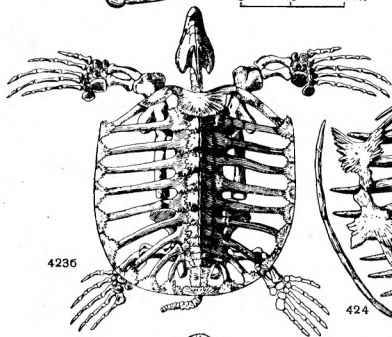
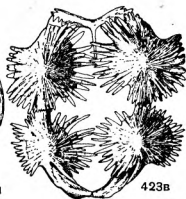
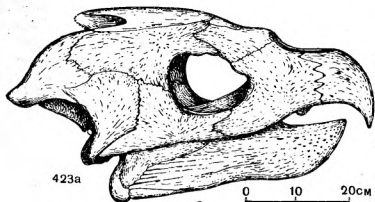
а — череп сбоку; б — пластрон (×0,03). В. мел США (Wieland, 1896)

Рис. 424. *Protosphargis veronensis* Cappellini.

Панцирь снизу (×0,06). В. мел Италии (Abel, 1927)

Рис. 425. *Desmatochelys lowi* Williston.

Череп: а — сверху, б — снизу. В. мел США (Hay, 1907)



0 3 6cm

СЕМЕЙСТВО DESMATOCHELYIDAE WILLISTON,
1894

Аберрантные морские черепахи не совсем ясного систематического положения. Носовые кости большие. Вторичного неба нет. Имеются маленькие задние небные отверстия. Шейные позвонки с хорошо развитыми поперечными отростками. Парные конечности ластовидные. Плечевая кость специализированного морского типа. Интратрохантерная яма бедренной кости хорошо развита. Фаланги с мышечками Карапакс менее редуцирован, чем у *Protostegidae*. Краевые фонтанели маленькие. Мел. В ископаемом состоянии до шести родов.

Rhinochelys Seeley, 1869; н. мел 3. Европы.
? *Cratochelone* Longman, 1915; ? *Notochelone* Lydekker, 1889 (= *Notochelys* Owen, 1882) — оба из н. мела Австралии. ? *Atlantochelys* Agassiz, 1849; *Desmatochelys* Williston, 1894 (рис. 425); ? *Neptunochelys* Wieland — все из в. мела С. Америки.

СЕМЕЙСТВО CHELONIIDAE GRAY, 1825.
МОРСКИЕ ЧЕРЕПАХИ

Типичные современные морские черепахи, менее специализированные, чем *Protostegidae*; возможно, потомки *Toxochelyidae*. Носовых костей нет. Предлобные кости контактируют по средней линии; их нисходящие отростки умеренно разделены снизу. Вторичное небо более или менее сильно развито за счет отростков небных костей и сошника. Небных отверстий нет. Альвеолярная поверхность верхней челюсти с гребнями или без них. Нисходящие отростки теменных костей несколько редуцированы. Шея сравнительно короткая, голова не втягивается в панцирь. Четвертый шейный позвонок обычно двояковыпуклый. Сустав между шестым и седьмым позвонками обычно плоский. Передняя поверхность тела восьмого шейного позвонка вогнутая, часто двойная. Коракоиды с умеренно расширенными дистальными концами. Плечевая кость специализированного морского типа. Интратрохантерная яма бедренной кости сильно ограничена соединением трохантеров. Фаланги без хорошо сформированных сочленовных поверхностей. На лапах один-два когтя. Карапакс обычно сердцевидный, с углублениями в краях для шей и передних конечностей. Реберные пластинки обычно редуцированы, но значительно лучше развиты, чем у *Protostegidae*. Краевые фонтанели иногда с возрастом зарастают. Загрявковая пластинка с поверхностью для прикрепления остистого отростка последнего

шейного позвонка. Невральные пластинки варьируют в числе; по форме они шестиугольные с короткими передне-боковыми сторонами. Две надхвостовые пластинки. Реберных щитков четыре-пять пар, краевых щитков 11—12 пар; иногда имеются надкраевые щитки. Фонтанели в пластроне умеренно развиты. Эпипластроны узкие. Эпипластрон небольшой. Ксифопластроны нередуцированные. Ряд подкраевых щитков полный. Обычно имеется непарный межгорловой щиток. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии около 20 родов.

Наиболее специализированные представители *Cheloniidae* появились уже в мелу; современные формы в целом лишь умеренно специализированы (Zangerl, 1958). У некоторых верхнемеловых форм было уже сильно развитое вторичное небо (*Allopleuron*), тогда как эоценовый род *Euchelone* имел лишь первичное небо. Олигоценовые *Glarchelys* и «*Chelonia*» *gwinerti* по строению конечностей наиболее специализированные из всех *Cheloniidae* (дистальные отделы конечности у них относительно длиннее, а проксимальные — короче). Прimitивными признаками для *Cheloniidae* можно считать следующие: 1) височная область крыши черепа полная; 2) вторичное небо слабо развитое; 3) незначительное число роговых щитков на черепе, расположенных примерно по плану *Chelonia*; 4) карапакс слабо удлинненный, овальный, спереди слегка закругленный; 5) у взрослых краевых фонтанелей нет, но их зарастание в онтогенезе идет сравнительно медленно; 6) карапакс состоит из загрявковой, восьми невральных, двух надхвостовых, хвостовой, восьми пар реберных и 11 пар краевых пластинок; 7) карапакс покрыт маленьким загрявковым, пятью парами позвоночных, четырьмя парами реберных и 12 парами краевых щитков; 8) гио- и гипопластроны большие; длина моста составляет почти 0,6 ширины пластрона; центральная и боковые фонтанели маленькие; передняя губа пластрона несколько сильнее развита, чем задняя; 8) при движении главную роль играют передние конечности. Современные морские черепахи некоторыми авторами (Zangerl, 1958) подразделяются на две трибы: *Chelonini*, имеющих более примитивный карапакс, во многом близкий к исходному типу, и *Caretini*. Первые настоящие *Chelonini* известны с олигоцена или раннего миоцена, когда, видимо, произошло разделение типичных морских черепах современного облика на две группы. В трибу *Chelonini* входят два рода: *Chelonia* и *Eretmochelys*. В ходе эволюции второй трибы — *Caretini*, куда относятся роды *Proculpocheilus*, *Caretta* и *Lepidochelys*, происходит фрагментация

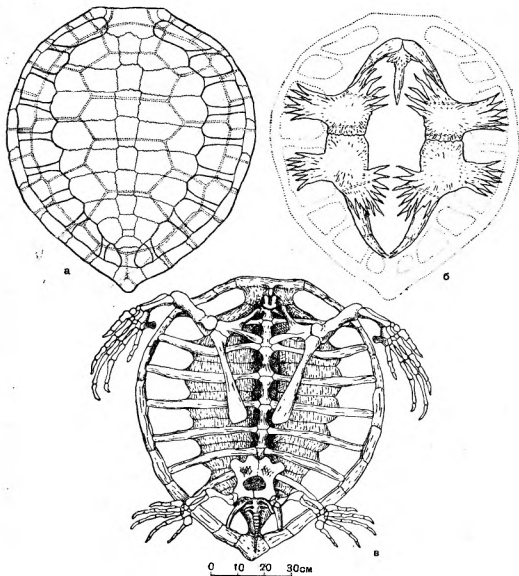


Рис. 426. *Chelonia mydas* (Linnaeus):

а — карапакс; б — пластрон; в — скелет снизу (пластрон удален). Современный, тропические и субтропические моря и океаны

костного и рогового панциря и рогового покрытия головы, но пластрон остается относительно примитивным. Карапакс Carettini включает 9—15 невральных и 12 пар краевых пластинок, более пяти позвоночных, пять—восемь пар реберных и 13 пар краевых щитков. Обычно в этой трибе очень велик размах индивидуальных вариаций. Более древние черепахи семейства (меловые и ранние третичные), по-видимому, составляют боковые ветви основного ствола морских черепах, но слабая изученность материала не позволяет классифицировать их более точно.

Chelonia Brongniart, 1800 (= *Chelone* Brongniart, 1805; = *Chelonias* Rafinesque, 1814; = *Chelona* Fleming, 1822; = *Mydas* Cocteau, 1838; = *Mydascea* Gervais, 1843; = *Euchelonia* Tschudi, 1846; = *Megemys* Gistel, 1848; = *Euchelclys* Girard, 1858; = *Natator* McCulloch, 1908). Тип рода — *Testudo mydas* Linnaeus, 1758; эоцен (?) (З. Африка) — ныне, тропические и субтропические моря и океаны. Крупные черепахи (с длиной панциря до 1 м). Череп несколько удлинённый и суженный. Альвеолярная поверхность верхней челюсти с гребнями. Предчелюстные кости в контакте с

сошником, который разделяет верхнечелюстные кости; внутренний край последних выступает в виде острого гребня. Крыловидные кости относительно длинные, без значительного расширения спереди, плоские сзади. Лобные кости обычно входят в край глазницы. Как правило, на черепе одна пара предлобных щитков. Затылочный щиток отсутствует. Симфиз нижней челюсти короткий, составляющий значительно менее трети общей длины челюсти. В симфизе имеется острый гребень. В карапаксе всю жизнь сохраняются краевые фонтанели. Невральных пластинок 9—11, краевых — 11 пар, причем девятая не имеет контакта с ребром. Загрявковый щиток не контактирует с первым реберным; реберных щитков обычно четыре пары. Пластрон с большим межгловым щитком; подкраевых щитков четыре пары (рис. 426). Несколько видов. Миоцен — плиоцен Европы, С. Америки; современный, тропические и субтропические моря и океаны.

Остатки морских черепах из олигоцена СССР (Кавказ и Приаралье) лишь условно относятся к данному роду.

Caretta Rafinesque, 1814 (= Thalassochelys Fitzinger, 1835; = Caouana Cotteau, 1838; = Halichelys Fitzinger, 1843; = Thalassiochelys Nardo, 1864; = Cephalochelys Gray, 1873; = Eremonia Gray, 1873; = Pliochelys Portis, 1891; = ? Proganosaurus Portis, 1891). Тип рода — *Testudo caretta* Linnaeus, 1758; эоцен (З. Европа) — ныне, тропические субтропические моря и океаны. Крупные черепахи (с длиной карапакса до 1 м). Череп несколько короче и шире, чем у *Chelonia*. Альвеолярная поверхность верхней челюсти без гребней. Предчелюстные кости отделены от короткого сошника отростками челюстных костей, встречающимися по средней линии. Челюстные кости без острого режущего внутреннего края. Крыловидные кости умеренной длины, слегка расширенные спереди, глубоко вогнутые сзади. Лобные кости не входят в край глазницы. Затылочный щиток обычно имеется. Симфиз нижней челюсти относительно длинный: его длина превышает ширину; гребень на симфизе отсутствует. У взрослых форм краевые фонтанели в карапаксе исчезают. Невральных пластинок 7—11 (иногда некоторые из них фрагментированы), краевых пластинок 12—13 пар, причем девятая или десятая не вступают в контакт с ребрами. Загрявковый щиток, как правило, не контактирует с первыми ребрами. Реберных пластинок обычно пять пар. Пластрон с очень маленьким межгловым щитком или без него; подкраевых щитков три

пары (рис. 427). Несколько видов. В. мел — эоцен, плиоцен З. Европы; ? эоцен С.-З. Африки; плейстоцен С. Америки; современные, тропические субтропические моря и океаны.

Procolpochelys Hay, 1908. Тип рода — *Chelonia grandaeva* Leidy, 1851; миоцен, США (Нью-Джерси). Крупные черепахи (с длиной карапакса до 80 см). Несколько удлинённый панцирь с толстыми и тяжелыми реберными и невральными пластинками; последних больше восьми. Некоторые невральные пластинки распадаются на два-три компонента каждая. Первая реберная пластинка соединена швом с загрявковой и с первой — третьей краевыми пластинками. Ребро, соответствующее первой реберной пластинке, входит в ямку на третьей краевой пластинке. Всю жизнь большие краевые фонтанели сохраняются, но впереди первой реберной пластинки фонтанель исчезает. Реберных щитков, возможно, четыре пары, позвоночных — пять пар, краевых — 12 пар (рис. 428). Один вид.

Lepidochelys Fitzinger, 1843 (= Caouana Gray, 1844; = Colpochelys Garman, 1880). Тип рода — *Chelonia olivacea* Eschscholtz, 1829; современный, тропические и субтропические моря и океаны. Крупные черепахи (с панцирем длиной до 80 см). Карапакс без краевых фонтанелей у взрослых особей. Невральных пластинок 12—15, краевых обычно 13—14 пар. Один вид.

Argillochelys Lydekker, 1889. Тип рода — *Chelone cuneiceps* Owen, 1849; эоцен, Англия. Черепахи умеренной величины. Череп короткий и широкий. Альвеолярная поверхность верхней челюсти с гребнями. Крыловидные кости короткие, широкие спереди, с характерными, направленными наружу и назад отростками в передне-внешних углах. Хоаны в передней половине черепа. Сошник длинный контактирующий с предчелюстными костями. Есть затылочный щиток. Симфиз нижней челюсти умеренной длины (иногда более трети общей длины челюсти), с гребнем. По строению панциря и конечностей близки к *Caretta*, но в карапаксе лишь четыре пары реберных щитков, а ксифиластры широко соединяются по средней линии. Плечевая кость может быть более уплощенная, чем у *Caretta* (рис. 429). Несколько видов. Эоцен З. Европы.

Lytoloma Cope, 1870. Тип рода — *L. angusta* Cope, 1870; в. мел, США (Нью-Джерси). Крупные черепахи (с панцирем длиной до 60 см). По пропорциям черепа близки к *Caretta*, но с сильно удлиненной передней частью. Вторичное небо развито очень сильно — хоаны

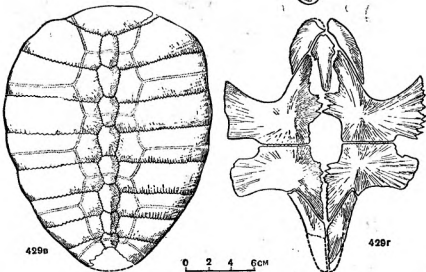
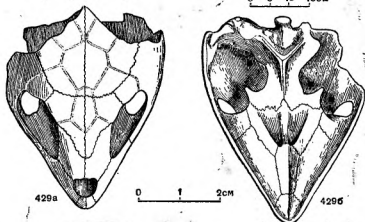
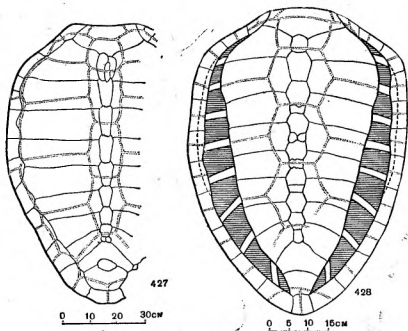


Рис. 427. *Caretta caretat* (Linnaeus).

Каранакс. Современный, тропические и субтропические моря и океаны (Zangerl, 1958)

Рис. 428. *Procolpochelys grandaeva* (Leidy).

Каранакс. Мiocен США (Zangerl а. Turnbull, 1955)

Рис. 429. *Argillochelys cuneiceps* (Owen).

Черен: а — сверху, б — снизу; в — каранакс; г — пластрон. Н. эоцен Англии (а, б — Lydekker, 1889; в, г — Owen, 1849)

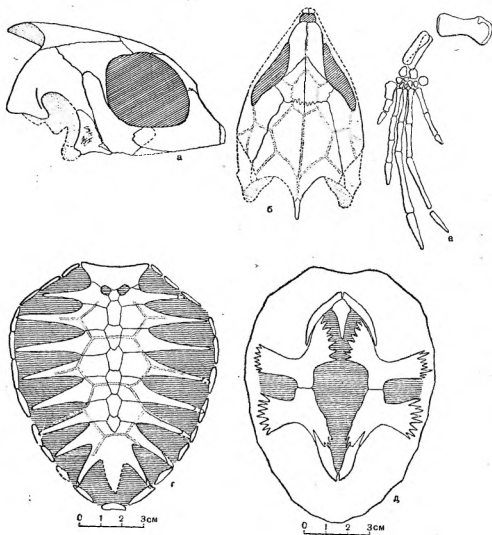


Рис. 430. *Glarichelys knorri* (Gray).

Череп: а—сбоку, б—сверху (×1,4); в—скелет передней конечности (×1); г—карапакс д—пластрон. Н. олигоцен Швейцарии (Zangerl, 1958)

в задней половине или даже в задней трети черепа. Чрезвычайно длинный симфиз нижней челюсти, составляющий половину общей длины челюсти. Карапакс округлой формы; краевые фонтанели маленькие, возможно, с возрастом исчезающие. Ксифиластроны широко соединяются по средней линии. Несколько видов. В. мел — эоцен С. Америки и З. Европы. Большая часть (если не все) европейских находок, описанных под этим родовым названием, относится к другим родам, особенно к *Puppigerus* Cope, 1870.

Glarichelys Zangerl, 1958. Тип рода — *Chelonia knorri* Gray, 1831; эоцен — н. олигоцен, З. Европа. Мелкие черепахи (длина карапакса не превышает 8—12 см). Череп с мас-

сивным и удлиненным рылом. Вторичное небо слабо развито. Симфиз нижней челюсти относительно короткий. Карапакс, вероятно, с пожизненно сохраняющимися фонтанелями. Пластрон с относительно большой центральной и боковыми фонтанелями. Плечевой пояс относительно примитивный: акромион и лопатка примерно равной длины, коракоид неудлиненный. Лучевая и локтевая кости, вероятно, лежат одна над другой. Кисть и стопа значительно длиннее, чем у современных *Cheloniidae*, а проксимальные отделы передней конечности относительно короче (рис. 430). Один вид.

Catapleura Cope, 1870; *Corsochelys* Zangerl, 1960 — оба из в. мела С. Америки. *Allopleuron*

Baur, 1888; *Glaucocochelone* Dollo, 1909; ? *Glyptocochelone* Dollo, 1903; *Tomocochelone* Dollo, 1909 — все из в. мела З. Европы. *Peritresius* Cope, 1870; в. мел — миоцен С. Америки. *Eochelone* Dollo, 1903; *Puppigerus* Cope, 1870 (? = *Glossocochelys* Seeley, 1871; ? = *Pachyrhynchus* Dollo, 1886; ? = *Erquelinnesia* Dollo, 1887) — оба из эоцена З. Европы. ? *Lembonax* Cope, 1870; эоцен С. Америки. ? *Bryocochelys* van Beneden, 1871; *Chelyopsis* Smets, 1887 — оба из олигоцена З. Европы. *Carolinocochelys* Hay, 1923; олигоцен С. Америки. *Kurobechelys* Shikama, 1956; миоцен Японии. *Syllomus* Cope, 1896; миоцен С. Америки. ? *Pachychelys* van Beneden, 1871; плиоцен З. Европы. *Eretmocochelys* Fitzinger, 1843; современный, субтропические и тропические моря и океаны.

CHELONIOIDEA INCERTAE SEDIS

Therezinosaurus Maleev, 1954. Тип рода — *Th. cheloniformis* Maleev, 1954; в. мел, Монголия (Нэмэгэту). Гигантские черепахи (с длиной туловища до 3,5—4,5 м и шириной свыше 3 м). Единственный известный экземпляр представлен обломками ребер, метакarpальной костью и несколькими серповидными, сильно сжатыми с боков когтевидными фалангами, достигавшими в длину 60—65 см. Кочечности, очевидно, были ластовидными, с мышцами. Панцирь мог быть очень сильно редуцирован. Один вид. Некоторую аналогию терезинозавру представляют гигантские черепахи сем. Protostegidae из в. мела С. Америки, хотя наличие когтей и хорошо сформированных суставных поверхностей на метакarpальных и фалангах говорит о возможной связи с Toxochelyidae.

НАДСЕМЕЙСТВО DERMOCHELYOIDEA. КОЖИСТЫЕ ЧЕРЕПАХИ

Носовых костей нет. Предлобные кости контактируют друг с другом. Височная часть крыши черепа полная. Чешуйчатые кости контактируют с теменными; нисходящие отростки последних отсутствуют. Эпиптерионидов нет. Челюстные кости не соприкасаются с крыловидными и квадратноскуловыми. Чешуйчатые кости отделены квадратными костями от глазничных. Ушная вырезка незамкнутая. Чешуйчатая часть барабанной полости не развита. Сошник встречается с предчелюстными костями и разделяет хоаны и небные кости. Парасфеноид большой, разделяющий крыловидные кости, за исключением их передних

концов. Небных отверстий нет. Вторичное небо не развито. Нижняя челюсть позади вентрального отростка очень короткая, задние ее элементы редуцированы; вентральных костей нет. Тело гниода частично окостеневает, несегментированное. Шея короткая, вторично не втягивающаяся в панцирь, с единственным двояковыпуклым позвонком; лишь один сустав может быть двойным. Лобковые и седалищные кости окостеневают не полностью, оставляя широкий симфизный хрящ. Тироидные окна маленькие. Еpirubis хрящевой, длинный. Седалищные кости без боковых отростков. Конечности ластовидные, особенно передние. Фаланги удлинненные, без мышечков. Фаланговая формула: 2, 3, 3, 3, 2. Когтей нет. Обычно хорошо развит панцирь из мозаики маленьких полигональных эпитекальных костных пластинок, замещающий чрезвычайно редуцированный костный панцирь текального происхождения, от которого остается в карапаксе лишь закривковая пластинка. Эпистоластрон утерян. Остальные элементы пластрона маленькие и узкие, окаймляющие огромную центральную фонтанель. Роговые щитки панциря отсутствуют. Эоцен — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО DERMOCHELYIDAE GRAY, 1825. КОЖИСТЫЕ ЧЕРЕПАХИ

Нисходящие отростки предлобных костей умеренно разделены снизу. Альвеолярная поверхность верхней челюсти без гребней, как правило, узкая. Четвертый шейный позвонок обычно двояковыпуклый. Сустав между шестым и седьмым позвонками обычно неплоский. Восьмой шейный позвонок имеет спереди вогнутую поверхность, двойную или одинарную. Крестцовые ребра начинаются и от тела позвонка, и от его невральной дуги. Кораконды не расширены дистально. Плечевая кость специализированного морского типа, с латеральным отростком, смещенным дистально. Интертрохантерная яма бедренной кости редуцирована в результате соединения трохантеров. Закривковая пластинка с поверхностью для прикрепления остистого отростка последнего шейного позвонка. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии четыре рода.

В ходе эволюции кожистых черепах происходила редукция нисходящих отростков теменных костей, редукция, возможно, умеренно развитого у исходных форм вторичного неба, развитие эпитекальной мозаичной брони. В ряду *Eosphargis* — *Psephophorus* — *Dermochelys* частично прослеживается и смещение этих признаков от более примитивного состояния к более прогрессивному. В свою очередь,

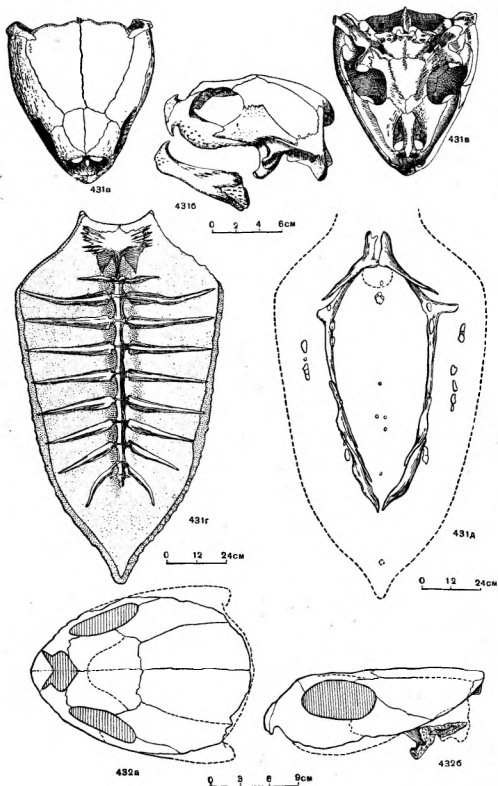


Рис. 431. *Dermochelys coriacea* (Linnæus).

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу; г — карапакс; д — пластрон. Современный, тропические и субтропические моря и океаны (а, б, в — Boulenger, 1889; г, д — Abel, 1927)

Рис. 432. *Eosphargis breineri* Nielsen.

Череп: а — сверху, б — сбоку. Н. зоен Дании (Nielsen, 1959)

Eosphargis Долло (Dollo, 1887a) связывает с *Toxochelys*, Зангерл (Zangerl, 1953) — с *Pseudosphargis*, Нильсен (Nielsen, 1959) — с *Eocheilone*.

Dermochelys Blainville, 1816 (= *Sphargis* Merrem, 1820; = *Coriudo* Fleming, 1822; = *Siphargis* Risso, 1826; = *Dermatochelis* Leseur, 1829; = *Dermatochelys* Wagler, 1830; *Scytine* Wagler, 1830; = *Scytina* Wagler, 1830; = *Cheylra* Rafinesque, 1832; = *Scytina* Gray, 1834; = *Scytina* Duméril et Bibron, 1835; = *Sphragis* Agassiz, 1846). Тип рода — *Testudo coriacea* Linnaeus, 1766; миоцен, З. Европа; современные тропические и субтропические моря и океаны. Очень крупные черепахи, достигающие 2,5 м длины. Череп короткий, широкий и высокий. Отношение ширины к длине 10:18, а высоты к длине 10:12. Наружные ноздри более или менее правильной формы, отделенные от глазниц относительно узким костным мостом. Режущий край альвеолярной поверхности предчелюстной и челюстной костей образует сильный клыкообразный вырост. Небные и верхнечелюстные кости по месту своего контакта образуют острый гребень. Передняя часть сошника, прикрывающая снизу хоаны, короткая. Спинной панцирь состоит из мозаики мелких многоугольных эпитекальных пластинок; среди них выделяется семь продольных рядов расширенных пластинок, снабженных острым килем. Брюшной панцирь мозаичный, с пятью продольными рядами увеличенных пластинок (рис. 431). Один вид.

Eosphargis Lydekker, 1889. Тип рода — *Chelonina gigas* Owen, 1849; эоцен, Англия и Бельгия. Крупные черепахи с длиной черепа до 23 см. Череп более широкий и уплощенный, чем у *Dermochelys*. Отношение ширины к длине 10:13, а высоты к длине 10:33. Ноздри с длинными и узкими выростами, вклинивающимися между верхними частями предчелюстных и челюстных костями. Костный мост между ноздрями и глазницей относительно широкий. Режущий край альвеолярной поверхности предчелюстной и челюстной костей образует клыкообразный выступ, но менее сильный, чем у *Dermochelys*. Небные и челюстные кости по месту своего контакта образуют острый гребень. Передняя часть сошника, прикрывающая хоаны снизу, имеет большую длину, чем у *Dermochelys*. Радиальный отросток плечевой кости очень длинный: его длина превышает диаметр середины стержня плеча. Спинной панцирь состоит из медиального ряда крупных костных щитков, снабженных килем, и, возможно, также из серии больших краевых пластинок. Нет многоугольных костных пласти-

нок, образующих эпитекальный мозаичный панцирь (рис. 432). Два вида. Эоцен З. Европы (Англия, Бельгия, Дания).

Psephophorus v. Meyer, 1847 (= *Macrochelys* v. Beneden, 1871). Тип рода — *P. polygonus* v. Meyer, 1847; эоцен З. Европы. По пропорциям черепа близок к *Eosphargis*. Отношение ширины к длине 10:15, а высоты к длине 10:19. Режущий край предчелюстной и челюстной костей не образует клыкообразного выступа. Небные и челюстные кости в месте своего контакта не образуют острого гребня. Плечевая кость с радиальным отростком, более длинным, чем у *Dermochelys*, но более коротким, чем у *Eosphargis*. Спинной и брюшной панцири образованы мозаикой из мелких многоугольных костных пластинок. Расширенные пластинки, расположенные несколькими продольными рядами, лишены килей. Несколько видов. Эоцен — миоцен С. Америки; эоцен — плиоцен З. Европы; эоцен С. Африки.

Cosmochelys Andrews, 1919; эоцен С. Африки.

НАДСЕМЕЙСТВО TRIONYCHOIDEA. МЯГКОКОЖИЕ ЧЕРЕПАХИ

Пресноводные черепахи с сильно уплощенным панцирем. Носовых костей нет. Предлобные кости встречаются по средней линии. Височная часть крыши сильно вырезана сзади. Чешуйчатые кости не контактируют ни с теменными, ни с заглазничными костями. Нисходящие отростки теменных костей хорошо развиты. Ушная вырезка замкнута. Чешуйчатая часть барабанной полости слабо или совсем не развита. Предчелюстные кости сращены. Сошник более или менее редуцирован, не контактирует с предчелюстными костями и не разделяет небные кости. Небно-носовые и небные отверстия имеются. Крыловидные кости разделены базисфеноидом, достигающим спереди небных костей. Верхнезатылочный отросток очень длинный. От чешуйчатых костей назад выступают длинные отростки. Зубная кость покрывает значительную часть наружной поверхности нижней челюсти. Надугловая часть принимает участие в формировании сочленовой поверхности. Засочленовный отросток хорошо развит. Венечные кости имеются. Шея длинная; все шейные позвонки опистоцельные, кроме восьмого двояковыпуклого или с плоской задней поверхностью. Тиронидные окна хорошо развиты и разделены лишь связкой. Epipubis хрящевой, умеренно развитый. Латеральные отростки седлальной кости маленькие. Конечности ластовидные. Ро-

говые чешуи отсутствуют или по крайней мере сильно редуцированы. Костный панцирь слегка редуцирован. Мел — ныне. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО CARETTOCHELYIDAE BOULENGER, 1887

Череп низкий и широкий, с гранулированной поверхностью. Челюстные кости соединяются с большими квадратноскуловыми. Скуловые кости маленькие. Заглазничные кости отделяют их от темешных. Сошник не контактирует спереди ни с предчелюстными, ни с челюстными костями и не разделяет хоаны. Небно-носовые отверстия чрезвычайно велики. Небные отверстия умеренно развиты. Чешуйчатая часть барабанной полости не развита. Зубная кость покрывает около двух третей наружной поверхности нижней челюсти. Надугловая кость хорошо развита. Тело гнонда хрящевое, несегментированное. Шейные позвонки широкие; восьмой шейный позвонок двояковыпуклый, оба его сустава двойные. Коракоиды длинные, несколько расширяющиеся к дистальному концу. Лобковые кости встречаются в широком симфизе. Седалищный симфиз узкий. Латеральные отростки лобковых костей умеренно развиты. Фаланги удлиненные. Фаланговая формула: 2, 3, 3, 3. По два когтя на лапах. Костный панцирь почти не редуцированный, с гранулированной поверхностью. Шесть-семь узких невральных пластинок, иногда частью разделенных реберными пластинками, встречающимися по средней линии. Одна надхвостовая и одна хвостовая пластинки. 10 пар краевых пластинок. В. мел — ныне. Два подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО ANOSTEIRINAE LYDEKKER, 1889

Роговые щитки редуцированы, но большей частью сохраняются. Зубовидный отросток не прирастает к атланту. В. мел — олигоцен. По ряду признаков образуют переход от типичных скрытошейных к Carettochelyinae.

Anosteira Leidy, 1871 (= *Anostira* Lydekker, 1889; = *Casiresia* Stefano, 1902). Тип рода — *Anosteira ornata* Leidy, 1871; эоцен США (Вайоминг). Мелкие черепахи (с длиной карапакса около 13 см). Карапакс и пластрон соединены швами. Загрявковая пластинка не образует направленных латерально реброобразных отростков. Семь невральных пластинок. Одна-две задние пары реберных пластинок соединяются по средней линии. Эпидермальные роговые щитки имеются, но тонкие, так что следы от их границ на костном панци-

ре выражены слабо. Позвоночные щитки сильно модифицированы: передний из них парный и простирается назад до второй или третьей реберной пластинки, охватывая с двух сторон сросшиеся второй, третий и четвертый позвоночные щитки; последний доходит вперед до первой невральной пластинки; пятый позвоночный щиток нормальной формы. Пластрон небольшой, крестообразный. Эпипластрон треугольный. Эпипластроны большие (рис. 433). Несколько видов. Эоцен — олигоцен Европы; эоцен С. Америки и Азии (Монголия, Китай).

Palaeochelys Valenciennes, 1863; в. мел 3. Европы. ? *Pseudotrionyx* Dollo, 1886 (= ? *Apholidemys* Pomel, 1847); ср. эоцен Бельгии. ? *Akrochelys* Bergougnieux, 1935; *Allaeochelys* Noulet, 1867 — оба из эоцена 3. Европы; ? *Hemichelys* Lydekker, 1887; эоцен Ю. Азии. *Pseudanosteira* Clark, 1932; эоцен С. Америки и 3. Европы.

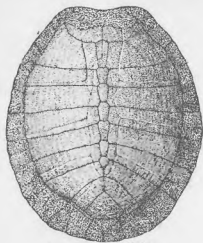
ПОДСЕМЕЙСТВО CARETTOCHELYINAE BOULENGER, 1887

Роговые щитки полностью отсутствуют. Зубовидный отросток срастается с атлантом. Миоцен — ныне. В ископаемом состоянии один род.

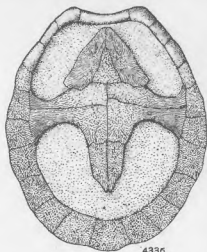
Carettochelys Ramsay, 1886. Тип рода — *C. insculpta* Ramsay, 1886; миоцен — ныне, Нов. Гвинея. Крупные черепахи с панцирем длиной до 56 см (рис. 434). Один вид.

СЕМЕЙСТВО TRIONYCHIDAE BELL, 1828. МЯГКОКОЖИЕ ЧЕРЕПАХИ

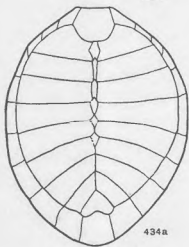
Заглазничные кости маленькие, скуловые — относительно большие, почти всегда в контакте с теменными. Челюстные кости не контактируют с квадратноскуловыми. Эпиптерионд присутствует. Иногда нет нисходящих отростков предлобных костей (*Cycloderma*, *Cyclanorbis*). Чешуйчатая часть барабанной полости имеется, но неглубокая. Сошник редуцированный, но спереди контактирует с челюстными костями, разделяя хоаны. Нижняя челюсть очень высокая, особенно в области большого вечного отростка. Зубная кость почти достигает заднего конца челюсти на наружной поверхности. Тело гнонда костное, разделенное на три-четыре части. Шейные позвонки относительно узкие. Нет двояковыпуклых позвонков в шее. Один или два шейных сустава двойные. Восьмой позвонок с двойной выпуклой передней и плоской задней поверхностями; с первым спинным позвонком он соединен лишь чрезвычайно сильными постгапофизами. Вся коракоидная пластинка широкая, относительно короткая. Лобковые кости



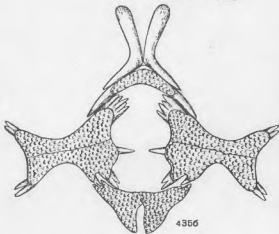
433a



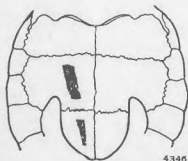
433b



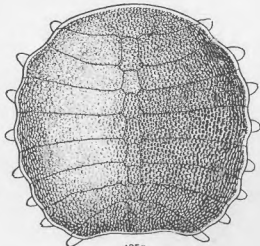
434a



434b



435a



435b

Рис. 433. *Anosteira ornata* Leidy:

а — карапакс; б — пластрон ($\times 0,5$). Эоцен США (Hay, 1908)

Рис. 434. *Carettochelys insculpta* Ramsay:

а — карапакс; б — пластрон ($\times 0,1$). Современный, Нов. Гвиния (Wather, 1922)

Рис. 435. *Trionyx cartilagineus* (Boddaert):

а — карапакс; б — пластрон ($\times 0,17$). Современный, Ю.-В. Азия (Smith, 1931)

с широкими латеральными отростками. И лобковые, и седалищные кости разделены в симфизе хрящом. Плечевая и бедренная кости сильно изогнуты. Медиальный и латеральный отростки плечевой кости широко разделены. Интертрохантерная яма бедренной кости примитивная, широко открытая. Фаланговая формула варьирует для передних конечностей — от 2, 3, 3, 4, 3 до 2, 3, 3, 6, 4, для задних — от 2, 3, 3, 4, 2 до 2, 3, 3, 5, 3. Три когтя на лапах. Роговые шипы в панцире отсутствуют. Костный панцирь сильно уплотненный, несколько редуцированный, дополненный орнаментированными эпитекальными окостенениями. В пластроне имеется некоторая подвижность между передними элементами. Загрявковая пластинка не имеет поверхности для прикрепления остистого отростка последнего шейного позвонка и не несет боковых реброобразных отростков, но может частично перекрывать или, наоборот, подстилать первую реберную пластинку. Невральные пластинки шестиугольные, с короткими заднебоковыми сторонами, в числе семи-восьми. Реберных пластинок 7—10; последняя пара их может встречаться по срединной линии. Настоящие краевые пластинки отсутствуют, но у *Lissemys* их место частично занимают окостенения другого происхождения. Концы ребер свободно выступают за край диска, образованного реберными пластинками. Надхвостовой и хвостовой пластинок нет. Пластрон редуцирован. Мостов нет. Передняя часть пластрона сильно модифицирована: парные серповидные образования, иногда называемые эпипластронами, являющиеся новообразованиями, энтопластрон отсутствует, а Δ -образный элемент, которому иногда дают название энтопластрона, соответствует сблившимся эпипластрам. Мел — ныне. В ископаемом состоянии шесть родов.

Ископаемый примитивный род *Plastomenus* иногда выделяют в особое подсемейство *Plastomeninae*, противопоставляемое всем остальным черепахам семейства на основании соединения по средней линии задних элементов пластрона (Hay, 1908; Williams, 1950). Остальные формы более или менее ясно подразделяются на две группы, иногда также возводимые в ранг подсемейств — *Lissemydinae* и *Trionychinae* (Williams, 1950). Африканские роды *Cycloderma*, *Cyclanorbis* и род *Lissemys* из Индии и Бирмы, представляющие первую группу, характеризуются сращенными между собой гио- и типопластронами, бугорчатой скульптурой панциря, загрявковой пластинкой, края которой частично подстилают первые реберные пластинки, двумя направленными вперед

рогообразными отростками ксифипластрона, которые охватывают средний из трех постмедиальных отростков гипопластронов, крыловидными костями, снабженными особыми восходящими отростками, контактирующими с заднеушными костями. Вторая группа, включающая широко распространенный род *Trionyx* и два южноазиатских рода *Chitra* и *Pelochelys*, имеет разделяемые гио- и гипопластроны; скульптура панциря образована у них анастомозирующими гребнями; загрявковая пластинка своим задним краем частично накрывает первую пару реберных пластинок; ксифипластральные отростки охватывают с обеих сторон наиболее латеральный из трех постмедиальных отростков гипопластрона; крыловидные кости не образуют восходящих отростков на своем заднем крае и не контактируют с заднеушными костями.

Trionyx Geoffroy, 1809 (= *Amyda* Oken, 1816; = *Aspidonectes* Wagler, 1830; = *Apalone* Rafinesque, 1832; = *Chemelys* Rafinesque, 1832; = *Mesodeca* Rafinesque, 1832; = *Gymnopodus* Dumeril et Bibron, 1835; = *Gymnopus* Dumeril et Bibron, 1835; = *Pelodiscus* Fitzinger, 1835; = *Platypeltis* Fitzinger, 1835; = *Potamochelys* Fitzinger, 1843; = *Dogania* Gray, 1844; = *Tyrse* Gray, 1844; = *Aspillus* Gray, 1864; = *Rafetus* Gray, 1864; = *Callinia* Gray, 1869; = *Fordia* Gray, 1869; = *Landemania* Gray, 1869; = *Axestus* Cope, 1872; = *Nilssonia* Gray, 1872; = *Ida* Gray, 1873; = *Isola* Gray, 1873; = *Oscaria* Gray, 1873; = *Ceramopelta* Heude, 1880; = *Cinctisternum* Heude, 1880; = *Coelognathus* Heude, 1880; = *Coptopelta* Heude, 1880; = *Gomphopelta* Heude, 1880; = *Psilognathus* Heude, 1880; = *Temnognathus* Heude, 1880; = *Tortisternum* Heude, 1880; = *Yuen* Heude, 1880; = *Aulacochelys* Lydekker, 1889; = *Axestemys* Hay, 1899; = *Odontochelone* de Stefano, 1902; = *Aspideretes* Hay, 1903; *Conchochelys* Hay, 1905; *Helopanopia* Hay, 1908; *Temnotrionyx* Hay, 1908). Тип рода — *Testudo cartilaginea* Boddaert, 1770; современный, Ю.-В. Азия. Небольшие и крупные черепахи (с длиной карапакса от 25 до 80 см). Крыловидные кости никогда не соединяются с заднеушными, так что fenestra postotica большие. Карапакс не имеет предзагрявковой пластинки и краевых окостенений. Загрявковая пластинка не имеет вентролатеральных отростков, подстилающих первые реберные пластинки, наоборот, ее латеральные края склонны перекрывать последние. Невральные пластинок семь-девять, реберных семь-восемь пар, последние одна-две контактируют по средней линии. В пластроне длинные и изогнутые под углом

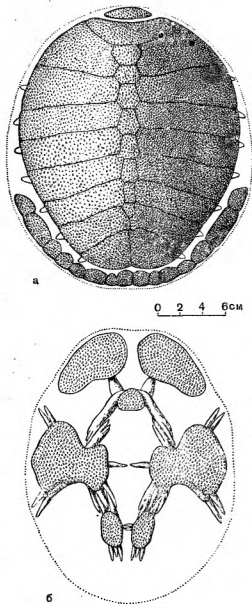


Рис. 436. *Lisssemys punctata* (Lacépède):

а — карапакс; б — пластрон. Современный, Индия (Smith, 1931)

предпластроны. Гио- и гипопластроны не слиты. Наружный из трех постмедиальных рогообразных отростков гипопластрона заключен между двумя сходными отростками ксифипластрона (рис. 435). Много видов. В. мел. — ныне, С. Америка и Азия; в. мел. — плиоцен, Европа; миоцен — ныне, Африка; плейстоцен — ныне, Индия. На территории СССР в ископаемом состоянии известны из мела Казахстана,

Ср. Азии и Приамурья; из олигоцена Казахстана и Ср. Азии; из миоцена и плиоцена Крыма, Молдавии, С. Кавказа и Казахстана.

Chitra Gray, 1844. Тип рода — *Trionyx indicus* Gray, 1831; плейстоцен — ныне, Ю. Азия. Крупные черепахи (карапакс до 60 см длины), близкие к *Trionyx*, но с очень длинным и узким черепом, глазами, расположенными у переднего конца черепа и с очень широкой заглазничной дугой. Один вид.

Lissemys Smith, 1931 (= *Emyda* Gray, 1831; = *Cryptopus* Duméril et Bibron, 1835). Тип рода — *Testudo punctata* Lacépède, 1788; современный, Ю. Азия. Черепахи небольшого или среднего размера (длина карапакса до 25 см). Крыловидные кости всегда контактируют с заднеушными костями, тем самым сильно сокращая размеры *fenestra postotica*. Карапакс имеет предзагравковую пластинку, а в его задней части находится серия краевых окошеней. Загравковая пластинка образует направленные назад и вбок отростки, подстилающие первые реберные пластинки. Семь-восемь невралных пластинок. Восемь пар реберных пластинок, из которых две последние контактируют по средней линии. Гио- и гипопластроны слиты; заднемедиальные углы последних имеют три рогообразных выступа каждый, между которыми входят два сходных выступа смежных краев ксифипластронов (рис. 436). Два вида. Плиоцен — ныне, Ю. Азия.

Cycloderma Peters, 1854 (= *Heplathyrus* Cope, 1859; = *Aspidochelys* Gray, 1860). Тип рода — *Cycloderma frenatum* Peters, 1854; современный, Ю.-В. Африка. Крупные черепахи с панцирем длиной до 56 см, близкие к *Lissemys*, от которого отличаются лишь отсутствием предзагравковой и краевых пластинок, числом невралных пластинок (восемь-девять) и отсутствием контакта предлобных костей с сошником. Два вида. Плиоцен — ныне, Африка.

Plastomenus Cope, 1873. Тип рода — *Trionyx thomasi* Cope, 1872; эоцен, США (Вайоминг). Небольшие черепахи с длиной панциря около 22 см. Карапакс почти круглый (наибольшая ширина 21 см) и умеренно выпуклый. Шесть невралных и одна предневральная пластинка. Восемь пар реберных пластинок. Краевых пластинок нет. Гио-, типо- и ксифипластроны часто соединены по средней линии. Гипопластроны соединены с гио- и ксифипластрономы швами (рис. 437). Более 10 видов. Мел — эоцен С. Америки.

Sinaspideretes Young et Chow, 1953. Тип рода — *S. wimani* Young et Chow, 1953; в. юра

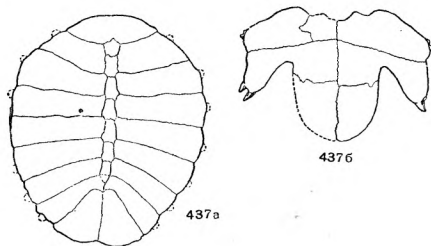


Рис. 437. *Plastomenus thomasi* Cope:

а — карапакс; б — пластрон (х0,3). Ср. зооцн США (Hay, 1908)

или н. мел Китая (Сычуань). Маленькие черепахи с длиной карапакса около 15 см и шириной около 10 см. Панцирь относительно высокий. Восемь невральных пластинок и одна маленькая предневральная квадратной формы. Девять пар реберных пластинок. Краевых пластинок нет. Очевидно, имелись слаборазвитые роговые щитки (на костном панцире в некоторых местах заметны слабые борозды). Поверхность карапакса орнаментирована невысокими, соединенными между собой гребнями, между которыми помещаются неглубокие ямки. Пластрон гладкий, необычно толстый и широкий. Один вид.

ПОДОТРЯД PLEURODIRA. БОКОШЕЙНЫЕ ЧЕРЕПАХИ

Череп обычно более или менее уплощенный. Височная область крыши черепа может быть полной, сильно вырезанной сзади или (более часто) снизу. Контакт чешуйчатых и темных костей часто присутствует. Лобные кости обычно входят в край глазниц. Носовые кости имеются у большинства Chelyidae, но отсутствуют у Pelomedusidae. Предлобные кости без нисходящих отростков, контактирующих с сошниками. Эпиптеригонды отсутствуют или сращены с нисходящими отростками темных костей. Ушная вырезка обычно замкнутая. Крыловидные кости резко укорачиваются сзади, в результате чего квадратные кости могут контактировать с базисфеноидом (если их не разделяют переднеушные кости) и иногда — с основной затылочной костью. Крыловидные кости широко соприкасаются друг с другом

в середине своей длины и несут характерные направленные вверх боковые крылья. Отверстия для внутренних сонных артерий значительно меньше смещены назад, чем у Cryptodira или приобретают особую форму (у черепах группы *Podocnemis*). Сочленовные поверхности нижней челюсти более или менее выпуклые; на квадратных костях соответственно имеются выемки. Пластинчатые кости есть или отсутствуют. Шея изгибается в горизонтальной плоскости. Зубовидный отросток более или менее прочно срастается с атлантом. Парапофизы шейных

позвонков хорошо развиты. Остистые отростки у задних шейных позвонков относительно высокие. Постзигапофизы сильно сближены и нередко сращены друг с другом. Суставные поверхности тел позвонков хорошо сформированы, никогда не бывают двойными. Рудиментарные «крестцовые» (задние спинные) ребра отходят от невральной дуги. Хвостовые позвонки прочные, с хорошо развитыми поперечными отростками. Коракоид часто расширен дистально. Тазовый пояс с непрерывным симфизным хрящом, разделяющим лобковые и седалищные кости и тироидные окна. Лобковые и седалищные кости сращены с ксифипластронами, подвздошные кости соединены швом с карапаксом. Eripubis длинный. Лапы перепончатые, с четырьмя пальцами на каждой. Костный панцирь обычно полный, за исключением уменьшения числа невральных пластинок. Одна надхвостовая, одна хвостовая и 11 пар краевых пластинок. Мезопластроны имеются у Pelomedusidae, у Chelyidae отсутствуют. Подпorkи обычно длинные, достигающие реберных пластинок (кроме *Pelusios*). В. (н.?) мел — ныне. Два семейства. Древняя, в целом реликтовая группа пресноводных черепах, некогда широко распространенная, но ныне ограниченная ложными континентами (Ю. Америка, Африка, Австралия).

СЕМЕЙСТВО PELOMEDUSIDAE COPE, 1868

Череп умеренно или сильно вырезан сзади. Контакт между темными и чешуйчатыми костями почти всегда отсутствует. Нижняя височная вырезка развита в различной степени, но никогда не достигает такой величины, как

у Chelyidae. Квадратноскуловые кости присутствуют и часто играют важную роль в образовании височной части крыши черепа, контактируя с теменными костями. Заглазничные кости умеренно развитые или маленькие; в последнем случае скуловые кости соединяются с теменными. Носовые кости отсутствуют. Предлобные кости не соединяются по средней линии. Предчелюстные кости не сращены. Сошник рудиментарный или отсутствует. Небные кости контактируют друг с другом. Челюсти не так узки, как у Chelyidae. Зубные кости сращены и простираются назад между угловыми и хорошо развитыми надугловыми костями почти до области челюстного сочленения. Пластинчатых костей нет. Шея относительно короткая и вместе с головой может полностью скрываться под панцирем, сгибаясь вбок. Второй шейный позвонок двояковыпуклый; остальные продольные или с седловидными сочленениями. Фаланговая формула: 2, 3, 3, 3, 3, (но у *Pelomedusa* большей частью по две фаланги на пальцах). Четыре-пять когтей на лапах. Невральных пластинок шесть-семь, редко восемь. Одна или несколько пар реберных пластинок контактируют по средней линии. Загрявковый щиток отсутствует. Мезопластроны имеются и могут контактировать по средней линии. В. мел (н. мел?) — ныне. В ископаемом состоянии около 20 родов.

Иногда семейство разделяют на два подсемейства: *Pelusiinae* с одним родом *Pelusios*, отличающимся большими контактирующими по средней линии мезопластроном и полным числом невральных пластинок, и *Pelomedusinae*. Первых обычно считают более примитивными, однако находка в миоцене Кении *Pelusios rusingeri*, мезопластроны которого сужаются к середине и едва соприкасаются друг с другом, побудило Уильямса (Williams, 1954) высказать предположение о вторичности контакта мезопластронов и о происхождении *Pelusios* от *Pelomedusa*.

Наиболее древний представитель семейства — *Platycheloides* — очень близок к *Pelomedusa*, отличаясь от последнего лишь отсутствием фонтанеллы в пластроне. Уильямс (Williams, 1954b) считает этот род вероятной исходной формой для всего семейства. Исходный тип панциря *Pelomedusidae* сходен с таковым *Pleurosternidae* (Zangerl, 1948a): 1) в карапаксе восемь невральных пластинок, из которых первая контактирует с загрявковой; 2) загрявкового щитка нет; 3) один позвоночный щиток относительно широкий, касающийся одиннадцатого краевого; 4) мезопластроны, возможно, умеренно развиты; 5) нет подкраевых щитков; 6) горловые щитки разделены

относительно большим межгорловым; 7) граница между плечевыми и грудными щитками проходит позади энтопластрона, а между грудными и брюшными — по мезопластрону.

У *Platycheloides* и *Pelomedusa* происходит лишь некоторая редукция числа невральных пластинок. У *Pelusios* мезопластроны увеличиваются, приобретая обширный контакт друг с другом; шов между плечевыми и грудными щитками сдвигается к задней границе энтопластрона, а между грудными и брюшными — в область подвижного соединения, но карапакс остается неизменным. У крайне специализированного *Stereogenys* первая пара реберных пластинок контактирует по средней линии, разделяя первую невральную и загрявковую пластинки; первый позвоночный щиток сужается, теряя контакт со вторым краевым щитком; в пластроне идет уменьшение плечевых щитков, так что они отделяются друг от друга межгорловым щитком; граница между плечевыми и грудными щитками передвигается в переднюю половину энтопластрона или даже вперед от него. Параллельные, хотя и не такие глубокие, изменения в пластроне наблюдаются у американского рода *Taphrosphys*, у которого, кроме того, панцирь сильно расширяется, а горловые щитки уменьшаются. Карапакс этого рода близок к исходному типу, но имеет лишь семь невральных пластинок. В роде *Podocnemis* с суженным первым позвоночным щитком уже в мелу выделяются две ветви: одна ведет к американским видам рода, кроме, может быть, *P. dumeriliana*, более тесно связанного с африканскими формами (Williams, 1954); вторая ветвь, хорошо документируемая в палеогене Африки, ныне представлена лишь одним мадагаскарским видом. В обеих ветвях идет параллельное сокращение числа невральных пластинок до шести. В первой из них межгорловой щиток и особенно горловые щитки уменьшаются. Шов между плечевыми и грудными щитками смещается в середину энтопластрона, но шов между грудными и брюшными щитками продолжает пересекать мезопластроны. Вторая ветвь, близко к основанию которой, возможно, стоит р. *Dacquetys* из олигоцена Египта, характеризуется крайним уменьшением межгорлового щитка, в результате чего горловые щитки встречаются по средней линии. Шов между плечевыми и грудными щитками также перемещается на энтопластрон, а шов между грудными и брюшными щитками — вперед от мезопластронов.

Pelusios Wagler, 1830 (= *Sternotherus* Gray, 1831; = *Pelusius* Agassiz, 1848; = ? *Anota* Gray, 1863; = *Notoa* Gray, 1863; *Tanoa* Gray, 1863). Тип рода — *Testudo subnigra* Lacépède.

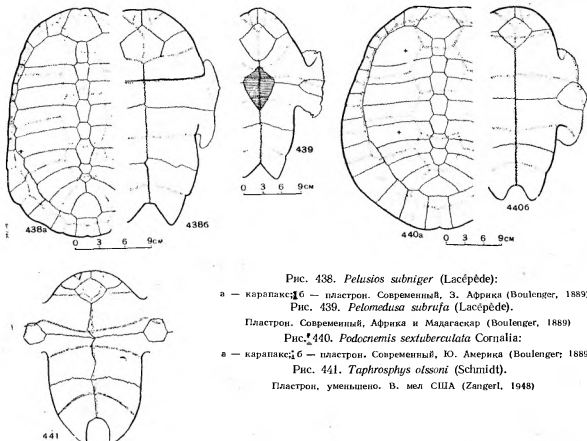


Рис. 438. *Pelusios subniger* (Lacépède):

а — карапакс; б — пластрон. Современный, З. Африка (Boulenger, 1889)

Рис. 439. *Pelomedusa subrufa* (Lacépède).

Пластрон. Современный, Африка и Мадагаскар (Boulenger, 1889)

Рис. 440. *Podocnemis sextuberculata* Cuvier:

а — карапакс; б — пластрон. Современный, Ю. Америка (Boulenger, 1889)

Рис. 441. *Taphrosphys olsoni* (Schmidt).

Пластрон, уменьшено. В. мел США (Zangerl, 1948)

1789; современный, Африка, Мадагаскар, Сейшельские о-ва и о-в Маврикия. Небольшие и среднего размера черепахи (карапакс до 18—38 см). Височная часть крыши черепа глубоко вырезана сзади; квадратноскуловая кость широко отделена от теменной. Альвеолярная поверхность верхней челюсти с очень слабым медиальным гребнем. Пальцы очень короткие, первый с тремя фалангами; пять когтей на каждой лапе. В карапаксе шесть—восемь невральных пластинок. Пластрон большой, его передняя доля у взрослых подвижна. Сустав расположен между гио- и мезопластронами; последние большие, иногда сужающиеся к средней линии, по которой они контактируют. Шов между плечевыми и грудными щитками проходит на уровне задней границы энтопластрона, а между грудными и брюшными щитками — по подвижному соединению в пластроне (рис. 438). 9 видов. Миоцен—ныне, Африка; современный, Мадагаскар, Сейшельские о-ва и о-в Маврикия.

Pelomedusa Wagler, 1830 (= *Pentonyx* Duméril et Bibron, 1835). Тип рода — *Testudo subrufa* Lacépède, 1788; современный, Африка и Мадагаскар. Среднего размера черепахи

(с карапаксом до 32 см). По черепу очень близки к *Pelusios*. В карапаксе семь невральных пластинок. Пластрон узкий, обычно с центральной фонтанелью. Передняя доля неподвижная. Мезопластроны маленькие, не контактирующие по средней линии, лежащие лишь в области мостов. Шов между плечевыми и грудными щитками проходит далеко позади энтопластрона; шов между грудными и брюшными щитками лежит несколько впереди от шва между гио- и гипопластронами, а латерально проходит по мезопластронам (рис. 439). Три вида. Оligocen—плиоцен С. Африки (Египет); современный, Африка и Мадагаскар.

Podocnemis Wagler, 1830 (= *Peltocephalus* Duméril et Bibron, 1835; = *Chelonemys* Gray, 1864; = *Dumérilia* Grandidier, 1867; = *Bartlettia* Gray, 1871; = *Erymnochelys* Baur, 1888). Тип рода — *Emys expansa* Schweigger, 1812; современный, Ю. Америка. Черепахи средней и большой величины (карапакс от 26 до 77 см). Крыша черепа почти полная в височной области — за счет широкого соединения теменной и квадратноскуловой костей. Нет контакта теменной и чешуйчатой костей. Альвеолярная поверхность верхней челюсти с

одним или большим числом гребней. Канал для внутренней сонной артерии, в котором как исключение проходит и боковая головная вена, сильно расширен (признак, выделяющий *Podocnemis* и близкие к нему формы из всех остальных черепах). Имеется длинный контакт между квадратной и основной затылочной костями. На передних лапах пять когтей, на задних — четыре. В карапаксе шесть-семь невральных пластинок. Позвоночный щиток широкий. Пластрон большой, без фонтанели. Передняя доля неподвижная. Подпорки сильно развиты и почти достигают середины реберных пластинок. Мезопластроны маленькие, помещенные латерально в области мостов. Горловые щитки относительно большие, иногда разделенные небольшим межглоточным щитком. Шов между плечевыми и грудными щитками у меловых форм проходит в задней части энтопластрона, а у третичных и современных форм — в передней его части. Шов между грудными и брюшными щитками у меловых форм проходит впереди от шва между гилов и гипопластроном, а латерально, хотя и загибается назад — обычно впереди от мезопластронов (рис. 440). Более 20 видов. В. мел С. Америки; в. мел — ныне, Ю. Америка; палеоцен — миоцен Африки; эоцен — миоцен З. Европы; эоцен Индии; современный, Мадагаскар.

Dacquemyx Williams, 1954; Тип рода — *D. paleomorpha Williams*, 1954; н. олигоцен, Египет (Файюм). Близок к *Podocnemis*, но с широким контактом теменной и чешуйчатой костей. Один вид.

Taphrosphys Cope, 1869 (= *Prochonia* Cope, 1870). Тип рода — *Platemys sulcatus* Leidy, 1856; в. мел, США (Нью-Джерси). Среднего размера черепахи (с карапаксом до 26—42 см). Панцирь широкий, почти круглый. Семь невральных пластинок. Пластрон широкий, с относительно короткой передней и длинной задней долями. Передняя доля неподвижная, задняя — с очень глубокой вырезкой. Мезопластроны маленькие, расположены в области мостов. Подпорки сильно развиты. Горловые щитки маленькие. Межгорловой щиток большой, обычно разделяет полностью плечевые щитки; иногда он смещен назад, так что глоточные щитки контактируют впереди от него по средней линии. Шов между плечевыми и грудными щитками проходит в задней части энтопластрона. Шов между грудными и брюшными щитками проходит впереди от гипопластронов, а латерально — по мезопластронам (рис. 441). Около восьми видов. В. мел — миоцен С. Америки; эоцен Ю. Америки.

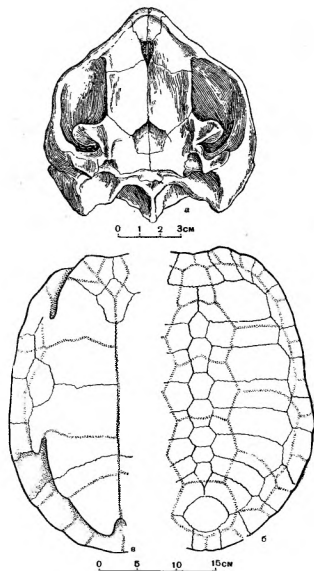


Рис. 442. *Stereogenys* Andrews:

а — череп *S. cromeri* Andrews снизу; б — карапакс; в — пластрон *S. ibeya* Andrews. В. эоцен Египта (Andrews, 1905)

Stereogenys Andrews, 1901. Тип рода — *S. cromeri* Andrews, 1901; эоцен, Египет (Файюм). Крупные специализированные черепахи (с карапаксом до 40—50 см). Череп короткий и широкий. Очень сильно развитое вторичное небо: хоаны далеко позади глазниц; небные кости широко контактируют по средней линии. Крыловидные кости закрывают снизу весь базисфеноид. Каналы внутренних сонных артерий несколько уже, чем у *Podocnemis*. Альвеолярная поверхность верхней челюсти без гребней. В карапаксе семь невраль-

ных пластинок. Первая и последняя пары реберных пластинок контактируют по средней линии. Первый позвоночный щиток узкий. Пластрон большой; передняя доля неподвижная. Мезопластроны маленькие, расположены в области мостов. Подпorkи развиты слабо. Горловые щитки маленькие, разделены большим межгорловым щитком. Плечевые щитки едва контактируют по средней линии или полностью разделены межгорловым щитком. Шов между плечевыми и грудными щитками лежит впереди энтопластрона, а между грудными и брюшными — впереди шва между гио- и гипопластроны и от мезопластронов (рис. 442). Три вида. Эоцен — олигоцен Египта.

Bothremys Leidy, 1865. Тип рода — *B. cooki* Leidy, 1865; в. мел, США (Нью-Джерси). Известны только по черепу, достигающему в длину 7 см. Сошник хорошо развит, но не разделяет полностью небные кости. Вторичное

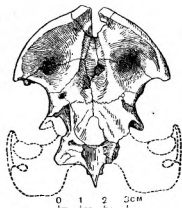


Рис. 443. *Bothremys cooki* Leidy.
Череп (снзу. В. мел США (Нау, 1908)

небо сравнительно хорошо развито и образовано за счет челюстных костей и сошника. Хоаны на уровне задней половины глазниц. Альвеолярная поверхность верхней челюсти широкая, со своеобразными глубокими впадинами, занимает и челюстные, и небные кости. Зубная кость укороченная (рис. 443). Один вид.

Platycheloides Naughton, 1928; ? н. мел В. Африки. *Amblypeza* Hay, 1908; ? *Naiadochelys* Hay, 1908 — оба из в. мела С. Америки. *Apodichelys* Price, 1954; *Roxochelys* Price, 1953 — оба из в. мела Ю. Америки. *Elochelys* Nopcsa, 1931; ? *Rosasia* Carrington da Costa, 1940 — оба из в. мела З. Европы ? *Polysternon* Portis, 1882; в. мел — эоцен З. Европы. *Bantuchelys* Dollo, 1925; палеоцен

Ю. Африки. *Carteremys* Williams, 1953; эоцен Ю.-В. Азии. *Eusarkia* Bergougnoux, 1952; эоцен С. Африки. *Neochelys* Bergougnoux, 1953; *Palaeaspis* Gray, 1870 (= *Palaeochelys* Gray, 1870; = *Palemys* Gray, 1870); *Platyarkia* Bergougnoux, 1953 — все из эоцена З. Европы. *Anthrachelys* Bergougnoux, 1953; *Cyclochelys* Bergougnoux, 1953; *Euclastochelys* Bergougnoux, 1953 — все из олигоцена З. Европы *Shweboemys* Swinton, 1939; плиоцен Ю. Азии.

СЕМЕЙСТВО CHELYIDAE GRAY, 1831. ЗМЕИНОШЕЙНЫЕ ЧЕРЕПАХИ

Крыша черепа слабо вырезана сзади. Чешуйчатая кость соприкасается с теменной, образуя чешуйчато-теменную дугу (отсутствующую у *Chelodina*); нижняя височная вырезка чрезвычайно велика. Квадратноскуловые кости отсутствуют. Носовые кости имеются (кроме *Chelus*). Предлобные кости маленькие, разделены медиально передними выступами лобных костей, достигающими ноздрей. Предчелюстные кости обычно не срощены. Сошник есть, разделяет хоаны и более или менее полно — небные кости. Нижняя челюсть, как правило, длинная, узкая и слабая. Ветечные кости обычно ограничены внутренней стороной челюсти. Пластинчатые кости имеются. Зубные кости обычно не срощены в симфисе, менее развиты, чем у *Pelomedusidae*. Шея очень длинная, не втягивающаяся в панцирь, а лишь «подгибающаяся» вбок, под край карапака. Пятый и восьмой шейные позвонки двояковыпуклые. Никогда не бывает седловидных суставов в шее. Фаланговая формула: 2, 3, 3, 3, 2—3. Число невральных пластинок варьирует от нуля до семи; соответственно изменяется число пар реберных пластинок, контактирующих по средней линии. Мезопластроны отсутствуют. Плиоцен — ныне. В ископаемом состоянии шесть родов.

Chelus Duméril, 1806 (= *Chelys* Oppel, 1811; = *Chelydra* Rafinesque, 1815; = *Matamata* Merrem, 1820). Тип рода — *Testudo fimbriata* Schneider, 1793; третий — ныне, Ю. Америка. Среднего размера черепахи (с карапаком до 38 см). В черепе нет носовых костей. Имеется сильная чешуйчато-теменная дуга. Челюсти очень слабые. Шейный отдел позвоночного столба длиннее спинного. Семь невальных пластинок. Последняя пара реберных пластинок соединяется по средней линии. Первый позвоночный щиток шире второго. Загрявковый щиток есть. Пластрон узкий, с сильными подпorkами, заходящими примерно на треть расстояния от края карапака до невальных

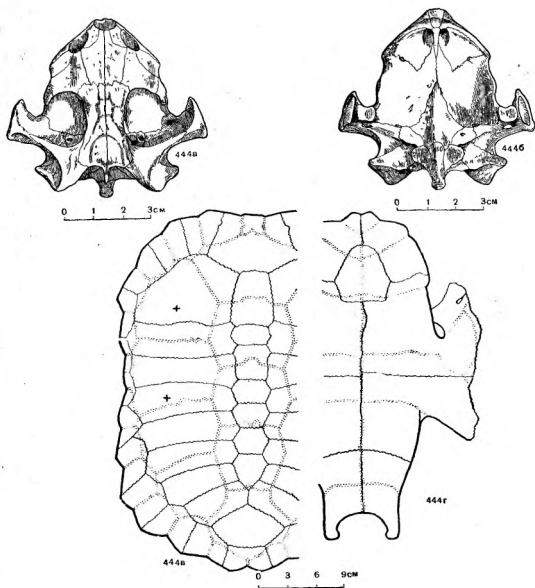


Рис. 444. *Chelus fimbriatus* (Schneider).

Череп: а — сверху, б — снизу; в — карапакс; г — пластрон. Современный, Ю. Америка (Boulenger, 1889)

пластинок; паховые подпорки неподвижно соединены с четвертой реберной пластинкой. Задняя доля пластрона глубоко вырезана. Горловые щитки большие, и, так же как и плечевые, контактируют по средней линии (рис. 444). Один вид.

Phrynops Wagler, 1830 (= *Rhynemys* Wagler, 1830; = *Spatulemys* Gray, 1872; = *Acrohydraspis* Rusconi, 1934). Тип рода — *Emys Geoffroyana* Schweigger, 1812; современный, Бразилия. Небольшие и средней величины че-

репахи (с карапаксом до 13—34 см). В черепе чешуйчато-теменная дуга. Теменные кости более или менее расширены сверху. Челюсти умеренно сильные. В карапаксе шесть нервальных пластинок. Последние три пары реберных пластинок контактируют по средней линии. Загрудный щиток имеется. Первый позвоночный щиток шире второго. Пластрон большой, с очень сильными подмышечными и умеренно развитыми паховыми подпорками; последние неподвижно соединены с пятой

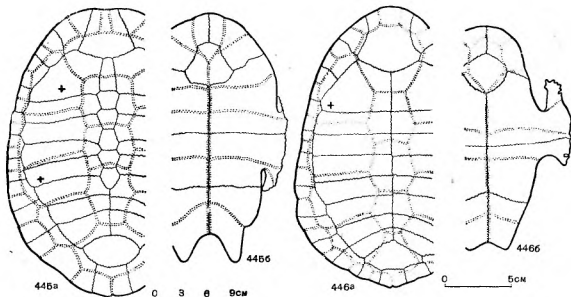


Рис. 445. *Phrynops hilarii* (Duméril et Bibron):

а — карапакс; б — пластрон. Современный, Ю. Америка (Boulenger, 1889)

Рис. 446. *Chelodina oblonga* Gray:

а — карапакс; б — пластрон. Современный, Австралия (Boulenger, 1889)

парой реберных пластинок. Задняя доля пластрона глубоко вырезана. Межгорловой щиток большой, разделяющий горловые. Плечевые щитки контактируют по средней линии (рис. 445). Несколько видов. Плиоцен — ныне, Ю. Америка.

Chelodina Fitzinger, 1826 (= *Hydraspis* Bell, 1828; = *Chelyodina* Agassiz, 1846; = *Chelydura* Oudemans, 1894). Тип рода — *Testudo longicollis* Shaw, 1802; современный, Австралия. Небольшие черепахи (с карапаксом до 14—26 см). В черепе нет чешуйчатотеменной дуги. Челюсти слабые. Шейный отдел позвоночного столба длиннее спинного. Обе пары конечностей с четырьмя когтями. В карапаксе полностью отсутствуют невральные пластинки. Загрявковый щиток может отсутствовать. Первый позвоночный щиток шире второго. Пластрон относительно узкий, с умеренно развитыми подмышечными и слабыми паховыми подпорками; последние достигают лишь края пятой реберной пластинки. Задняя доля пластрона слабо выемчатая. Межгорловой щиток большой, смещенный назад, так что он разделяет плечевые щитки, а горловые щитки почти всегда контактируют по средней линии впереди него (рис. 446). Около 10 видов. Плейстоцен — ныне, Австралия.

Emydura Bonaparte, 1836 (= *Chelymys* Gray, 1844; = *Euchelymys* Gray, 1871). Тип рода — *Hydraspis macquarrii* Gray, 1831 плейстоцен — ныне, Австралия. Род, близкий к *Chelodina*, но с узкой чешуйчатотеменной дугой и широкой теменной костью, края которой нависают над височной вырезкой. Челюсти сильные. В карапаксе первый позвоночный щиток уже второго. В пластроне плечевые щитки почти всегда контактируют по средней линии, горловые разделены среднего размера межгорловым щитком. Несколько видов. Плейстоцен — ныне, Австралия.

Parahydraspis Wieland, 1923; плиоцен Ю. Америки. *Pelocomastes* de Vis, 1897; плейстоцен Австралии.

CHELONIA INCERTAE SEDIS

? *Cyrtura* Jackel, 1904; в юра З. Европы. *Yümenemys* Bohlin, 1953; мел В. Азии. *Dacochelys* Lydekker, 1889; эоцен З. Европы. *Gajachelys* de Stefano, 1903; эоцен С. Африки. *Cautleya* Theobald, 1879; плиоцен Ю.-В. Азии.

ПОДКЛАСС LEPIDOSAURIA. ЧЕШУЙЧАТЫЕ

История изучения

Долгое время под наименованием *Lepidosauria* Haeckel, 1868 (чешуйчатые ящеры) понимали только ящеры и змей. Ринхоцефалы в прошлом веке резко отделяли от этой группы и считали близкими к «прототипу» пресмыкающихся. Осборн (Osborn, 1903) первым пришел к мнению о близком родстве между всеми пресмыкающимися с двумя височными дугами и включил в свой подкласс *Diapsida* лепидозавров и архозавров наряду с некоторыми другими группами ископаемых пресмыкающихся. Правда, в этом подклассе ринхоцефалы и ящеры попали в разные надотряды. Долгое время родство ящеры и змей с другими диапсидами вообще оспаривалось. Многие авторы считали, что предки ящеры никогда не имели скуловой дуги; эти исследователи выводили ящеры из форм, обладавших одной верхней височной ямой. Одно время казалось, что это подтверждается и палеонтологическими находками: в 1910 г. Виллистон (Williston, 1910) описал из нижней перми США ящерицеобразную рептилию — ареосцелиса, обладавшую одной верхней височной ямой, и считал эту форму близкой к прямым предкам ящеры. В своей системе, опубликованной в 1925 г., Виллистон (Williston, 1925) отделил ящеры и змей от диапсид и включил их в состав подкласса *Parapsida*, объединяющего пресмыкающихся с одной верхней височной ямой (ихтиозавров, ареосцелидий и др.). Однако накопление знаний по эозухиям — группе примитивных диапсид, незадолго до того открытых в верхней перми Ю. Африки, привело Брума (Broom, 1925) к мысли о родстве ящеры именно с этой группой. Его взгляды нашли подтверждение в работах Паррингтона (Parrington, 1935) и Олсона (Olson, 1936), что окончательно определило целесообразность объединения ящеры с примитивными диапсидами в одном подклассе.

Тем временем в практику вошло выделение высших диапсид в одну группу под названием *Archosauria*. Ромер (Romer, 1954) придал как архозаврам, так и примитивным диапсидам ранги подклассов. С тех пор объем подкласса *Lepidosauria* не претерпел особых изменений. Только в 1957 г. Уотсон (Watson, 1957) несколько расширил его, отнес к лепидозаврам миллеретид — мелких ящерицеобразных животных из верхней перми Ю. Африки, ранее сближавшийся с капторинорморфными котилозаврами.

Впервые ископаемые лепидозавры (мозазавры) были описаны Сен-Фоном (St. Fond, 1799) из верхнего мела Бельгии. Из исследований, составивших основу современных знаний по ископаемым лепидозаврам, следует отметить работы Уотсона (Watson, 1957) по миллерозаврам, Брума (Broom, 1904—1948) и Кэмпла (Camp, 1945) — по эозухиям, Хюне (Huene, 1910—1951) — по ринхоцефалам, Хоффштеттера (Hoffstetter, 1939—1960) и Гилмора (Gilmore, 1928—1943) — по ящерцам и змеям. На территории СССР имеются лишь единичные находки ископаемых лепидозавров, главным образом ящеры мозазавров, описанные Яковлевым (1901—1905), Православлевым (1914), Цареградским (1927) и др.

Общая характеристика и морфология

Лепидозавры — примитивные диапсиды (пресмыкающиеся с двумя височными дугами), обладающие пластинчатыми поясами конечностей. Только примитивнейшие лепидозавры — миллерозавры — обладают одной лишь нижней височной ямой и дугой. В отличие от высших диапсид — архозавров — лепидозавры обычно сохраняют надвисочную, а иногда и таблитчатую кости, принимающие участие в ограничении верхней височной ямы. Предглазничной ямы лепидозавры никогда не имеют. Глазнично-клиновидные кости появляются только в виде рудиментов, но, как правило, совсем отсутствуют. На затылочной поверхности черепа обычно развито задневисочное окно. Базиптеригонидное сочленение подвижное. Небные отверстия хорошо развиты. Зубы лепидозавров, как правило, бывают плевродонтными или акродонтными и только в редких случаях располагаются в неглубоких альвеолах (прототекодонтные). Небные и крыловидные кости обычно покрыты зубами. Слуховая косточка длинная и тонкая. Приспособления к передвижению на двух ногах, столь характерные для архозавров, у лепидозавров развиваются лишь в исключительных случаях.

У прогрессивных лепидозавров височные дуги редуцируются. Ящеры утратили нижнюю дугу, а змеи — и верхнюю. Одновременно в обеих группах квадратная кость становится подвижной (стрептотилия). У ящеры развивается также подвижность черепа на границе его затылочного отдела и теменных костей (метакинетизм), а у змей — на границе носовых костей. Все эти преобразования способствуют

более широкому раскрытию рта и связаны с питанием крупной добычей. Стрептостилия характерна также для миллерозавров.

Из других особенностей лепидозавров отметим, что лобная кость их почти всегда достигает глазницы, а слезная достигает позздри только у миллерозавров. У многих имеется кольцо склеротики. Обычно сохраняется темное отверстие. Квадратная кость занимает более или менее вертикальное положение (у миллерозавров она наклонена вперед), а барабанная перепонка расположена в вырезке заднего края чешуйчатой и квадратной костей. Как исключение сохраняются задне-теменные кости. Нижняя челюсть иногда с хорошо развитым засочлененным отростком. У змей череп становится платибазальным.

Позвонки амфищелные или просчелные, обычно со свободными интерцентрами между шейными, а иногда и туловищными позвонками. Число шейных позвонков, как правило, равно шести, у хамелеонов оно понижается до трех, а у морских ящериц иногда достигает 13. Спинных позвонков обычно 15—25, но у змей число их может достигать 500. Крестцовых позвонков два-три; у змей крестец исчезает. Хвостовых позвонков обычно около 50, но у форм, плавающих с помощью хвоста, число их может достигать 100. У змеевидных ящериц и большинства змей хвост укорочен. У змей, а иногда и у ящериц гемальные дуги прирастают к телам позвонков. Характерно для лепидозавров сближение парапофизов и диапофизов туловищных позвонков, обычно соединяющихся на границе тел позвонков и невральных дуг; соответственно ребра становятся одноголовчатыми или сохраняют лишь слабо выраженную двухголовчатость; только шейные ребра часто остаются двухголовчатыми. Иногда на ребрах развиты крючковидные отростки. Свободных крестцовых ребер обычно нет. Иногда развиты брюшные ребра.

Плечевой пояс пластинчатый, но у прогрессивных форм в коракоиде появляются вырезки, а у ящериц в грудные обычно развиваются фонтанели. Клейтрума нет, ключицы и межключицы, как правило, сохраняются. Имеется только один коракоид. В тазовом поясе между седалищной и лобковой костями обычно развивается тироидное отверстие. Подвздошная кость направлена от вертлужной впадины назад. Лобковая кость обычно с сильным передним бугром. Парные конечности, как правило, умеренной длины; у змей и некоторых ящериц они исчезают, хотя рудименты поясов конечностей могут сохраняться. У некоторых водных форм (кларазиниды, мозазавры и др.) конечности становятся ластовидны-

ми. Самым длинным отделом конечности, как правило, является проксимальный (плечо и бедро). Плечевая кость обычно с экт-, а иногда и с энтепикондильными отверстиями. Проксимальная суставная головка плечевой кости округлая и обращена вверх и внутрь; проксимальная суставная головка бедренной кости обращена вверх и назад. Бедренная кость с хорошо развитым внутренним трохантером; четвертый трохантер и система гребней для приводящей мускулатуры почти не выражены. Кнемальный гребень большой берцовой кости слабо развит. В стопе иногда сохраняется свободная промежуточная кость. В большинстве случаев в проксимальном ряду косточек стопы лишь две кости. У ящериц эти кости обычно сливаются, причем формируется мезотарзальное, или интертарзальное, сочленение между проксимальными и дистальными косточками стопы; в этом случае проксимальные кости стопы тесно объединяются с берцовыми и мезотарзальное сочленение функционально замещает голеностопное. Плюсневая кость V пальца часто бывает крючковидной. Формула фаланг: 2, 3, 4, 5, 3 (4); при редукции конечностей число фаланг может уменьшаться. Известны лепидозавры с верхней перм. Разделяются на четыре отряда: *Millerosauria*, *Eosuchia*, *Lacertilia* и *Ophidia*.

Принципы систематики

Разделение лепидозавров на отряды основано на строении черепа — на таких его признаках, как наличие одной нижней височной ямы (миллерозавры), утрата нижней (ящерицы) или обеих (змеи) височных дуг, подвижное сочленение квадратной кости (миллерозавры, ящерицы, змеи) или неподвижное (эозухии), тропиобазальный тип черепа (миллерозавры, эозухии, ящерицы) или платибазальный (змеи). Ящериц и змей, отличающихся утратой нижней височной дуги, зачастую противопоставляют остальным лепидозаврам, и Андервуд (Underwood, 1957) разделил по этому признаку подкласс на два надотряда: *Holapsida* (эозухии и ринхоцефалы) и *Parapsida* (ящерицы и змеи). Эозухий и ринхоцефалов, которых обычно выделяют в особые отряды, мы объединяем в одном, поскольку объективные различия между обеими группами невелики и придают им ранга самостоятельных отрядов основывается, по существу, лишь на исторических причинах: ринхоцефалов в прошлом веке резко противопоставляли остальным пресмыкающимся, эозухий же в первые годы их изучения склонны были сближать с примитивными архозаврами.

Историческое развитие

Со времени своего появления в перми лепидозавры пережили два периода расцвета: в триасе и позднем меле — кайнозое и период упадка — в юре. Древнейшие лепидозавры (миллерозавры и эозухии) известны из верхней перми Ю. и В. Африки, Мадагаскара и Севера Европейской части СССР. К лепидозаврам же принадлежит, возможно, и некоторые верхнепермские формы из З. Европы, относимые обычно к «протозаврам».

Все пермские лепидозавры были некрупными ящерцеобразными животными. В триасе многообразие лепидозавров резко возрастает. В короткий срок достигают расцвета и вымирают к концу триаса растительноядные ринхозавры, достигавшие в длину 5 м (*Scaphonux*). В среднем триасе З. Европы появляются и настоящие ящерцы, тесно связанные с берегами морей; древнейшие формы, возможно, относящиеся к ящерцам, известны уже из верхней перми. В триасе же расцветают и различные группы морских лепидозавров — моллюскоядные кларазииды, относимые обычно к ринхоцефалам, и ящерцеобразные талатозавры. С другой стороны, миллерозавры вымерли еще до начала триаса, а разнообразие типичных эозухий (*Younginiformes*) в триасе резко сократилось.

В юре численность лепидозавров, известных в тот период лишь на территории Северного полушария, резко сокращается. Лишь к концу мела намечается новый расцвет группы. По С. Америке и Европе расселяются пресноводные гавиалообразные хампсозавры, по-видимому, близкие к эозухиям. В морях преимущественно Северного полушария появляются хищные гигантские ящерцы — мозазавры — и змеи. В третичное время ящерцы и змеи достигают расцвета и расселяются по всей Земле. Хампсозавры вымирают уже в эоцене, будучи редким примером группы пресмыкающихся, «благополучно» пережившей переход от мезозоя к кайнозую, но вымершей вскоре после этого. Из ринхоцефалов в кайнозое известна лишь современная новозеландская гаттерия.

Лепидозавры стоят в основании всех диапсид и происходят непосредственно от котилозавров. Среди последних лепидозавры стоят ближе к диадектоморфам, с которыми их сближают, в частности, наличие хорошо развитой ушной вырезки, расположенной вдоль заднего края квадратной кости, и отсутствие непосредственной связи слуховой косточки с квадратной (Watson, 1954, 1957; Vaughn, 1955; Huene, 1956). Однако некоторые авторы (Romer,

1946; Olson, 1947; Parrington, 1958) склонны выводить лепидозавров из капториниморфов, стоящих по ряду признаков ближе к обобщенному «прототипу» пресмыкающихся. Хюне (Huene, 1956) видит в диадектоморфах типа *Bolosaurus* непосредственное связующее звено между диадектоморфами и лепидозаврами. Однако резко выраженная «диадектоидная» специализация *Bolosaurus* исключает, на наш взгляд, его сколько-нибудь близкое родство с лепидозаврами. Более вероятным представляется родство лепидозавров с примитивными прародителями проколофонов, еще сохранившими подвижное базиптеригиальное сочленение.

Наиболее примитивные лепидозавры объединяются в отряд миллерозавров. Эти животные обладают одной лишь нижней височной ямой, а квадратная кость у них подвижно сочленяется с чешуйчатой. У некоторых миллерозавров (*Milleretops*) нижняя височная яма очень мала, и такие формы с трудом отличимы от котилозавров. Возможно, что верхнепермский *Mesenosaurus* является представителем боковой ветви миллерозавров и что его сходство с примитивными лепидозаврами лишь поверхностно (Watson, 1957).

Эозухии происходят от миллерозавров. Они приобрели и верхнюю височную яму, однако квадратная кость у большинства их неподвижна. Через такие формы, как пролацератиды, эозухии тесно связаны с ящерцами, а формы, подобные палеагемам, могли быть предками ринхоцефалов. Примитивные ринхоцефалы отличаются от эозухий главным образом развитием клюва, а основные отличия ящерцев связаны с редукцией нижней височной дуги и развитием кинетичности черепа.

Змеи утрачивают и верхнюю височную дугу; их череп становится платибазальным, а метакинетичность утрачивается, зато в типичных случаях небывалой степени достигает подвижность квадратной кости и челюстей. Эти изменения связаны с переходом к питанию крупной добычей, главным образом позвоночными. Структурно змеи имеют много общего с морскими вараноидными ящерцами; морскими были и древнейшие змеи позднемеловой эпохи. В связи с этим предполагают, что змеи произошли от хищных морских ящерцев, перешедших к плаванию при помощи изгибания тела. Однако наиболее примитивные змеи (тифлоидии и анилидии) — роющие животные, питающиеся беспозвоночными и не обладающие особо подвижными челюстями. Строение глаз змей показывает вторичное развитие многих структур, в частности, механизма аккомодации. Кроме того, роющие ящерцы утрачивают конечности, а по строению черепа

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЧЕШУЙЧАТЫХ

Систематические группы	Пермь		Триас			Юра			Мел		Третичный		Четвертичный	
	нижняя	верхняя	нижняя	средняя	верхняя	нижняя	средняя	верхняя	нижняя	верхняя	палеоген	неоген	плейстоцен	голоцен
LEPIDOSAURIA														
MILLEROSAURIA														
Millerettidae		—												
Mesenosauridae		—												
EOSUCHIA														
Younginiformes														
Younginidae			?											
Rhynchocephalia														
Sphenodontidae														
Sauronodontidae														
Clazizidae				—										
Rhynchosauria														
Mesosuchidae			—											
Rhynchosauridae				—										
Choristodera														
Champsosauridae					?					—				
LACERTILIA														
Prolacertilia														
Protosauridae			—											
Prolacertidae			—											
Tangasauridae		—												
Thalattosauria														
Askeptosauridae				—										
Thalattosauridae				—										
Tanystrophia														
Tanystropheidae				—										
Iguania														
Polyglyphanodontidae														
Iguanidae														
Agamidae														
Arretosauridae														
Chameleonia														
Chameleontidae														
Gekkota														
Ardeosauridae														
Gekkonidae														
Uroplatidae														
Pygopodidae														
Scincomorpha														
Xantusoidea														
Eichstättosauridae														
Xantusidae														
Scincoidea														
Scincidae										?				
Anelytropsidae														
Feylinidae														
Dibamidae														

приближаются к змеям. Это делает вероятным происхождение змей от роющих ящеров и указывает на вторичность их перехода к наземной жизни. Возможно, что предками змей были не вараноидные ящеры, а беззубые гекконообразные типа пипоподид (Underwood, 1957). Гекконообразные ящеры уже утрачивают верхнюю височную дугу, глаз же у роющих их представителей (пипоподид) сильно редуцирован.

Экология и тафономия

Пермские и триасовые местонахождения Гондваны образовались в условиях обширных низменностей при изменении климата от влажного и прохладного к тепловому и сухому. Скорость осадкоотложения обычно была пониженной и сохранность костей часто бывает плохой. Вмещающие породы представлены известняками, песчаниками и мергелями. Далекого переноса трупов, как правило, не происходило. Местами известны находки целых трупов, иногда в естественном положении. В этом случае животные гнили, увязнув в илу.

Большинство мезозойских местонахождений 3. Европы представляет собой выносы животных в прибрежную зону морских бухт и лагун. Вмещающие породы представлены здесь известняками, песчаниками и сланцами. Калифорнийское местонахождение морских талатозавров сложено известняками с мощным развитием туфогенных и изверженных пород. Находки кайнозойских ящеров и змей многочисленны и сделаны преимущественно в осадках заболоченных водоемов (Гейзельтальское местонахождение эоценовой фауны и др.).

Экологически лепидозавры весьма разнообразны. Большинство их — животнотоядные формы, но ринхозавриды питались корнями растений, вырывая их клювом и разрезая при помощи многочисленных зубов. Некоторые группы перешли к жизни в морях (хищные талатозавры, моллюскоядные кларзиды с давящими зубами, специализированные хищные ящеры, как, например, мозазавры, достигавшие в длину 15 м, многие змеи). Хампсозавриды жили в пресных водах и обладали конвергентным сходством с гавиалами. Большинство на-

земных лепидозавров было ящерцеобразными формами, но ринхоцефалы обычно были тесно связаны с морскими побережьями. Среди ящеров известны уклоняющиеся формы, приспособившиеся к древесной жизни (хамелеоны), переходящие к бегу на двух ногах, подобно динозаврам (многие игуаны), ползающие формы, утратившие конечности, роющие формы с редуцированными глазами (амфибены и др.), водные формы. Большинство змей — активные хищники, но более примитивные их представители ведут роющий образ жизни и питаются мелкими беспозвоночными. Наиболее специализированные змеи приобрели ядовитые зубы и убивают добычу ядом, другие специализируются на убивании добычи путем ее удушения кольцами тела (удавы). Адаптации некоторых лепидозавров, например, причудливых триасовых танистрофид, у которых шея по длине превышает туловище, неясны.

Биологическое и геологическое значение

Лепидозавры связывают наиболее прогрессивных рептилий — архозавров — с котиловыми. Адаптации лепидозавров во многих случаях уникальны (ринхозавриды, танистрофиды, хамелеоны, удавы, ядовитые змеи). В каинозое лепидозавры составляют значительное большинство всех рептилий, а гаттерия, сохранившая в малоизмененном виде организацию триасовых ринхоцефалов, представляется удобным объектом для изучения физиологии арханчных рептилий.

Стратиграфическое значение лепидозавров невелико, хотя многие их группы (мезозухиды, ринхозавриды, кларзиды, талатозавры) ограничены в своем распространении тем или иным отделом триаса и могут использоваться для его расчленения. Сравнительно велико стратиграфическое значение мозазавров, весьма обильных в морском верхнем мелу.

Распространение триасовых лепидозавров, в особенности ринхоцефалов, как будто, указывает на наличие связей между частями Гондваны. Распространение хампсозаврид говорит о фаунистических связях С. Америки и Европы в поздне меловую эпоху.

ОТРЯД MILLEROSAURIA. МИЛЛЕРОЗАВРЫ

Мелкие наземные ящерцеобразные животные с черепом длиной 3—5 см. Имеется лишь одна нижняя височная яма, иногда зачаточная. Ноздри терминальные; слезные кости

удлиненные и иногда достигают ноздрей; septo-maxillare выходит на поверхность черепа и в большинстве случаев отделяет слезную кость от ноздрей. Лобная кость достигает края глаз-

ницы; темненные кости широкие, с теменным отверстием, образуют отростки, вклинивающиеся между заднелобной и надвисочной костями. Заглазничная кость удлиненная, достигающая надвисочной и соединяющаяся с теменной костью связкой. Квадратная кость слегка наклоненная назад и подвижно сочленяющаяся с чешуйчатой. Задняя височная яма маленькая. Базиптеригоидное сочленение подвижное. Небные зубы покрывают и хорошо развитые поперечные фланги крыловидных костей. Зубы протекодонтные. Слуховая косточка массивная, с верхним внутренним и гвидным отростками; последний при жизни был соединен с барабанной перепонкой. Позвонки амфицельные, со свободными интерцентрами. Предкрестцовых позвонков около 25. В. пермь. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО MILLERETTIDAE BROOM, 1938

Очень мелкие насекомоядные пресмыкающиеся (размером до 30 см). Череп широкий, треугольный; глазницы большие, овальные. Нижняя височная яма изменчивой величины, зачастую рудиментарная. Имеются парные заднестеменная и таблитчатая кости. Затылочный мыщелок выступает назад от заднего уровня крыши черепа, челюстное сочленение расположено впереди затылочного, нижняя челюсть с засочленовным отростком. Небные зубы развиты не только на небных и крыловидных костях, но и на парасфеноиде. Ребра со слабо выраженной двухголовчатостью. Проксимальная головка плечевой кости с винтообразной сочленовной поверхностью; ее дистальный конец с обоими эпикондиллярными отверстиями. В. пермь.

Milleretta Broom, 1948 (= *Millerina* Broom, 1938). Тип рода — *Millerina rubidgei* Broom, 1938; в. пермь (зона *Cistecephalus*), Ю. Африка. Кости крыши черепа скульптурированные, с утолщениями. Глазницы направлены вперед и наружу, темненное отверстие овальное, суженное поперечно. Нижняя височная яма маленькая, неправильной формы, вклинивающаяся сверху вниз между скуловой и чешуйчатой костями. Задняя височная яма щелевидная. Зубы заостренные, направленные назад. В верхней челюсти 16 зубов (рис. 447). Один вид.

Millerosaurus Broom, 1948. Тип рода — *M. ornatus* Broom, 1948; в. пермь (зона *Cistecephalus*), Ю. Африка. Череп длинный и низкий, с овальными, обращенными наружу глазницами и с большим височным окном. Носовые, лобные и теменные кости скульптурирован-

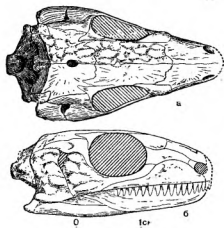


Рис. 447. *Milleretta rubidgei* Broom.
Череп: а — сверху, б — сбоку. В. пермь Ю. Африки (Broom, 1938)

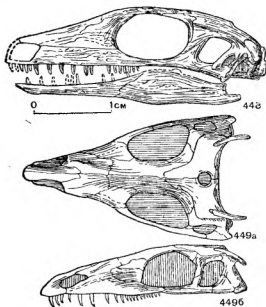


Рис. 448. *Millerosaurus pricei* Watson.

Череп сбоку. В. пермь Ю. Африки Watson, 1957

Рис. 449. *Mesenosaurus romeri*.

Череп: а — сверху, б — сбоку (x1). В. пермь СССР (Архангельская обл.) (Watson, 1957)

ные. Темненное отверстие округлое. Зубы цилиндрические, однородные. Зубовидный отросток эпистрофея свободный. Межключица клиновидная, с длинным задним отростком. Проксимальные косточки стопы неспроснились (рис. 448). Три вида. В. пермь (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки.

Millerettoides Broom, 1948; *Milleretops* Broom, 1947; *Millerinoides* Broom, 1940; *Nanomilleretta* Broom et Robinson, 1948 — все из в. перми Ю. Африки.

Условно к этому семейству отнесены роды *Broomia* Watson, 1914 и *Heleosaurus* Broom, 1907 — оба из в. перми Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО MESENOSAURIDAE ROMER, 1956

Сравнительно крупные (длина черепа до 5 см) миллерозавры с удлиненной и узкой мордой и очень крупным нижним височным окном. Septomaxillare сильно развита; надвисочные кости образуют выступающие назад рожки. Челюстное сочленение расположено далеко позади затылочного, нижняя челюсть с засочлененным отростком. Зубов на парасфеноиде нет. В. пермь.

Это семейство часто относят к пеликозаврам.

Mesenosaurus Efremov, 1938. Тип рода — *M. romeri* Efremov, 1938; в. пермь (II зона), СССР (Архангельская обл.). Глазницы большие, овальные, с приподнятыми краями; темненное отверстие округлое, расположено у заднего края крыши черепа. Темненные кости впереди глубоко вклиниваются между лобными. Поперечные отростки крыловидных костей очень сильные и несут шесть-семь длинных, слегка направленных вперед зубов. Нижняя челюсть округлая в поперечном сечении. Челюстные зубы острые, изогнутые назад; самые длинные из них расположены в передней части челюстной кости. Общее число зубов в верхней челюсти 24 (рис. 449). Один вид.

ОТРЯД EOSUCHIA. ЭОЗУХИИ

Лепидозавры с двумя полными височными дугами и неподвижной квадратной костью, соединенной с чешуйчатой швом. Ноздри терминальные; глазницы расположены в средней части черепа; кольцо склеротики хорошо выражено. Надвисочная кость почти всегда утрачена. Базиптеригиальное сочленение подвижное. Слуховая косточка тонкая. Зубы прототекодонтные или акродонтные, небные зубы обычно хорошо развиты; как исключение зубы могут отсутствовать. Позвонки амфицельные, реже почти платицельные или процельные, обычно со свободными интерцентрами. Предкрестцовых позвонков около 25. Туловищные ребра обычно одностолбчатые, прикрепляющиеся к слившимся парапофизам и диапофизам; шейные ребра двухстолбчатые. Проксимальная головка плечевой кости округлая, дистальная обычно с обеими эпикондильярными отверстиями. Плюсовая кость V пальца обычно крючковидная. Как правило, крупные ящерцеобразные животные, изредка достигают больших размеров. В. пермь — ныне. Четыре подотряда.

Классификация эозухий очень трудна. К ним относят таких разнородных животных, как юнгиний, талаттозавров, хампсозавров. В то же время ринхоцефалов, отличающихся от типичных эозухий (юнгиний) лишь акродонтичностью зубов и некоторым разрастанием предчелюстной кости (иногда, кстати, почти не выраженным — *Saurodontiidae*), принято выделять в особый отряд. В томе ринхоцефалы

объединены с эозухиями в одном отряде. С другой стороны, сем. *Tangasauridae* и *Prolacertidae*, обычно относимые к эозухиям, нами рассматриваются в составе отряда *Lacertilia*. Эти формы обладают подвижной квадратной костью, редуцированной нижней височной дугой и хорошо развитой надвисочной костью и лишь с трудом отличаются от примитивных триасовых ящеров.

ПОДОТРЯД YOUNGINIFORMES. ЮНГИНИИ

Мелкие наземные эозухии, питавшиеся животной пищей. Носовые кости широкие, предчелюстные кости не загibaются книзу. Ноздри парные. Квадратная кость сравнительно невысокая, наклоненная нижним концом несколько назад. Надвисочной кости, по-видимому, нет. На затылочной поверхности черепа сохраняются парные заднетемненные и табличчатые кости; имеется и небольшое задневисочное отверстие. Темненное отверстие развито. Вторичного неба нет. Нижняя челюсть с хорошо выраженным засочлененным отростком. Зубы прототекодонтные. Позвонки амфицельные, со свободными интерцентрами. Туловищные ребра с едва намеченной двухстолбчатостью. Межключица Т-образная. В тазовом поясе тироидное отверстие малю или отсутствует. Брюшные ребра хорошо развиты. В. пермь — н. триас (?). Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО YOUNGINIDAE BROOM, 1914

Морда низкая, заостренная кпереди, в большинстве случаев удлинненная. Теменные кости широкие. Грудина, возможно, парная. В. пермь — н. триас (?).

Youngina Broom, 1914. Тип рода — *Y. capensis* Broom, 1914; в. пермь (зона *Cistecephalus*), Ю. Африка. Наибольшая длина черепа 6,2 см. Морда удлинненная, острая. Крыша черепа скульптурирована многочисленными ямками и ребрышками. Предглазничная часть занимает половину общей длины черепа. Глазницы направлены вверх и в стороны. Нижняя височная яма значительно больше верхней (рис. 450). Два вида. В. пермь (зона *Cistecephalus*) Ю. Африки.

Palaeagama Broom, 1926. Тип рода — *P. vielhaueri* Broom, 1926; в. пермь (зона *Cistecephalus*), Ю. Африка. Череп несколько меньше, чем у *Youngina*. Морда короткая

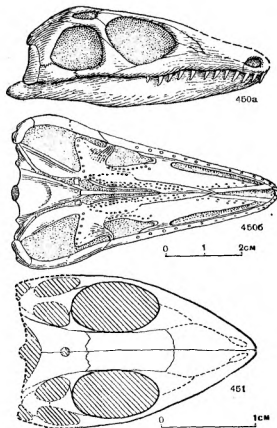


Рис. 450. *Youngina gracilis* Broom.
Череп: а — сбоку, б — снизу. В. пермь Ю. Африки (Romer, 1946)

Рис. 451. *Palaeagama vielhaueri* Broom,
Череп сверху. В. пермь Ю. Африки (Broom, 1926)

заостренная кпереди. Лобковая кость более сильно развита, чем седалищная, обе кости разделены небольшим отверстием (рис. 451). Один вид.

Galesphyrus Broom, 1915; *Heleophilus* Broom, 1909; *Heleosuchus* Broom, 1913; *Noteosuchus* Broom, 1925 (= *Eosuchus* Watson, 1912); *Youngoides* Olson et Broom, 1937; *Youngopsis* Broom, 1937; ? *Saurosternon* Huxley, 1868 (= *Saurosternum* Lydekker, 1888) — все из в. пермь Ю. Африки. Известный только по посткраниальному скелету *P. aenigmasicus* Parrington, 1953 из н. триаса Ю. Африки также может относиться к этому семейству. Ромер (Romer, 1956) присоединяет к этой же группе и род *Santaisaurus*, рассматриваемый здесь в составе проколофонов. Короткорылых форм (роды *Palaeagama* и *Saurosternon*) в последние годы обычно выделяют в особое семейство *Palaeagamidae* (Huene, 1956).

ПОДОТРЯД RHYNCHOSERPHALIA. КЛЮВООГЛОВОВЫЕ

Средней величины животные с более или менее развитым «клювом», образованным разросшимися предчелюстными костями, и с акродонтными зубами; в редких случаях зубы могут утрачиваться. Череп короткий и широкий, ноздри парные, глазницы расположены в передней половине черепа. Надвисочной кости нет, заднетеменные и таблитчатые кости тоже утрачены. Теменное отверстие сохраняется. Вторичного нёба нет. Базисфеноидные бугры хорошо развиты. Позвонки амфицельные, со свободными интерцентрами; как исключение позвонки бывают процеальными. Обычно около 25 предкрестцовых, два крестцовых и около 50 хвостовых позвонков, но у водных форм туловище и хвост могут удлиняться. Передние ребра двухголовчатые, задние — одnogоловчатые, прикрепляющиеся к слившимся парапозифизам и диапозифизам. Ребра, как правило, с крючковидными отростками. Клейтрума нет, коракид обычно не вырезанный. Тироидное отверстие умеренной величины. Вертлужная впадина не пронизана отверстием. В кости сохраняется радиальная центральная косточка. Брюшные ребра хорошо развиты. Обитатели морских побережий и морей. Триас — ныне. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО SPHENODONTIDAE COPE, 1870

Насекомоядные и моллюсковоядные формы размером до 1 м. Череп треугольный; клюв короткий, с зубами, построенными по типу рылец. Челюстная кость широко соприкасается с

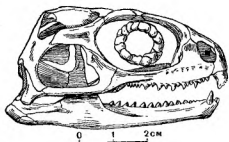


Рис. 452. *Sphenodon punctatus* Gray.
Череп сбоку. Современный, Н. Зеландия
(Hollstetter, 1955)

носовой и ограничивает носовое отверстие снизу и сзади. Слезной кости нет. Теменные кости узкие. Верхняя затылочная кость наклонена в верхней части вперед, задние височные окна большие. Нижняя челюсть обычно с высоким венечным отростком, засочленовного отростка нет (рис. 452). Как правило, имеют небные зубы. Позвонки амфицельные, шейных позвонков семь-восемь, спинных 16—18, хвостовых — около 50. Тироидное отверстие хорошо развито. Лобковая кость пронизана отверстием. Проксимальные кости стопы тесно связаны друг с другом, но обычно сохраняют самостоятельность. Иногда в стопе сохраняются свободная промежуточная кость. Триас — ныне. Два подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО SPHENODONTINAE COPE, 1870

Задний край черепа без выростов. В крестце два позвонка. Фаланговая формула нормальная: 2, 3, 4, 5, 3—4. Н. триас — ныне. Около 10 родов.

Brachyrhinodon Huene, 1910. Тип рода — *B. taylori* Huene, 1910; в. триас, Шотландия. Череп высокий и короткий, треугольный, с округлыми глазницами и большими височными окнами. Ноздри удлиненные, расположенные латерально. Венечный отросток нижней челюсти поднимается на уровне заднего края глазницы. В предчелюстной кости лишь один зуб, построенный наподобие реза. Предкрестцовых позвонков 26 (рис. 453). Один вид.

Polysphenodon Jaekel, 1911. Тип рода — *P. muelleri* Jaekel, 1911; в. триас, Германия. Глазницы смещены далеко вперед к переднему краю черепа; заглазничная часть черепа удлиненная. Височные окна большие. В предчелюстной кости два зуба. Небные зубы сильно развитые, с притупленными вершинками, расположенные продольными рядами. Крыло-видные кости широко соприкасаются по сред-

ней линии, и межптеригоидные ямы редуцированы. Конечности с относительно удлиненными автоподиями (рис. 454). Один вид. Хюне (Huene, 1956) относит этот род к ринхозаврам.

Homoiosaurus H. Meyer, 1845 (= *Leptosaurus* Goldfuss, 1869; = *Stelliosaurus* Jourd'han, 1862). Тип рода — *Homoiosaurus maxmilliani* H. Meyer, 1847; в. юра (портланд), Германия (Бавария). Мелкая (до 40 см) животоядная форма, близкая к современному *Sphenodon*, но покрытая слабо развитым панцирем из небольших костных чешуек. Челюстная кость достигает нижнего края глазницы. Небные кости впереди сильно расширены. Челюстное сочленение находится примерно на уровне затылочного. Симфиз нижней челюсти очень рыхлый и, возможно, образован связкой. Предчелюстная кость с двумя резами, челюстная — с 9—10 коническими, увеличивающимися кзади зубами; два задних зуба двухвершинные. По наружному краю небной кости проходит ряд из семи-восьми зубов. Предкрестцовых позвонков 24, из них шейных, по видимому, восемь. Свободные интерптериги известны только в шейном отделе. Зигапофизы горизонтальные. Ребра без крючковидных отростков. Заднее крестцовое ребро развиле-но дистально, два задних туловищных ребра сильно укорочены. Седлищная кость вырезана сзади. Энтэпикондильярное отверстие,

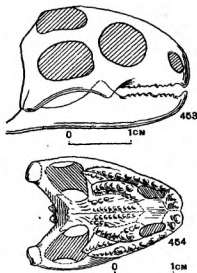


Рис. 453. *Brachyrhinodon taylori* Huene.
Череп сбоку. Ср. триас 3. Еуропы (Hollstetter, 1955)

Рис. 454. *Polysphenodon muelleri* Jaekel.
Череп снизу. В. триас 3. Еуропы (Hollstetter, 1955)

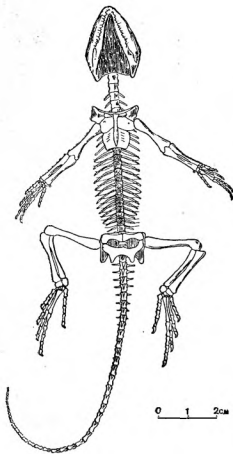


Рис. 455. *Homoeosaurus maximiliani* Meyer.
Скелет. В. юра З. Европы (Lortet, 1882)

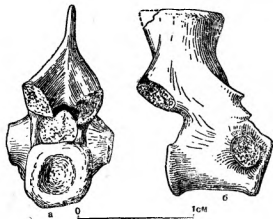


Рис. 456. *Schargengia enigmatica* Huene.
Туловищный позвонок а — спереди, б — сбоку. Н. триас
СССР (Вологодская обл.) (Huene, 1940)

по-видимому, нет. Проксимальные кости стопы разделены швами (рис. 455). Около 10 видов. В. юра З. Европы.

Schargengia Huene, 1940. Тип рода — *Sch. enigmatica* Huene, 1940; н. триас СССР (Вологодская обл.). Описан по двум туловищным позвонкам. Позвонки слегка амфицельные, длина их достигает 7—8 мм, высота остистого отростка 14—15,5 мм. Тело позвонка округлое по концам и заостренное книзу посередине. Поперечные отростки овальные в сечении и смещены вперед и вниз к переднему краю тела позвонка. Зигапофизы сильные, горизонтально ориентированные; передние зигапофизы заходят далеко вперед за край тела позвонка, задние широко раздвинуты (рис. 456). Один вид.

Palacrodon Broom, 1906; ср. триас Ю. Африки. *Clefosaurus* Swinton, 1939; *Meyasaurus* Vidal, 1915 — оба из в. юры З. Европы. *Opisthias* Gilmore, 1909; *Theretairus* Simpson, 1926 (? = *Opisthias* Gilmore, 1909) — оба из в. юры США. *Chometocadmon* Costa, 1911; в. мел З. Европы. *Sphenodon* Gray, 1831 (= *Hatteria* Gray, 1842; = *Rhynchocephalus* Owen, 1845); современный, Нов. Зеландия.

Условно к этому же подсемейству отнесен р. *Anisodontosaurus* Welles, 1947; ср. триас США.

ПОДСЕМЕЙСТВО MONJUROUSUCHINAE ENDO, 1940

Задняя часть черепа с выростами. В крестце три позвонка. Фаланговая формула: 2, 3, 4, 4, 3 на обеих конечностях. В. юра.

Monjurosuchus Endo, 1940; в. юра (? н. мел) С.-В. Китая.

СЕМЕЙСТВО SAURONODONTIDAE LORTET, 1892 (= Sappeosauridae Baur, 1895)

Беззубые животные с несколько укороченной шеей и длинным, сжатым с боков хвостом; размеры до 0,65 м. Череп короткий и широкий. Заглазничная кость сливается с задне-лобной, надвисочная кость очень крупная и, достигая вперед заглазничной, отделяет чешуйчатую кость от края верхнего височного окна; последнее мало по размерам. Челюсти покрыты роговым чехлом с острым режущим краем. Позвонки процельные, шейных пять-шесть, спинных около 20, крестцовых два, хвостовых — более 60. Все туловищные ребра одностолбчатые. Лобковая и седалищная кости разделены широким тирондным отверстием. Плечевая кость без энтепикондильного

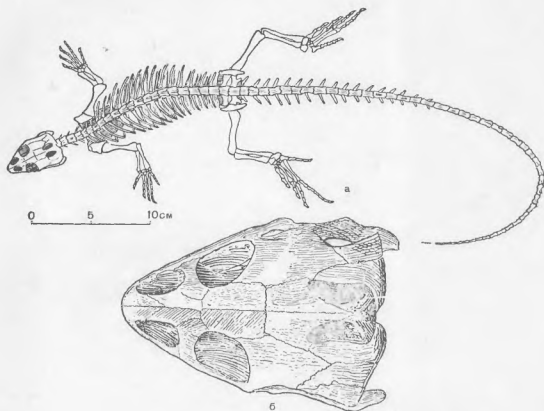


Рис. 457. *Sapheosaurus* Meyer, 1848:

а — скелет *S. incisicus* Jourdan; б — череп *S. thiollieri* Meyer ($\times 7/10$). В. юра 3. Европа (Lortet 1882)

отверстия. Кисть и стопа по длине не уступают плечу и бедру (соответственно). В стопе нет свободной промежуточной кости. Возможно, водные формы. В. юра.

Sapheosaurus H. Meyer, 1848 (? = *Saurodonodon* Jourdan, 1863). Тип рода — *Sapheosaurus thiollieri* H. Meyer, 1848; в. юра (портланд), Германия (Бавария). Ноздри широкие, овальные. Носовые кости по длине лишь немного уступают лобным. Теменные кости резко сужаются кзади; теменного отверстия нет. Позвонки с маленькими суставными мышелками. Хвост составляет более половины общей длины животного. Заднее крестцовое ребро развилено на конце. Коракоид с двумя вырезками по заднему краю; ключицы тонкие. Седалищная кость с сильно развитым задним отростком. Задние конечности значительно длиннее передних (рис. 457). Два-три вида. В. юра 3. Европы.

Picocormus Wagner, 1852; в. юра 3. Европы.

СЕМЕЙСТВО CLARAZIIDAE PEYER, 1936

Морские моллюскоядные формы размером до 1 м. Шея укороченная; хвост длинный, уплощенный с боков; парные конечности короткие, с несколько удлинненными кистью и стопой. Череп короткий и высокий. Нижняя височная дуга, по-видимому, утрачена. Клюв сильный, с зубами; предчелюстные зубы отделены от челюстных диастемой. Зубы текоакродонтные. Предчелюстная кость вклинивается между носовыми, достигая лобной кости. Носовая кость маленькая и целиком расположена у заднего края ноздри. Позвонки амфицельные. Шейных позвонков семь-восемь, спинных около 25, хвостовых — около 100. Коракоид без вырезки. Лобковая кость пронизана отверстием и не отделена от седалищной вырезкой. Плечевая и бедренная кости укорочены; кости предплечья и голени короткие, расширенные на концах. По-видимому, имеет энтепикондлярное отверстие. В стопе есть самостоятельная промежуточная кость. Плюс-

невые и пястные кости сильно удлинены. Когтевые фаланги удлиненные. Ср. триас.

Признаки, на основании которых роды объединяются в семейство, связаны с приспособлением к водному образу жизни и питанием моллюсками. Однако давящий аппарат у обоих родов развивался независимо (у *Clarazia* для раздвливания служат небные зубы, а у *Hescheleria* — костный вырост, сидящий на симфизе нижней челюсти) и, возможно, их сходство обязано конвергенции.

Принадлежность *Claraziidae* к ринхоцефалам подвергается сомнению. Хюне (Huene, 1956) относит их к ящерцам.

Hescheleria Peyer, 1936. Тип рода — *H. ruebeli* Peyer, 1936; ср. триас, Швейцария. Череп относительно длинный — составляет около трети предкрестцового отдела туловища; парные конечности по длине не уступают черепу. Ключ сильно развит и изогнут под углом 100°; его длина превышает длину ряда верхнечелюстных зубов. На клюве с каждой стороны пять зубов, на челюстных костях — по четыре, на зубных — около девяти зубов; верхнечелюстные зубы в виде тупых конусов; нижнечелюстные зубы укорачиваются по направлению спереди назад. Для раздвливания ракушек служит высокий костный бугорок, сидящий на симфизе зубных костей. Сошники парные, лобные кости с длинным, узким отростком, вклинивающимся между предчелюстными костями. Предкрестцовых позвонков 32, крестцовых — три. Гемальные дуги идут до конца хвоста. Внутренний край лучевой кости сильно изогнут и выпукл посредине, где лучевая кость достигает максимальной ширины. Брюшных ребер около 30 (рис. 458). Один вид.

Clarazia Peyer, 1936; ср. триас 3. Европы.

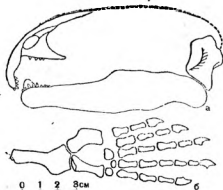


Рис. 458. *Hescheleria ruebeli* Peyer:
а — череп сбоку; б — передняя конечность. Ср.
триас 3. Европы (Peyer, 1936)

ПОДОТРЯД RHYNCHOSAURIA. РИНХОЗАВРЫ

Средней величины и крупные лепидозавры (от 0,5 до 5,0 м) с очень сильно развитым «клювом», образованным разросшимися предчелюстными костями, и с непарным носовым отверстием. Череп короткий и очень широкий сзади. Предчелюстная кость разрастается вдоль ноздри, полностью отделяя челюстную кость от края последней. Глазницы расположены в передней половине черепа. Теменные кости узкие, срастаются друг с другом и обычно не пронизаны теменным отверстием. Слезная кость всегда хорошо развита. Как исключение сохраняется надвисочная кость. Верхняя затылочная кость более вертикальная, чем у ринхоцефалов. Базисфеноидные бугры хорошо развиты. Вторичного неба нет. Зубы акродонтные, многорядные. «Клюв» обычно утрачивает зубы, замещаемые роговым покровом. Позвонки амфицельные, шейных позвонков семь-восемь, спинных 16—18, крестцовых два-три. Туловищные ребра одностолбчатые. Коракид слегка вырезан спереди. Тазовый пояс без тироидного отверстия. Плечевая кость без эпикондиллярных отверстий, но с вырезкой на месте эктэпикондиллярного. В стопе сохраняется свободная промежуточная кость. Плюсовая кость V пальца крючковидная. Триас. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО MESOSUCHIDAE HAUGHTON, 1924

Небольшие (около 0,5 м) примитивные ринхозавры с однорядными нижнечелюстными зубами; верхнечелюстные зубы двухрядные. Череп треугольный; «клюв» короткий, с зубами. Предчелюстная кость вклинивается между челюстной и носовой, но практически не достигает предлобной. Сохраняются теменное отверстие и надвисочная кость. Имеются небные зубы. Шейных позвонков семь, спинных около 18, крестцовых — два. Коракид с отверстием. Стопа с самостоятельной промежуточной костью. Питались, по-видимому, насекомыми и моллюсками. Н. триас.

Mesosuchus Watson, 1912. Тип рода — *M. browni* Watson, 1912; н. триас (зона Synognathus), Ю. Африка. Нижняя височная дуга, по-видимому, неполная: квадратноскуловая кость редуцирована и не достигает скуловой. Носовое отверстие подразделено сзади вклинивающимися в него носовыми костями. Имеется непарная заднетеменная кость. Между предчелюстной и челюстными костями имеется отверстие; развито также квадратное отверстие.

Челюстное сочленение лежит значительно позади затылочного; нижняя челюсть с сильным засочленованным отростком. На предчелюстной кости два зуба, из которых передний несколько усилен; на челюстной кости 11—15 коротких зубов, расположенных несколько неправильно в два ряда. Небная ветвь

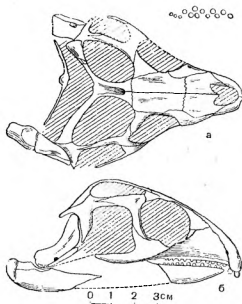


Рис. 459. *Mesosuchus browni* Watson.
Череп а — сверху, б — сбоку. Н. триас Ю.
Африка (Haughton, 1925)

крыловидной кости несет два гребня, покрытые короткими тупыми зубами. Позвонки с высокими остистыми отростками и горизонтально расположенными зигапофизами; на их вентральной поверхности развит киль. В передней части туловища сохраняются свободные интерцентры. Межклюпочка впереди сильно расширена. Центральная и большеберцовая косточки стопы сростаются (рис. 459). Один вид.

СЕМЕЙСТВО RHYNCHOSAURIDAE HUXLEY, 1887

Средней величины и крупные ринхозавры (до 5 м), с многорядными зубами на обеих челюстях и очень сильным беззубым «клювом». Череп короткий, очень высокий и широкий в заглазничной области. Скуловая кость весьма массивна и заметно выступает наружу. Теменные кости образуют сагиттальный гребень и не пронизаны отверстием; надвисочная кость утрачена. Предчелюстные кости широко соприкасаются с предлобными. Перед-

ний конец нижней челюсти лишен зубов и обычно заострен и направлен вверх, образуя совместно с «клювом» мощный хватательный орган. У примитивных форм зубы развиты не только на челюстях, но и на небных костях; более специализированные утрачивают небные зубы. Пластинчатая кость входит в нижнечелюстной симфиз. Шейных позвонков семовосемь, спинных 16—18, крестцовых дватри.

По мнению Хюне (Hüene, 1939a), ринхозавры были растительноядными и питались корнями растений, которые выдергивали из земли с помощью «клюва». Триас.

Howesia Broom, 1905. Тип рода — *H. browni* Broom, 1905; н. триас (зона Synognathus), Ю. Африка. Древнейший представитель семейства. Череп невысокий, с большими, округлыми глазницами и очень узкими теменными костями. Слезая кость сравнительно длинная. Скуловая кость с длинным задним отростком.

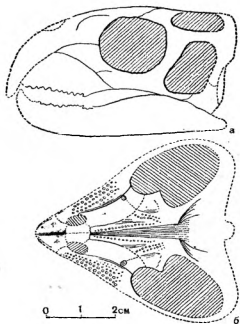


Рис. 460. *Howesia browni* Broom.
Череп а — сбоку, б — снизу. Н. триас Ю. Африка (Hoffstetter, 1955)

Челюстное сочленение примерно на уровне затылочного. Верхнечелюстные зубы расположены четырьмя-пятью продольными рядами. На крыловидных костях четыре ряда зубов. В стопе свободная промежуточная кость. Очень маленькое для ринхозаврид животное с черепом длиной около 6 см (рис. 460). Один вид.

Rhynchosaurus Owen, 1842. Тип рода — *Rh. articeps* Owen, 1842; в. триас (н. кейпер), Англия (Шропшир). Небольшие (до 60 см) примитивные ринхозавриды со сравнительно удлиненным черепом и с небными зубами. Высота черепа не превышает 0,4 его длины. Челюстная кость достигает глазницы. Заглазничная кость расположена на уровне верхней половины глазницы. Скуловая кость с длинным задним отростком; ее высота на уровне

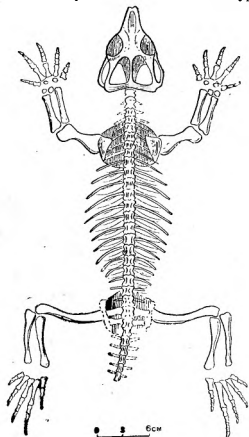


Рис. 461. *Rhynchosaurus articeps* Owen.
Реконструкция, в. триас Англия (Williston, 1925)

заднего края глазницы не превышает половины высоты черепа. Челюстное сочленение расположено намного позади затылочного. Челюстная и зубная кости покрыты многорядными короткими и заостренными зубами; поверхность зубной кости, покрытая зубами, много уже соответствующей поверхности челюстной кости; возможно, что зубы были развиты и на внутренней поверхности челюстной и зубной костей. Крыловидная кость несет шесть зубов, расположенных продольным рядом. Коракоид пронизан отверстием (рис. 461). Один вид.

Cephalonia Huene, 1928. Тип рода — *C. lotziana* Huene, 1928; низы в. триаса, Бразилия. Средней величины (около 1 м) животные с крайне расширенным черепом. Клюв предчелюстных костей и направленные вверх концы зубных костей образуют хватательный орган. Ширина черепа на уровне челюстного сочленения на 0,15—0,20 превышает его ширину, высота черепа не превышает половины его длины. Глазница треугольная, челюстная кость не достигает ее края; заглазничная кость расположена ниже уровня глазницы. Нижний край челюстной кости резко изогнут. Скуловая часть крайне расширена и на уровне заднего края глазницы составляет до 0,75 высоты черепа. Крыловидные кости позади несут спиральные отростки («раковины»). Челюстное сочленение примерно на уровне затылочного. Симфиз нижней челюсти образован одними пластинчатыми костями. Зубы имеют форму трехгранных пирамид. Челюстная кость несет два продольных ряда зубов, разделенных глубоким желобком; верхний конец зубной кости сужен и несет продольный ряд зубов, входящий в желобок между верхнечелюстными зубами. Небных зубов нет. Коракоид глубоко вырезан по наружному краю. Лобковая кость с сильным передним отростком (рис. 462). Один вид.

? *Eifelosaurus* Jaekel, 1904; н. триас 3. Европы. *Stenaulorhynchus* Haughton, 1932; ср. триас В. Африки. *Paradapedon* Huene, 1938; в. триас Индии. *Hyperodapedon* Huxley, 1859 (= *Parasuchus* Huxley, 1870); *Stenomelopon* Boulenger, 1903 — оба из в. триаса 3. Европы. *Scaphonyx* Woodward, 1904 (= *Scapyonyx* Woodward, 1908; = *Cephalastron* Huene, 1926; = *Cephalastronius* Huene, 1928; = *Scaphonychimus* Huene, 1928; в. триас Ю. Америки.

ПОДОТРЯД CHORISTODERA. ХОРИСТОДЕРЫ

Крупные (длиной до 1,5 м) пресноводные эозухии с очень длинной и узкой мордой, хорошо развитым вторичным нёбом и текодонтными зубами. По общим пропорциям сходны с длинномордными крокодилами тита гавиала. Морда длинная и тонкая; ноздря непарная, терминально расположенная; височные ямы велики и выступают далеко назад за уровень затылочного сочленения. Нет надвисочной кости, но на затылочной поверхности черепа сохраняются заднечелюстные. Тменного отверстия нет. Базисфеноидные бугры хорошо

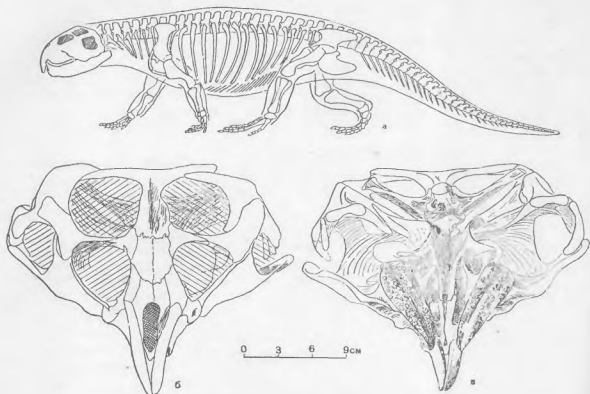


Рис. 462. *Cephalonia tolziana* Huene:

а — реконструкция ($\times 1/4$); череп: б — сверху, в — снизу. В. триас Ю. Америки (Huene, 1939)

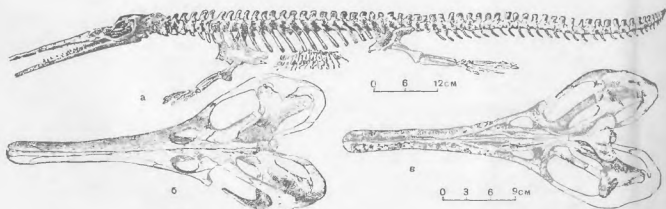


Рис. 463. *Champsosaurus laramiensis* Cope:

а — реконструкция; череп: б — сверху, в — снизу. В. мей С. Америки (Brown, 1905)

развиты и направлены наружу. Позвонки слегка амфицельные или платицельные. Предкрестцовых позвонков 26, крестцовых дватри. Туловищные ребра с зачаточной двухголовчатостью. Тазовый пояс пластинчатый, без тироидного отверстия. Конечности укороченные. Брюшные ребра хорошо развиты. В. мел. (? в. триас) — эоцен. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО CHAMPSOSAURIDAE COPE, 1884

Рыло образовано главным образом разросшимися челюстными костями; носовая кость непарная, короткая и далеко вклинивается между предчелюстными, достигая заднего края ноздри. Предлобные кости удлинены и широко соприкасаются друг с другом по средней линии. Глазницы маленькие, округлые; заглазничные кости не достигают их края. Теменные кости узкие. Вторичное небо образовано отростками челюстных костей, соединяющимися друг с другом и с сошником. Стенки носоглоточного прохода окостеневают. Крыловидные кости широко соприкасаются по средней линии, и межптеригоидные ямы редуцированы. Имеются большие небные отверстия. Небо покрыто шагренью мелких зубиков. Челюстные зубы с продольной ребристостью и несколько напоминают зубы ихтиозавров и лабиринтодонтов. Ребра утолщен-

ные, слегка пахиостозные. Плечевая кость без энтепикондиллярного отверстия, эктепикондиллярное может превращаться в желобок. В. мел (? в. триас) — эоцен.

Champsosaurus Cope, 1876. Тип рода — *Ch. taramiensis* Cope, 1876; в. мел, США (Монтана). Слезная кость маленькая, треугольная; челюстная кость не достигает глазницы. Лобные кости вклиниваются между предлобными, а теменные — между лобными. Чешуйчатая кость, образующая задний край верхней височной ямы, очень массивная. Хоаны открываются немного впереди уровня глаз. Пластинчатая кость участвует в образовании нижнечелюстного симфиза. В каждой ветви нижней челюсти около 40 острых, загнутых назад зубов. Шейных позвонков девять; между ними расположены свободные интерцентры; спинных позвонков 17, крестцовых три, хвостовых — более 20. Межключица Т-образная. Подвздошная кость маленькая. IV палец кисти с четырьмя фалангами (рис. 463). Восемь видов. В. мел США и Индонезия, н. эоцен З. Европы.

Simoesosaurus Gervais, 1877; в. мел и н. эоцен З. Европы. Хюне (Huene, 1956) относит сюда же и р. *Pachystrophaeus* Huene, 1935 из в. триаса (рэта) З. Европы, установленный по амфицельным позвонкам и утолщенным пахиостозно ребрам.

ОТРЯД LACERTILIA. ЯЩЕРИЦЫ

(= Sauria)

Средней величины и мелкие лепидозавры с подвижной квадратной костью, утратившие нижнюю височную дугу. Передняя часть нейрокrania обычно не окостеневают, иногда сохраняются рудиментарные латеросфеноиды и глазнично-клиновидные кости; как исключение череп становится платибазальным. Передняя часть черепа подвижна по отношению к его затылочному отделу (метакинетизм). Верхняя височная и заглазничная дуги иногда утрачены. Верхняя крыловидная кость имеет форму вертикального столбика (*columella stantii*), иногда она редуцирована. Предчелюстная и теменная кости обычно непарные, лобная достигает края глазницы. Как правило, сохраняется надвисочная кость. Теменное отверстие обычно сохраняется, но бывает крайне маленьким, иногда оно расположено между лобными костями. Глаза могут редуцироваться. Сочленяющая и предсочленяющая

кости срастаются. Зубы плевродонтные или акродонные, как исключение — текодонтные; замещение зубов последовательное, иногда альтернативное. Обычно зубы конические или цилиндрические, в редких случаях они значительно расширены. Небные зубы часто хорошо развиты. Позвонки амфицельные или процельные, шейных 3—13 и более, туловищных обычно около 25, крестцовых не более двух, хвост, как правило, длинный. Гемальные дуги иногда срастаются с телами позвонков. Ребра обычно одноголовчатые, прикрепляющиеся к слившимся парапофизам и диапофизам, иногда со следами двухголовчатости. Крестцовых ребер обычно нет. Иногда развиты брюшные ребра. Парные конечности часто редуцированы. Пояса конечностей всегда сохраняются, грудина как исключение исчезает. Грудина и коракоид часто с вырезками, лобковая и седалищная кости разделены обычно хорошо

развитым тироидным отверстием. Как правило, имеется экзиптикондилярное отверстие. Стопа с интертарзальным сочленением, промежуточной кости обычно нет. Тело почти всегда покрыто роговыми чешуями, иногда подстилаемыми костными. В. пермь — ныне. Девять подотрядов. Верхнепермские формы отнесены к ящерцам условно.

ПОДОТРАД PROLACERTILIA ПРОЛАЦЕРТИЛИИ

Примитивные ящерцы с парными челюстной, носовой, лобной и теменной костями и с протекодонтными зубами. Заглазничная и верхняя височная дуги хорошо развиты, надвисочная кость всегда сохраняется и ограничивает сзади верхнюю височную яму. Слезная кость самостоятельна. Теменное отверстие иногда утрачено. Кольцо склеротики хорошо развито. Нижняя челюсть с длинным засочленновым отростком. Позвонки амфицельные, иногда со свободными интерцентрами; шейных позвонков семь-восемь. Шейные ребра хорошо развиты, явно двухголовчатые, туловищные обычно со слабо выраженной двухголовчатостью, иногда одноголовчатые. Плечевой пояс пластинчатый, грудина и коракоид невыразительные, ключица непребодненная. Тироидное отверстие невелико. Парные конечности хорошо развиты. В стопе может сохраняться свободная центральная косточка. Брюшные ребра хорошо развиты. В. пермь — триас. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО PROTOSAURIDAE HUXLEY, 1871

Небольшие (до 1 м) ящерцеобразные наземные пресмыкающиеся с удлиненными шейными позвонками и стройными, длинными парными конечностями. Строение черепа известно мало; долгое время это семейство относили к подклассу Synapsosauria и считали, что все его представители обладают одной верхней височной ямой. Однако в обоих случаях, когда удалось изучить строение височной части черепа (роды *Macrocnemus* и *Tanystropheus*), оказалось, что она построена так же, как и у примитивных ящерцев. По всей вероятности, сем. Protosauridae является сборной группой, включающей, помимо примитивных ящерцев, также некоторых эозухий и, быть может, архоселидий. Череп удлиненный; глазницы расположены примерно посредине; ноздри обычно почти терминальные. Имеется теменное отверстие. Чешуйчатая кость четырехугольная или четырехветвистая. Сошники удлиненные. Нижняя челюсть низ-

кая, без веночного отростка; пластинчатая кость заходит далеко вперед, угловая и надугловая кости не достигают заднего конца засочленновое отростка. Зубы плевротекодонтные, конические, часто изогнутые назад; иногда задние зубы поперечно расширены. Обычно имеются небные зубы. Позвонки амфицельные, обычно пронизанные хордой, часто со свободными интерцентрами. Шея в 1,5—2,0 раза длиннее головы и по длине равна по крайней мере половине туловища. В туловищных ребрах головка, как правило, лишь слабо обособлена от бугорка, иногда они совсем утрачивают головку и прилегают к поперечным отросткам позвонков. Шейные ребра иногда бывают двухголовчатыми. Отверстие между лобковой и седлальной костями мало или отсутствует. Длинные кости конечностей, как правило, пустотелые, плечевая и бедренная обычно длиннее костей предплечья и голени. Бедренная кость обычно S-образно изогнута. Плюсовая кость V пальца часто бывает крючковидной. В. пермь — триас.

По-видимому, насекомоядные формы, однако Вейгельт (Weigelt, 1930) нашел внутри хорошо сохранившегося скелета *Gracilisaurus ottoi* семена *Archaeopodocarpus germanicus* и заключил, что Protosauridae были растительноядными животными.

Protosaurus R. Meyer, 1830 (= *Protosaurus* Duméril et Bibron, 1836; = *Protosaurus* Agassiz, 1846). Тип рода — *P. spenceri* H. Meyer, 1832; в. пермь (медистый сланец), Германия (Тюрингия). Сравнительно крупные формы, достигающие 1,5 м длины. Возможно, имеется небольшое предглазничное отверстие. Слезная кость, по-видимому, не достигает края ноздри. Лобная кость по длине примерно равна теменной. Чешуйчатая кость четырехугольная. Кольцо склеротики хорошо развито. Зубы протекодонтные, острые, слегка изогнутые назад; в каждой челюсти 20—25 зубов. Небные, сошниковые и крыловидные кости покрыты маленькими зубами. Позвонки с горизонтальными зигапофизами и высокими остистыми отростками; остистые отростки спинных позвонков разделены широкими промежутками и примерно вдвое превышают высоту тела позвонков, остистые отростки задних хвостовых позвонков развилены. Гемальные отростки длинные. Шейных позвонков семь, спинных 16—18, крестцовых два-три (?). Длина шеи более чем вдвое превышает длину головы и достигает половины длины туловища. Длина шеи среднего шейного позвонка примерно вдвое превышает длину среднего спинного. Шейные ребра очень

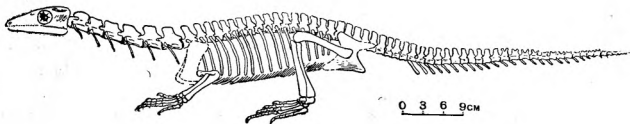


Рис. 464. *Protorosaurus spenceri* Meyer.
Реконструкция. В. пермь З. Европы (Williston, 1925)

тонкие со слабо разделенными головками и сочленяются с нижней частью тел позвонков; туловищные ребра одноголовчатые и сочленяются с позвонками у основания их остистых отростков. Вырезки между лобковой и седалищной костями нет. Плечевая кость с эпикондиллярным отверстием (?). В стопе, по видимому, нет свободной промежуточной кости, плюсневая кость V пальца крючковидная. Брюшные ребра развиты (рис. 464). Один-два вида. В. пермь З. Европы.

Macrocnemus Bassani, 1886 (= *Macrocnemus* Nopcsa, 1930). Тип рода — *Macrocnemus bassanii* Nopcsa, 1930; ср. триас, Швейцария. Сравнительно крупная форма (до 1 м). Морда удлиненная; ноздри удлиненные и расположены примерно посредине расстояния от конца морды до глазниц. Предчелюстные кости вклиниваются между носовыми; лобная кость много длиннее теменной; теменного отверстия нет. Заглазничная часть черепа укорочена. Челюстное сочленение расположено примерно

на уровне затылочного. В верхней челюсти 36 зубов, из них около 11 на предчелюстной кости; в нижней челюсти около 30 зубов, на сошниках и небных костях по одному продольному ряду зубов; на крыловидных костях два ряда зубов. Позвонки с горизонтальными зигапофизмами, шейных позвонков семь, спинных 17; длина среднего шейного позвонка примерно вдвое превышает длину среднего спинного позвонка. Шейные ребра тонкие, двухголовчатые; передние туловищные ребра двухголовчатые, остальные одноголовчатые. Второе крестцовое ребро сильно расширено. Между лопаткой и коракоидом с каждой стороны развития вырезка. Тироидное отверстие между лобковой и седалищной костями очень мало. Плечевая кость явно длиннее костей предплечья; эпикондиллярных отверстий нет. Бедренная кость по длине примерно равна костям голени (рис. 465). Два-три вида. Ср. триас З. Европы.

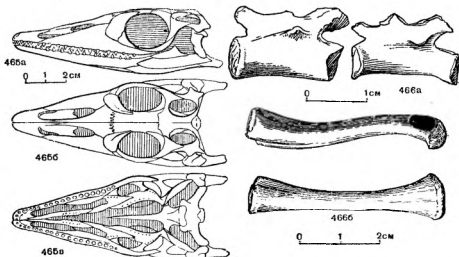


Рис. 465. *Macrocnemus bassanii* Nopcsa.

Череп: а — сбоку, б — сверху, в — снизу. Ср. триас З. Европы (Peyer, Kuhn-Schwyder, 1955)

Рис. 466. *Microcnemus efremovi* Huene:

а — шейные позвонки; б — бедренная кость. Н. триас СССР (Вологодская обл.) (Huene, 1940)

Microcnemus Huene, 1940. Тип рода — *M. efremovi* Huene, 1940; н. триас (ветлужская серия), СССР (Вологодская обл.). Известен только по посткраниальному скелету. Позвонки с выдвинутыми вперед, сближенными и низко расположенными парапофизами и диапофизами; зигапофизы высокие, косо стоящие. Остистые отростки шейных позвонков высокие, со сравнительно узким основанием; остистые отростки туловищных позвонков с утолщенным верхним краем. Длина шейных позвонков достигает 16 мм, более чем вдвое превышает их высоту и в 1,6 раза — длину туловищных позвонков. Длина хвостовых позвонков колеблется от 5 до 11 мм, их относительная длина увеличивается спереди назад, и в конце хвоста длина позвонков превышает высоту втрое. Все ребра двухголовчатые. От диапофиза по телу позвонка проходит длинный, а от парапофиза — короткий гребень. Лопатка сильно изогнута дорсально. Плечевая кость слегка изогнута S-образно, с эпит- и эктэпикондильными отверстиями. Бедренная кость достигает 50 мм длины, S-образно изогнута, имеет сильно расширенные эпифизы и хорошо

развитый внутренний вертлуг (рис. 466). Один-два вида. Н. триас. СССР (Вологодская, Кировская и Горьковская обл.).

Apchelosaurus Gervais, 1858; *Adelosaurus* Watson, 1914; *Gracilisaurus* Weigelt, 1930 — все из в. перми З. Европы? *Eifelosaurus* Jaekel, 1904; н. триас З. Европы. *Megacnemus* Huene, 1954; ? *Trachelosaurus* Broili et Fischer, 1917; ? *Zanclodon* Plieninger, 1846 — все из ср. триаса З. Европы. *Cwyneddosaurus* Bock, 1945; в. триас США.

Род *Gracilisaurus* Ромер (Romer, 1947) рассматривает как молодую особь *Protosaurus*. Роды *Trachelosaurus* и *Zanclodon* часто сближают с *Tanystrophia*.

СЕМЕЙСТВО PROLACERTIDAE PARRINGTON, 1935

Наземные пролацетилии со сравнительно короткой шеей. Ноздри расположены на конце умеренно удлиненной или короткой морды. Теменное отверстие часто утрачивается. В. пермь — н. триас.

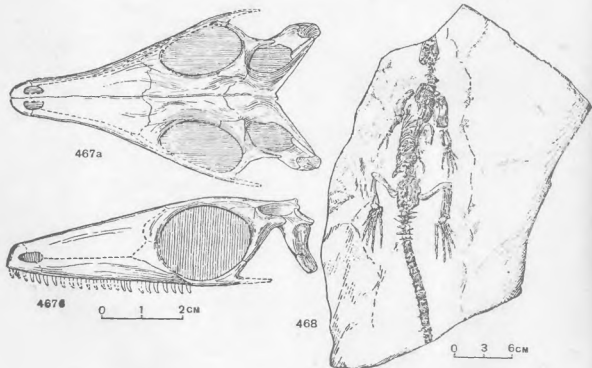


Рис. 467. *Prolacerta broomi* Parrington.

Череп: а — сверху, б — сбоку. Н. триас Ю. Африки (Watson, 1957)

Рис. 468. *Tangasaurus mennelli* Haughton.

Скелет сверху. В. пермь Ю. Африки (Haughton, 1924)

Prolacerta Parrington, 1935. Тип рода — *P. broomi* Parrington, 1935; в. триас (зона *Lystrosaurus*), Ю. Африка. Морда узкая и заостренная, глазницы большие, с 12—13 склеротическими пластинками, теменное отверстие нет. Квадратная кость наклонена нижним концом назад. Предчелюстная кость несет четыре зуба, челюстная 14—16, нижняя челюсть 16—17 зубов. Зубы слегка сжатые с боков и немного загнутые назад; длина наибольшего зуба достигает 2,5 мм (рис. 467). Один вид.

? *Palaeagama* Broom, 1926; *Saurosternon* Huxley, 1863 (= *Saurosternum* Lydekker, 1888) — оба из в. перми Ю. Африки. *Paligwana* Broom, 1903; *Pricea* Broom et Robinson, 1948 — оба из в. триаса Ю. Африки. Роды *Palaeagama*, *Paligwana* и *Saurosternon*, обладающие относительно коротким рылом, у которых строение нижней височной дуги неизвестно, иногда выделяют в особые семейства, или же относят к *Younginidae*.

СЕМЕЙСТВО TANGASAUROIDAE HAUGHTON, 1924

Водные ящерцеобразные пресмыкающиеся длиной 40—60 см. Шея и туловище короткие, хвост длинный. Позвонки глубокоамфицельные, с прободенными телами. Тироидное отверстие маленькое, ромбическое. Грудина окостеневает. Плечевая кость массивная. Задние конечности намного длиннее передних; кисть и стопа широкие. Череп маленький, треугольный. Ноздри отодвинуты назад, квадратная кость высокая. В. пермь.

Череп известен очень плохо, и систематическое положение семейства установлено не твердо. Возможно, *Tangasauridae* правильнее сблизить с подотрядом *озоухий* *Younginiformes*.

Tangasaurus Haughton, 1924. Тип рода — *T. mennelli* Haughton, 1924; в. пермь, Танганьика. Длина черепа 60 мм, максимальная ширина по заднему краю 22 мм. Ноздри расположены почти посредине черепа. Шейных позвонков восемь, спинных 18, крестцовых два, хвостовых — около 25. Ребра одностолбчатые. Грудина парная. Плечевая кость длиной 36 мм, с энтепикондильным отверстием. Предплечье в полтора раза короче плеча. Подвздошная кость длиной 22 мм. Лобковая кость маленькая, лопатообразная. Бедренная кость тонкая, слегка изогнутая S-образно, длиной 39—40 мм (рис. 468). Несколько видов. В. пермь В. Африки и Мадагаскара.

Hovasaurus Piveteau, 1926; в. пермь Мадагаскара.

INCERTAE SEDIS

В последние годы в верхнем триасе США и Англии обнаружены остатки ящериц, приспособленных к парящему полету наподобие современного летучего дракона (*Draco volans*). «Парашют» у них поддерживали резко удлиненные туловищные ребра. Эти формы еще не описаны и их положение в системе остается неясным. Для английской ящерицы предложено наименование *Plesiodraco* (Tarlo, 1962).

ПОДОТРЯД THALATTOSAURIA. ТАЛАТТОЗАВРЫ

Примитивные морские ящерицы с отнесенными далеко назад ноздриями, длинным хвостом и ластовидными конечностями. Предчелюстная, носовая, лобная и теменная кости парные. Предчелюстные кости резко удлиненные и, вклиниваясь между маленькими носовыми, достигают лобных. Слезная кость самостоятельная. Верхняя височная яма маленькая или совсем облитерируется. Область нижней височной ямы разрастается далеко за уровень затылка, и челюстное сочленение расположено далеко позади затылочного. Кольцо склеротики хорошо развито. Теменное отверстие сохраняется. Зубы протектодонтные. Позвонки амфицельные. Число шейных позвонков увеличено до 13—14, в хвосте около 70 позвонков. Брюшные ребра хорошо развиты. Ср. и в. триас. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО ASKEPTOSAURIDAE KUHN-SCHNYDER, 1952

Череп низкий, с резко удлиненной заглазничной частью. Сохраняется маленькая верхняя височная яма, нижняя височная яма очень большая. Зубы плевротектодонные. Шейные позвонки укорочены, число спинных увеличено до 40. Шейные и передние спинные ребра двухголовчатые, остальные одностолбчатые. Седалищная кость отделена от лобковой хорошо развитым тироидным отверстием. Ср. триас.

Askeptosaurus Norcsa, 1925. Тип рода — *A. italicus* Norcsa, 1925; ср. триас, Итальянские Альпы. Крупная форма (длиной более 2 м). Длина предглазничной части черепа составляет около половины его общей длины; нижняя височная вырезка почти вдвое превышает диаметр глазницы; верхняя височная яма маленькая, ограничена одними теменными и заглазничными костями. Зубной ряд ограничен предглазничной частью черепа; зубы

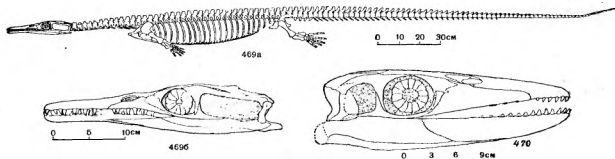


Рис. 469. *Askeptosaurus italicus* Nopcea:

а — реконструкция; б — череп сбоку. Ср. триас З. Европы (Kuhn-Schwyder, 1962)

Рис. 470. *Thalattosaurus alexandrae* Merriam.

Череп сбоку. В. триас С. Америки (Zittel, 1932)

острые, короткие, расширенные у основания и слегка изогнутые назад. В верхней челюсти около 20 зубов, из них около половины расположено на предчелюстной кости. Шейных позвонков 13—14, спинных более 40, хвостовых — около 70. Задние туловищные ребра одноголовчатые, а остальные двухголовчатые. Коракоид пронизан отверстием; ключица вентрально сильно расширена; межключица копьевидная. Седланичная кость изогнута. Кости предплечья и голени сильно укорочены. (рис. 469). Один вид.

СЕМЕЙСТВО THALATTOSAURIDAE MERRIAM, 1905

Череп сравнительно очень высокий, заглазничная часть черепа сравнительно укорочена, верхняя височная яма облитерируется. Зубы акротеодонтные, с продольной ребристостью, несколько сходные с зубами ихтиозавров. Туловище короткое — число спинных позвонков около 25. Туловищные ребра одноголовчатые. Тироидное отверстие невелико. Низы в. триаса.

Thalattosaurus Merriam, 1904 (= *Scenodon* Merriam, 1903). Тип рода — *Scenodon alexandrae* Merriam, 1903; низы в. триаса (известность хосселькас), США (Калифорния). Челюсти высокие, скульптурированные. Лобные кости очень широкие, и длинные темные кости слегка вклиниваются между лобными; темное отверстие расположено у заднего края крыши черепа. Заднелобной кости нет. Передние челюстные зубы заостренные, задние — уплощенные; уплощенные зубы развиты также на сошниках. Шейных позвонков 14, спинных 25, крестцовых два, хвостовых — около 70. Ключица и межключица несколько расширенные. Плечевая кость без эпикондиллярных отверстий. Предплечье вдвое короче пле-

ча (рис. 470). Два вида. Низы в. триаса США (Калифорния).

Nectosaurus Merriam, 1905; низы в. триаса США (Калифорния).

ПОДОТРЯД TANYSTRACHELIA. ДЛИННОШЕИЕ

Примитивные ящеры с резко удлинненной шеей, превышающей длину туловища. Заглазничная и верхняя височная дуги развиты. Предчелюстная кость, как и все кости крыши черепа, парные. Скуловая кость с задним отростком. Кольцо склеротики хорошо развито. Имеется темное отверстие. Нижняя челюсть с длинным засочленновым отростком. Зубы текодонтные, конические. Сошниковые, небные и крыловидные кости с зубами. Позвонки амфицельные, пронизанные хордой. Шейных позвонков 12; их длина в несколько раз превышает длину спинных позвонков и достигает длины черепа. Шейных ребер 11—12. Ребра одноголовчатые. Коракоид, грудина и ключица без вырезок; лобковая и седланичная кости разделены тироидным отверстием. Парные конечности хорошо развиты. В стопе сохраняется свободная центральная косточка. Есть брюшные ребра. Ср. триас. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО TANYSTROPHIDAE PEYER, 1931

Челюстное сочленение расположено примерно на уровне затылочного. Зубы на сошниковых, небных и крыловидных костях одифридные и образуют общий ряд, параллельный челюстному. Позвонки глубокоамфицельные, полые внутри; остистые отростки очень низкие и идут по всей длине позвонка. Длина среднего шейного позвонка в 3—5 раз превы-

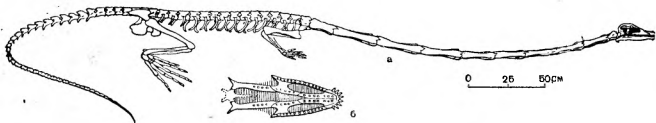


Рис. 471. *Tanystrophaeus conspicuus* Meyer:

а — реконструкция; б — череп сбоку. Ср. триас З. Европы (а — Peyer, 1931; б — Kuhn-Schwyder, 1947)

шает длину туловищного. Длинные кости конечностей полые. Плюсовая кость V пальца крючковидная. Ср. триас.

Tanystrophaeus H. Meyer, 1855 (= *Tribelosodon* Bassani, 1886; = *Pectenosaurus* Huene, 1902; = *Procerosaurus* Huene, 1902; ? = *Macroselosaurus* Münster, 1852). Тип рода — *Tanystrophaeus conspicuus* H. Meyer, 1855; ср. триас, Германия. Крупная ящерица (размером от 2 до 5 м). Зубы разделены широкими промежутками. Передние зубы удлинены; зубная кость в соответствующем месте утолщена. У более крупных особей все зубы конические, заостренные, загнутые назад; у более мелких особей задние зубы с тремя вершинками. Общее число зубов в предчелюстной кости не превышает восьми, из них три более крупные; на челюстной кости не более 15 зубов. Наружной крыловидной кости нет, небные кости не соприкасаются друг с другом по срединной линии. Длина шеи в 7—8 раз превышает длину головы; спинных позвонков 13, они несут длинные остистые отростки. Гемальные дуги с поперечной перекладиной у основания. Край седланиной кости сильно вогнуты. Задняя конечность примерно в полтора раза длиннее передней; плечевая и бедренная кости длиннее (соответственно) костей предплечья и голени. Брюшные ребра с крючковидными отростками (рис. 471). Четыре вида. Ср. триас З. Европы.

ПОДОТРЯД IGUANIA. ИГУАНООБРАЗНЫЕ

Широко адаптированные ящерицы. Череп высокий, обычно сжатый с боков. Черепные дуги полные. Предчелюстная (за исключением р. *Bavarisaurus*) и теменная кости непарные, заглазничные кости обычно большие, заднебные — маленькие или отсутствуют. Слезной кости обычно нет. Теменное отверстие (если имеется) расположено между лобной и теменной костями или даже в лобной. Эпип-

теригоид у многих редуцирован. Зубы простые, конические или тупые, сжатые с боков, с поперечно расширенными коронками; иногда зубы гетеродонтные — увеличенные в симфизной области. Типы прикрепления зубов различные: у некоторых зубы плевродонтные в верхней челюсти и плевроакродонтные — в нижней. Иногда зубы имеются на небных и крыловидных костях. Позвонки всегда процелые, с большими сочленовными мышцами. Тела позвонков сужающиеся, короткие или слегка удлинённые. Иногда имеются зигосфены и зигантры. Шесть шейных позвонков. Шейных ребер от двух до пяти. Парные конечности хорошо развиты. Кожные окостенения не всегда развиты, на теле отсутствуют. В. юра — ныне. Четыре семейства.

СЕМЕЙСТВО POLYGLYPHANODONTIDAE GILMORE, 1940

Крупные ящерицы с акро-текодонтными зубами, более или менее расширенными поперечно, и с направленным назад отростком скуловой кости. Лобная и теменная кости парные, заднебная сохраняется. Теменное отверстие лежит на границе между лобными и теменными костями. Небных зубов нет. Нижняя челюсть массивная, с высоким венечным отростком. Меккелев желобок замкнут. Позвонки удлинённые, заостряющиеся кауд, часто с зигосфенами и зигантрами. Шейных ребер пять. Ключица прободенная; коракоид вырезан спереди. Тироидное отверстие большое. Брюшных ребер нет. В. мел.

По новым данным, этих ящериц следует отнести к сем. *Teiidae* (Hoffstetter, 1962).

Polyglyphanodon Gilmore, 1940. Тип рода — *P. sternbergi* Gilmore, 1940; в. мел. США (Юта). Длина до 0,5 м. Череп высокий, треугольный. Предчелюстная кость глубоко вклинивается между носовыми, челюстная широко соприкасается со слезной и переднебной. Предлобная и лобная кости скульптурированы. Имеется надвисочная кость. Небные кости

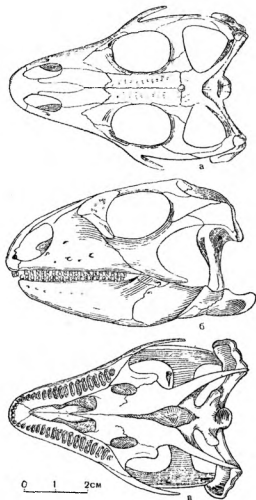


Рис. 472. *Polyglyptodon sternbergi* Gilmore.
Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу. В.
мел США (Gilmore, 1942)

соприкасаются по средней линии. Засочленованный отросток длинный, предсочленовная и сочленовная кости сливаются. Зубы гетеродонтные, передние семь-восемь — конические, остальные резко расширены и несут острый поперечный гребень. На предчелюстной кости три зуба, на челюстной — 18, в нижней челюсти — 19. Спинных позвонков 23, хвостовых — около 50. Есть зигосфены и зигантры. Мышечки позвонков широкие; между шейными позвонками сохраняются свободные интерцентры. Лопатка сращена с коракондом; ключица изогнутая; межключица прободенная. Верхний край подлодной кости прямоугольный (рис. 472). Один вид. В. мел США.

Paraglyptodon Gilmore, 1940; ? *Chamops* Marsh, 1892 — оба из в. мела США.

Насекомоядные, реже растительноядные наземные древесные и полуводные животные. Лобная кость непарная. Сохраняется маленькая заднелобная кость. Надвисочная кость иногда сливается с чешуйчатой. Зубы на крыловидных костях обычны, реже они развиты и на небных костях. Теменное отверстие расположено между лобной и теменной костями или в последней. Пластинчатая кость хорошо развита. Меккелев желобок почти закрытый. Угловая кость сильно развита на наружной поверхности черепа. Зубы плевродонтные, обычно конические или цилиндрические, с полыми основаниями. Коронки зубов иногда сжатые и зубчатые. Тела позвонков короткие, сужающиеся кпереди. Иногда развиты зигосфены и зигантры. Обычно развиты два-три шейных ребра. Грудина прободенная; межключица Т-образная или якоревобразная. В плечевом поясе, вдоль переднего края лопатки и кораконда, четыре отверстия, замкнутые хрящом. Ключица обычно простая, нерасширенная. У многих хорошо развиты брюшные ребра. На черепе иногда развиваются кожные окостенения. Наиболее примитивная группа современных ящеров. В. юра — ныне. В ископаемом состоянии около 15 родов.

? *Bavarisaurus* Hoffstetter, 1953; в. юра З. Европы. *Contiasaurus* Owen, 1850 (= *Contasaurus* Owen, 1851); в. мел З. Европы. *Iguanavus* Marsh, 1872; в. мел — эоцен С. Америки. *Parasauromalus* Gilmore, 1928; палеоцен З. Европы, эоцен С. Америки. *Geiseltaliellus* Kuhn, 1944; *Iguanosaureus* Kuhn, 1958 (= *Iguanosaureus* Kuhn, 1948) — оба из эоцена З. Европы. *Paradipsosaurus* Fries, Hibbard, Dunkle, 1955; эоцен (? олигоцен) Мексики. *Aciprion* Cope, 1873; олигоцен С. Америки. *Erichosaurus* Ameghino, 1899; миоцен Ю. Америки. *Tetralophosaurus* Olson, 1937; миоцен С. Америки. *Crotaphytus* Holbrook, 1842 (= *Gambelia* Baird, 1859); плиоцен (?) С. Америки; современный, Ю.-З. и С. Америка. *Leiosaurus* Duméril et Bibron, 1837 (= *Diplolaemus* Bell, 1843; = *Pristidactylus* Fitzinger, 1843; = *Liosaurus* Agassiz, 1846; = *Apropristis* Perassa, 1897); плиоцен — ныне, Ю. Америка. *Sceloporus* Wiegmann, 1828 (= *Tropidolepis* Cuvier, 1817; = *Lopherpes* Rafinesque, 1832; = *Sclerophorus* Gray, 1840; = *Lysophytichus* Cope, 1888); *Cylcura* Harlan, 1828 (= *Cyclura* Cuvier, 1829; = *Metopoceros* Wagler, 1830; = *Aloponotus* Duméril et Bibron, 1837; = *Andalopnotus* Bibron, 1841); плиоцен — ныне, С. Америка. *Iguana* Laurenti, 1768 (= *Iguanina* Gray, 1825; = *Hypsilophus*

Wagler, 1830; = *Prionodus* Wagler, 1833); плейстоцен Вест-Индии; современный, С. и Ю. Америка. *Phrynosoma* Wiegmann, 1828 (= *Tapaja* Oken, 1816; = *Tapaja* Oken, 1816; = *Tapayia* Oken, 1817; = *Tapayia* Gray, 1825; = *Tapayia* Fitzinger, 1826; = *Chamoelopsis* Gray, 1830; = *Batrachosoma* Fitzinger, 1843; = *Tropidogaster* Fitzinger, 1843; = *Anota* Hallowell, 1852; = *Doliosaurus* Girard, 1858; = *Eumecoides* Taylor, 1941); плиоцен — ныне, С. Америка.

СЕМЕЙСТВО AGAMIDAE GRAY, 1827

Череп обычно широкий, с короткой лицевой частью. Лобная кость непарная, заднелобная обычно утрачена. Челюстная кость разрастается назад, замещая скуловую кость под

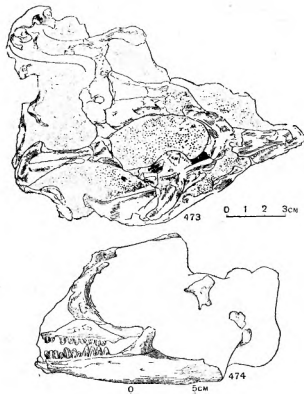


Рис. 473. *Macrocephalosaurus ferrugineus* Gilmore.

Фрагмент черепа сверху. В. мел. Монголия (Gilmore, 1943)

Рис. 474. *Conicodontosaurus djadochtensis* Gilmore.

Фрагмент черепа сбоку. В. мел. Монголия (Gilmore, 1943)

глазницами. Теменное отверстие иногда отсутствует. Пластинчатая кость маленькая или отсутствует. Зубы акродонтные, обычно гетеродонтные; небных зубов нет. Тела позвонков удлиненные. Гипоцентры шейных позвонков прирастают сзади к телам впереди лежащих

позвонков и образуют их гипофизы. Межключица обычно небольшая, Т-образная; ключица рудиментарная. В плечевом поясе обычно два отверстия. Кожных оскотенений нет. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии до пяти родов.

Macrocephalosaurus Gilmore, 1943. Тип рода — *M. ferrugineus* Gilmore, 1943; в. мел (джалдохта), Монголия (Шабарак-Усу). Лобные кости нескульптированные. Теменное отверстие в теменной кости. Скуловая кость с большим, направленным назад отростком. Глазницы большие, овальные. Передние зубы челюстной кости сильно увеличенные, с плоскими коронками (рис. 473). Один вид.

Conicodontosaurus Gilmore, 1943; Тип рода — *C. djadochtensis* Gilmore, 1943; в. мел (джалдохта), Монголия (Шабарак-Усу). Заднелобная и заглазничная кости имеются, последняя участвует в ограничении глазниц. Зубы тесно расположенные, конические, с тупо оканчивающимися вершинками. Внутренние стороны зубов вздуты. Коракоид высокий и без переднего отростка на наружной стороне (рис. 474). Один вид.

Agama Daudin, 1802 (= *Trapelus* Cuvier, 1817; = *Trapelus* Oken, 1817; = *Tapelus* Gray, 1825; = *Stellio* Wagler, 1828; = *Cyclosaurus* Wagler, 1833; = *Acanthocercus* Fitzinger, 1943; = *Eremioplanis* Fitzinger, 1843; = *Phrynospis* Fitzinger, 1843; = *Planodes* Fitzinger, 1843; = *Podorrhoa* Fitzinger, 1843; = *Psammorrhhoa* Fitzinger, 1843; = *Pseudotrappelus* Fitzinger, 1843; *Tapaya* Fitzinger, 1843; = *Trapeloidis* Fitzinger, 1843; = *Isodactylus* Gray, 1845; = *Laudakia* Gray, 1845; = *Brachysaura* Blyth, 1856; = *Barycephalus* Gunther, 1860; = *Plocoderma* Blyth, 1854; = *Xenagama* Boulenger, 1895); эоцен 3. Европы; современный, Ю.-В. Европа, Ю.-З. Азия и Африка. *Palaeochoameleo* de Stefano, 1903; эоцен 3. Европы. *Clamydosaurus* Gray, 1825 (= *Chlamydosaurus* Gray, 1827); плейстоцен — ныне, Австралия.

СЕМЕЙСТВО ARRETOSAURIDAE GILMORE, 1943

Глазницы и верхние височные ямы маленькие. Скуловая кость высокая, без заднего отростка. Эпиптеригоиды имеются. Ключицы простые, прободенные. Коракоид с двумя вырезками. Лопатка без прескпулярного отростка. Зубы простые, конические, плевродонтные в верхней челюсти и плевроакродонтные — в нижней. Интерцентры в шейной области

«рослись с телами позвонков. На черепе сильно развиты кожные окостенения. В. эоцен.

Arreosaurus Gilmore, 1943. Тип рода — *A. ornatus* Gilmore, 1943; в. эоцен, Монголия (Шара-Мурун). Череп низкий, широкий, скульптурированный. Скульптура кожных окостенений выражена многочисленными тупо-копечными выростами неправильных формы и размера. Нижняя челюсть слабая. По обеим сторонам ветви перед сочленовным мыщелком выступающие отростки. Последняя угловая кость длинная и тонкая. В верхней челюсти 15 зубов. Коронки округлые, с тупыми вершинками, отогнутыми внутрь. Зубы постепенно увеличиваются в размерах в переднем направлении. Шейных позвонков шесть. Туловищные

ПОДОТРЯД CHAMELEONIA.

ХАМЕЛЕОНЫ

(= Rhiptoglossa)

Специализированные древесные формы со сжатым с боков телом. Череп высокий и узкий, с короткой лицевой частью. Заглазничная и верхняя височная дуги полные. Предчелюстная, лобная и теменные кости непарные. Надвисочная кость сохраняется, верхняя крыловидная редуцирована или утрачена. Теменное отверстие имеется. Пластинчатая кость редуцирована или утрачена. Зубы акродонтные; небных зубов нет. Подъязычный аппарат не более чем с двумя жаберными дугами. Позвонки прочелые, удлиненные; мыщелки крупные. Шейных позвонков три; шейных ребер нет. Парные конечности хорошо развиты. Плечевой пояс и грудина без отверстий. Костных чешуй нет. В. мел — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО CHAMELEONTIDAE GRAY, 1825

Череп треугольный, покрытый в щечной области костными выростами; на теменной кости обычно развит сагиттальный гребень; теменное отверстие мало и расположено в лобной кости. Имеется пара фонтанелей, ограниченных носовой, предлобной и лобной костями. Предлобная кость разрастается вперед, отсечная носовую от края ноздри; позади предлобная кость может достигать заглазничной. Заднелобной кости нет. Сошник непарный и отделен от предчелюстной кости отростками челюстных костей. Крыловидная кость сзади свободна, не достигает квадратной кости. Предчелюстная кость лишена зубов. Засочленовного отростка нет. Хвост цепкий; парные конечности хватательные и расположены в сагиттальной плоскости; в кисти I—III пальцы противопоставлены IV и V, в стопе I и II противопоставлены III—V. Ключицы редуцированы; межключица утрачена. Брюшные ребра хорошо развиты. Язык выдвижной. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии два рода.

Mimeosaurus Gilmore, 1943. Тип рода — *M. crassus* Gilmore, 1943; в. мел, Монголия (Шабарак-Усу). Известен по верхнечелюстной кости, достигающей 11 мм в длину. Форма кости прямоугольная; отросток от сочленения с переднелобной и носовой костями отходит близ ее переднего конца. Верхний край кости снабжен округлыми выростами. Зубы сжатые с боков, тесно посаженные, передние два увеличены; общее число зубов в верхнечелюстной кости достигает 12 (рис. 476). Один вид.

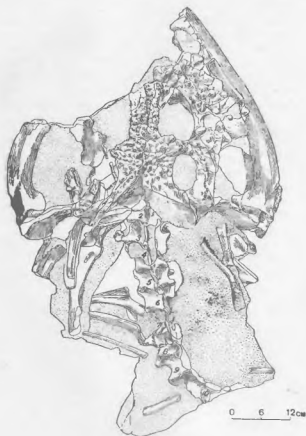


Рис. 475. *Arreosaurus ornatus* Gilmore.
Фрагмент скелета сверху. В. мел. Монголия
(Gilmore, 1943)

позвонки квадратных очертаний и лишены вентральных килей. Перед сочленовными мыщелками — слабые сужения. На вентральной стороне туловища — кожные окостенения (рис. 475). Один вид.

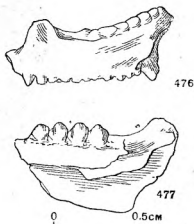


Рис. 476. *Mimosaurus crassus* Gilmore.
Верхнечелюстная кость (x4). В. мел.
Монголии (Gilmore, 1943)

Рис. 477. *Tinosaurus asiaticum* Gilmore.
Фрагмент нижней челюсти. Эоцен Мон-
голии (Gilmore, 1943)

Tinosaurus Marsh, 1872. Тип рода — *T. stenodon* Marsh, 1872; ср. эоцен, США (Вайоминг). Известен по фрагментам нижней челюсти, достигающей в длину 15 мм. Симфиз нижней челюсти слабый. Меккелев желобок очень крупный. По наружному краю челюсти между зубами проходят бороздки, в которые входят коронки верхнечелюстных зубов. Зубы короткие, сжатые с боков, увеличивающиеся кзади; по крайней мере задние зубы трехзубчатые; общее число зубов в нижней челюсти достигает 10 (рис. 477). Два-три вида. Эоцен США и Монголии.

Иногда этот род относят к сем. Agamidae.

ПОДОТРЯД ГЕKKOTA. ГЕKKOНЫ

(= Nyctisauria)

Череп короткий; верхняя височная и глазничная дуги обычно утрачены или редуцированы, лишь как исключение сохраняются чешуйчатая кость и верхняя височная дуга. Предчелюстная кость и кости крышки черепа иногда остаются парными. Надвисочная кость обычно сохраняется. Слезной кости, как правило, нет. Глазничная кость утрачена. Наружная крыловидная кость обычно редуцирована. Крыловидная кость часто соприкасается с челюстной. Базитеригонидные отростки в большинстве случаев соединены с основной затылочной костью костными пластинками. Темежное отверстие обычно утрачено. Число костей ниж-

ней челюсти уменьшено до пяти — трех срастанием угловой кости с окружающими элементами. Зубы плевродонтные как исключение субтекодонтные; небных зубов нет. В подязычном аппарате сохраняется до трех жаберных дуг. Позвонки амфицельные или процельные, часто со свободными интерцентрами; тела позвонков укороченные, сжатые посредине; на их вентральной поверхности обычно имеются парные отверстия. Шейных позвонков шесть, шейных ребер не более четырех. Парные конечности почти всегда хорошо развиты. Грудина без отверстий, обычно имеются дополнительные тазовые кости (*ossa hiposchia*). Костных чешуй обычно нет. Эндолимфатический проток часто образует выросты, направленные назад вдоль позвоночного столба. В. юра — ныне. Четыре семейства: Ardeosauridae, Gekkonidae, Uroplatidae, Pygopodidae. Последние два в ископаемом состоянии не известны.

СЕМЕЙСТВО ARDEOSAURIDAE CAMP, 1923

Чешуйчатая кость сохраняется, и верхняя височная дуга полная. Скуловая кость хорошо развита, но заглазничная дуга, по-видимому, неполная. Предчелюстная кость парная, теменная — непарная; носовая и лобная кости обычно парные. Слезная кость, как правило,

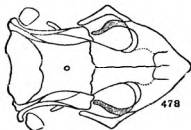


Рис. 478. *Ardeosaurus brevipes* (Meyer).
Череп сверху (x3). В. юра 3. Европы (Camp, 1923)

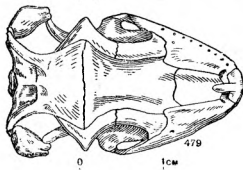


Рис. 479. *Macrophelsuma guentheri* Boulenger.
Череп сверху. Плейстоцен Мексикенских о-вов
(Hoffstetter, 1955)

сохраняется. Наружная крыловидная кость хорошо развита. Надвисочная кость имеется. Темненное отверстие сохраняется. Позвонки амфицельные, как исключение — прочельные. Парные конечности хорошо развиты. В. юра. Положение семейства в системе строго не установлено.

Ardeosaurus H. Meyer, 1860. Тип рода — *Homoeosaurus brevipes* H. Meyer, 1885; в. юра, Германия. Небольшая ящерца длиной около 15 см. Череп расширенный в глазничной области; морда заостренная, иногда округлая. Носовая и лобная кости иногда срастаются; заглазничная дуга почти полная; свободной слезной кости, по-видимому, нет. Челюстная кость высокая и достигает переднелобной кости. Небные зубы широко раздвинуты. Челюстное сочленение примерно на уровне затылочного. Зубы тонкие, острые, слегка изогнутые назад; число их в каждой челюсти достигает 30. Позвонки амфицельные; спинных позвонков 17—24; остистые отростки низкие. Ключица расширена вентрально. По-видимому, имелась способность к автотомии хвоста (рис. 478). Два вида. В. юра. З. Европы.

Yabeinosaurus Endo et Shikama, 1940;? *Changisaurus* Young, 1959 — оба из в. юры Китая.

СЕМЕЙСТВО GEKKONIDAE GRAY, 1825

Верхняя височная и заглазничная дуги утрачены. Скуловая кость редуцирована. Предчелюстная, носовая и теменная кости обычно остаются парными, лобная кость почти всегда непарная. Надвисочной кости нет, слезной кости — тоже. Наружная крыловидная кость редуцирована. Небные кости широко раздвинуты; сошник непарный, почти не связанный с небными костями. Лобные кости образуют нисходящие отростки, охватывающие с боков обонятельные доли. Меккелев желобок между зубной и пластинчатой костями замкнут. Сочленовная, предсочленовная и надугловая кости срастаются с угловой. Подъязычная кость с двумя жаберными дугами, задняя из них обычно несколько редуцирована. Позвонки амфицельные или прочельные, с маленькими мышелками. Имеются свободные интерцентры. Шейных ребер три — пять пар. Парные конечности хорошо развиты. Ключица расширенная, прободенная, межключичная ромбовидная или крестообразная. Из четырех отверстий в плечевом поясе два верхних (в лопатке и вдоль шва лопатки с коракоидом) незамкнуты. Дополнительными тазовые кости (huroischia) развиты. Выросты эндолимфатического протока хорошо выражены. Эоцен — ныне. Три

подсемейства: Gekkoninae, Eublepharinae и Sphaerodactylinae. Последние в ископаемом состоянии не известны.

ПОДСЕМЕЙСТВО GEKKONINAE GRAY, 1825

Позвонки амфицельные. Теменные кости парные. Грудных ребер три-четыре пары. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии пять родов.

Paraprinosauros Gilmore, 1938; эоцен США. *Rhodanogekko* Hoffstetter, 1946; эоцен З. Европы. *Cadurcogekko* Hoffstetter, 1946; эоцен — олигоцен З. Европы. *Gerandogekko* Hoffstetter, 1946; миоцен З. Европы. *Aristelliger* Cooper, 1861 (= *Idiodactylus* Baccourt, 1874; = *Aristelligella* Noble et Klingel, 1932); плейстоцен Антильских о-вов; современный, С. Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО EUBLEPHARINAE BOULANGER, 1885

Позвонки прочельные. Теменная кость непарная. Плейстоцен — ныне. В ископаемом состоянии один род.

Macrophelsuma Hoffstetter, 1942. Тип рода — *Phelsuma guentheri* Boulenger, 1882; плейстоцен Маскаренских о-вов. Крупная форма с черепом длиной около 4 см. Предчелюстная, носовая и лобная кости непарные, предлобная и заднелобная — массивные и широко соприкасаются над верхним краем глазницы. Скуловой кости нет. Челюстная кость массивная и широко соприкасается с лобной. Лобная кость слегка сжата и сильно расширена кзади; ее длина примерно вдвое превышает длину носовой кости. Квадратная кость массивная, с выпуклым наружным краем. Челюстное сочленение расположено на уровне затылочного (рис. 479). Один вид.

ПОДОТРЯД SCINCOMORPHA. СЦИНКООБРАЗНЫЕ

Череп удлинненный, высокий. Верхняя височная и заглазничная дуги почти всегда полные; верхняя височная яма маленькая или облитерируется. Теменная кость непарная, лобная — обычно парная. Слезная кость мала или сливается с предлобной; надвисочная кость плохо развита, иногда отсутствует. Меккелев желобок закрытый. Зубы обычно плевродонтные, цилиндрические или конические; замещающие зубы развиваются у основания функционирующих. Позвонки прочельные, с хорошо развитыми мышелками. Гемальные дуги расположены между телами позвонков или несколько смещены назад. Обычно способны к автотомии

хвоста. Межключица Т-образная. Ключица, как правило, расширенная, прободенная, реже редуцируется. В плечевом поясе обычно два отверстия, замкнутые хрящом — вдоль шва лопатки с коракоидом и в коракоиде. Парные конечности у роющих форм редуцируются. Обычно развиты костные чешуйки. В юра — ныне. Три надсемейства.

НАДСЕМЕЙСТВО XANTUSIOIDEA

Череп широкий, верхние височные ямы обычно облитерируются. Предчелюстная кость непарная. Лобная и теменная кости обычно парные, а теменного отверстия нет. Заднелобная и заглазничная кости иногда сливаются. Базиптеригиодные отростки соединены с основанием черепа костными пластинками. Третья жаберная дуга почти полная. Позвонки с маленькими мышелками и самостоятельными интерцентрами; тела позвонков обычно короткие, квадратные снизу, к автономии хвоста не способны. Парные конечности хорошо развиты. Кожные окостенения встречаются только на голове. В юра — ныне. Два семейства. Иногда эту группу относят к Gekkota (Hofstetter, 1962).

СЕМЕЙСТВО EICHSTÄTTISAUROIDAE KUHN, 1958 (= Broilosauridae Hofstetter, 1953)

Верхние височные ямы хорошо выражены. Лобная и теменная кости непарные; теменное отверстие сохраняется. В юра. Положение в системе не ясно.

Eichstättisaurus Kuhn, 1958 (= *Broilosaur* Hofstetter, 1953); в юра 3. Европы (Германия).

СЕМЕЙСТВО XANTUSIDAE BAIRD, 1858

Верхняя височная яма облитерируется. Лобная и теменная кости парные. Теменного отверстия нет. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии два рода.

Palaeoxantusia Hecht, 1956; эоцен CIIIA. *Lepidophyma* Duméril, 1851 (= *Poriodogaster* Smith, 1863; = *Akleistops* Müller, 1878; = *Impensodens* Langebartel, 1953); плейстоцен — ныне, Центр. Америка.

НАДСЕМЕЙСТВО SCINCOIDEA

Верхняя височная и заглазничная дуги обычно полные, но верхняя височная яма в той или иной степени перекрывается; в редких случаях (сем. Dibamidae) черепные дуги редуцируются и надвисочная, чешуйчатая, заглазничная и скуловая кости исчезают. У многих зме-

евидных роющих форм межглазничная перегородка редуцируется. Зубы маленькие, конические, часто с округлыми или уплощенными коронками. Позвонки с большими мышелками, интерцентров нет. Конечности обычно короткие, иногда редуцированные. Кожные окостенения, как правило, хорошо развиты. Эоцен — ныне. Четыре семейства: Scincidae, Anelytropidae, Feyliniidae и Dibamidae. В ископаемом состоянии встречаются только Scincidae.

Роющие Dibamidae, утратившие парные конечности и черепные дуги, резко отличаются от остальных Scincoidea, и их иногда сближают с сем. Pygopodidae.

СЕМЕЙСТВО SCINCAE CRAY, 1825

Носовые кости парные, лобные иногда сливаются. Верхняя височная дуга всегда полная, заглазничная иногда утрачена. Эпиптеригиод хорошо развит. Способны к аутотомии хвоста. Парные конечности развиты, но часто редуцированы; число пальцев может уменьшаться до двух. Эоцен — ныне. Еще не описанные остатки известны из в. мела CIIIA. В ископаемом состоянии шесть родов.

Ablepharus Fitzinger, 1823 (= *Ablepharis* Cocteau, 1823; = *Lerista* Bell, 1833; = *Cryptoblepharus* Cocteau, 1837; = *Cryptoblepharus* Wiegmann, 1834; = *Petia* Gray, 1839; = *Microblepharus* Fitzinger, 1843; = *Menetia* Gray, 1845; = *Miculia* Gray, 1845; = *Morethia* Gray, 1845; = *Ophiopsis* Fitzinger, 1843; = *Blepharosteres* Stolička, 1872; = *Phaneropsis* Fischer, 1881; = *Phaneropus* Smith, 1935). Тип рода — *Ablepharus pannonicus* Fitzinger, 1823; современный Ю.-В. Европа. Мелкие ящерицы (длиной до 10 см). Сошник непарный. Небные кости соприкасаются или несколько перекрывают друг друга посредине. Небных зубов нет. Более 30 современных видов в Африке, Ю.-В. Европе, Ю.-З. и Ср. Азии, Индии, Австралии и Полинезии. В ископаемом состоянии указаны для плейстоцена Рудного Алтая.

Capitolaerta Kuhn, 1944; эоцен Германии. *Eumeces* Wiegmann, 1834 (= *Plesiodon* Duméril et Bibron, 1839; = *Eumeces* Gray, 1840; = *Paricela* Fitzinger, 1843; = *Plestodon* Fitzinger, 1843; = *Cyprius* Gray, 1845; = *Plistodon* Agassiz, 1846; = *Lamprosaurus* Hallowell, 1852; = *Eurylepis* Blyth, 1854; = *Plestiodontoides* Giglioli, 1874; = *Platypholis* Dugès, 1891); плиоцен CIIIA; современный, Ю.-В. Европа, С. Африка, Ю.-З. Азия, С. и Центр. Америка. *Didosaurus* Günther, 1877; плейстоцен и субфоссильный, Маскаренские о-ва. *Thyrus* Gray, 1845; плейстоцен — ныне, Маскаренские о-ва.

НАДСЕМЕЙСТВО LACERTOIDEA

Верхняя височная и заглазничная дуги всегда полные, но верхняя височная яма может перекрываться разросшейся заднелобной костью. Заднелобная и заглазничная кости часто срастаются. Слезная кость почти всегда самостоятельная. Зубы часто двух- или трехвершинные. Позвонки с большими мыщелками; интерцентров нет; у многих развиваются зигосферы и зигантры. Парные конечности обычно хорошо развиты. Кожные окостенения плохо развиты, часто отсутствуют. Эоцен — ныне. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО LACERTIDAE FITZINGER, 1826.

ЯЩЕРИЦЫ

Верхняя височная яма часто редуцируется и перекрывается заднелобной костью. Заглазничная кость обычно сливается с заднелобной. Слезная кость сохраняется; надвисочная кость маленькая. Межптеригонидные ямы узкие; небные кости полностью соприкасаются друг с другом по срединной линии. Лобная кость иногда парная, теменная — непарная, с теменным отверстием. Зубная кость сравнительно короткая. Зубы двух- или трехвершинные, обычно развиты и на крыловидных костях. Тело никогда не бывает сильно удлинненным, парные конечности всегда хорошо развиты. В коракоиде лишь одна вырезка. Костные чешуи развиты только на голове. Эоцен (? в. юра) — ныне. В ископаемом состоянии несколько родов.

Lacerta Linnaeus, 1758 (= *Lacertus* Leclépède, 1788; = *Seps* Rafinesque, 1814; = *Sepsia* Rafinesque, 1814; = *Podarcis* Wagler, 1830; = *Zootoca* Wagler, 1830; = *Padarcus* Wiegmann, 1834; = *Thimon* Tschudi, 1836; = *Teira* Gray, 1838; = *Acranthos* Swainson, 1839; = *Alsodromus* Fitzinger, 1843; = *Chrysolamprus* Fitzinger, 1843; = *Elaphropus* Fitzinger, 1843; = *Phenax* Fitzinger, 1843; = *Scelarcis* Fitzinger, 1843; = *Thermophilus* Fitzinger, 1843; = *Thelia* Gray, 1845; = *Atropis* Glücselig, 1851; = *Agetosaura* Cistl, 1868; = *Thalestria* Gisl, 1868; = *Tritonopsis* Gisl, 1868; = *Centromastix* Boulenger, 1916; = *Callolia* Boulenger, 1916). Тип рода — *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758; современный, Европа. Верхняя височная яма перекрыта заднелобной костью. Предчелюстная кость несет по четыре зуба с каждой стороны, крыловидные кости 6—12 мелких конических зубов. По верхнему краю глазницы развиты дополнительные кожные надглазничные кости, расположенные двумя рядами: верхним — из трех-четырех крупных костей и нижним — из

более многочисленных мелких косточек. Ребра седьмого и восьмого позвонков не достигают грудины (рис. 480). До 40 видов. Современные, Европа, С. и Ю.-З. Азия, С. Африка. В ископаемом состоянии известны по немногим фрагментам из эоцена Франции и плиоцена Польши и Украины.

? *Palacolacerta* Cocude-Michel, 1961; в. юра Германии. *Eolacerta* Noth, 1940; эоцен Германии. *Plesiolaacerta* Hoffstetter, 1942; эоцен Франции. *Dracaenosaurus* Pomel, 1846 (= *Cadurcosaurus* Filhol, 1882); *Pseudeumeces* Hoffstetter, 1944 — оба из эоцена или олигоцена Франции. *Acanthodactylus* Wiegmann, 1834

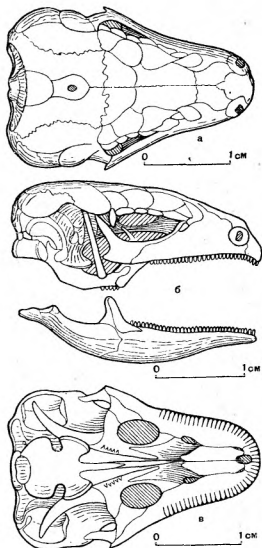


Рис. 480. *Lacerta agilis* Linnaeus.
Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу. Современный, Европа (Беляев, 1947)

(= *Ida* Gray, 1838; = *Chorodromus* Fitzinger, 1843; = *Ctenodactylus* Fitzinger, 1843; = *Photopholis* Fitzinger, 1843; = *Psammodranis* Fitzinger, 1843); плейстоцен — ныне, 3. Европа; современный, Ю.-З. Азия, С. Африка. Остатки ящерницы, описанной из балтийского янтаря, оказались принадлежащими современному роду *Nucras* Gray, 1845, искусственно заделанными в кусок копальной смолы (Loveridge, 1942).

СЕМЕЙСТВО GERRHOSAURIDAE FITZINGER, 1843

(= *Zonuridae* Gray, 1837 + *Cordylidae* Mertens, 1937)

Верхняя височная яма более или менее полно перекрывается окружающими костями. Заднелобная кость мала или отсутствует, надвисочная — редуцирована. Над глазами двойной ряд дополнительных кожных косточек. Зубы конические, плевродонтные. Парные конечности иногда редуцированы. В коракоиде два отверстия. Костные чешуи часто развиты не только на голове, но и на теле. В. юра — ныне. В ископаемом состоянии два рода.

Macellodus Owen, 1855 (= *Saurillus* Owen, 1855; = *Macellodon* Owen, 1855); в. юра Англия. *Pseudolacerta* Stefano, 1903; эоцен Франции.

СЕМЕЙСТВО TEIIDAE GRAY, 1827.

Височная яма широко открыта сверху. Заднелобная кость мала и иногда сливается с глазничной. Надвисочная кость хорошо развита. Слезная кость есть. Теменного отверстия нет. Иногда имеются дополнительные надглазничные кости. Зубы субкорондные, конические, двух- или трехвершинные, иногда пригнутые. Парные конечности часто редуцированы. В коракоиде два отверстия. Костных чешуй нет. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии пять родов.

Alethesaurus Gilmore, 1928; *Lanceosaurus* Gilmore, 1928 — оба из в. мела США. *Tupinambis* Daudin, 1802 (= *Monitor* Blainville, 1816; = *Tutor* Goldfuss, 1820; = *Exypnestes* Kaup, 1826; = *Teguixin* Gray, 1830; = *Cynnogomphus* Wagler, 1833; = *Exypnistes* Kaup, 1836; = *Salvator* Duméril et Bibron, 1839; = *Expreustes* Agassiz, 1845); олигоцен — ныне, Ю. Америка; современный, Вест-Индия. *Dracaena* Daudin 1802 (= *Ada* Gray, 1825; *Thoricis* Wagler, 1830; = *Thorectes* Agassiz, 1847); миоцен — ныне, Ю. Америка. *Cnemidophorus* Wagler, 1830; (= *Pachylobranchus* Wagler, 1833; = *Aspidoscelis* Fitzinger, 1843; = *Verticaria* Cope, 1869); миоцен С. Америки, современный, С. и Ю. Америка.

ПОДОТРЯД ANGUINOMORPHA. ВЕРЕТЕННИЦЕОБРАЗНЫЕ

(= *Diploglossa*)

Череп обычно несколько удлинённый и узкий. По крайней мере одна из черепных дуг хорошо развита; верхняя височная дуга обычно, а заглазничная почти всегда бывает полной. Изредка чешуйчатая кость прилежит к теменной и верхняя височная яма облитерируется, чаще ее перекрывают кожные окостенения. Предчелюстная и теменная кости непарные, часто бывает непарной и лобная кость. Восходящий отросток предчелюстной кости вклинивается между носовыми. Заглазничная кость часто сростается с заднелобной и никогда не образует края глазницы. Имеется слезная кость. Надвисочная кость обычно сохраняется. Лобная кость с нисходящим отростком. Теменное отверстие, как правило, сохраняется. Верхняя затылочная кость без переднего отростка, сочленяющегося с теменной костью. Межптеригионные ямы длинные и впереди достигают сошника. Якобсонов орган полностью прикрыт septomaxillare. Нижняя челюсть с самостоятельной угловой и очень длинной пластинчатой костью; меккелов желобок впереди пластинчатой кости не замкнут. Зубы плевродонтные, как исключение — протекодонтные, с альтернативным замещением (замещающий зуб образуется позади и внутри от функционирующего). Часто развиты небные зубы. Подъязычная кость лишь с одной жаберной дугой, ceratobranchiale II всегда отсутствует. Позвонки прочельные; шейных позвонков 6—13 и более; гемальные дуги обычно сидят на телах позвонков и часто сростаются с последними. Парные конечности часто редуцированы, иногда преобразованы в лапы. Грудина непрободенная, ключица непрободенная и нерасширенная. Язык подразделен на переднюю подвижную и развиленную на конце и на заднюю неподвижную и эластичную части. В. юра — ныне. Три надсемейства.

НАДСЕМЕЙСТВО ANGUINOIDEA

Череп сравнительно короткий. Ноздря не достигает лобной кости. Заглазничная дуга всегда полная, верхняя височная изредка утрачивается; как исключение чешуйчатая кость прилежит к теменной и верхняя височная яма облитерируется. Заднелобная и заглазничная кости обычно самостоятельные. Теменная кость широкая, иногда без теменного отверстия. Нисходящие отростки лобной кости окружают обонятельные доли головного мозга с боков, но не смыкаются под ними. Самостоятельного

отверстия для якобсонова органа нет. Сочленения челюстной кости с небной и наружной крыловидной не соприкасаются друг с другом. Сочленовная, предсочленовная и надугловая кости часто срастаются. Иногда сохраняется *epibranchiale* II. Тела позвонков не сужены посередине. Шейных позвонков шесть, шейных ребер три пары. Способны к автотомии хвоста; хвостовые позвонки разделены надвое поперечной соединительнотканной перегородкой. Парные конечности часто редуцируются, если же развиты, то никогда не бывают устроены по типу лап. В плечевом поясе два отверстия, замкнутых хрящом: вдоль шва лопатки с коракондом и в кораконде. Межключица Т-образная. Кожные окостенения обычно хорошо развиты. В. юра — ныне. Четыре семейства: *Euposauridae*, *Anguinidae*, *Xenosauridae* и *Apiellidae*. Последние в ископаемом состоянии не известны. Положение в системе сем. *Euposauridae* не ясно.

СЕМЕЙСТВО EUPOSAURIDAE CAMP, 1923

Верхняя височная яма широко открыта. Ключицы не расширены. Зубы акродонитные. В. юра.

Euposaurus Gervais, 1871; в. юра Франции.

СЕМЕЙСТВО ANGUINIDAE GRAY, 1825.

ВЕРЕТЕННИЦЫ

Височная дуга всегда полная, но верхняя височная яма может перекрываться кожными костями. Заглазничная кость широко ограничивает край нижней височной вырезки. Лобные кости и как исключение теменные могут быть парными. Теменное отверстие мало, иногда отсутствует. Зубы очень изменчивы по строению. Они могут быть простыми коническими, уплощенными или редко посаженными, простроенными наподобие клыков. Сохраняется *epibranchiale* II. Гемальные дуги иногда сохраняют межпозвонковое положение. Парные конечности часто редуцированы. Кожные окостенения («остеодермы») хорошо развиты и покрывают крышу черепа. В. мел (? в. юра) — ныне. Три подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО GLYPTOSAURINAE MARSH,

1872

(= *Placosaurinae* Cope, 1877)

Голова покрыта полигональными, неправильно расположенными кожными окостенениями, перекрывающимися височную яму; поверхность кожных окостенений зернистая. Лобная кость непарная. Зубы тупые, сжатые с боков. Гемальные дуги сидят на телах позвонков, но не срастаются с ними. Парные

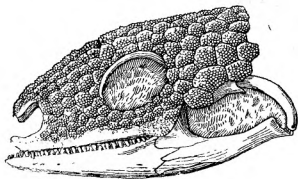


Рис. 481. *Glyptosaurus giganteus* Gilmore.

Череп сбоку (x74). Эоцен США (Hoffstetter, 1955)

конечности хорошо развиты. Костные чешуи очень толстые, прямоугольные; латерально они соединяются друг с другом швом, а спереди и сзади налегают друг на друга черепицеобразно. Спинной и брюшной панцири, образованные костными чешуями, разделены друг от друга боковой складкой кожи. Эоцен — олигоцен.

Glyptosaurus Marsh, 1871 (= *Helodermodes* Douglass, 1903). Тип рода — *Glyptosaurus sylvestris* Marsh, 1871; эоцен, США (Вайоминг). Крупные панцирные ящерцы (до 2 м). Носовая кость достигает предлобной. Скуловая кость прямоугольная, массивная и широко сочленяется с заднелобной. Заглазничная кость самостоятельная. Квадратная кость с хорошо развитой внутренней раковиной. Засочленовный отросток изогнут внутрь. Венечный отросток высокий. Число зубов в челюсти превышает 10; передние зубы более или менее заостренные, задние становятся тупыми и несут продольные гребни; небные зубы хорошо развиты. Передние позвонки укороченные, килеватые. Плечевая кость с эктэпикондильярным отверстием (рис. 481). Около 15 видов. Эоцен США, 3. Европы, Монголии; олигоцен США.

Placosauriops Kuhn, 1940; *Placosaurioides* Kuhn, 1940; *Placosaurus* Gervais, 1848 (= *Proiguana* Filhol, 1876; = *Necrosasypus* Filhol, 1894; = *Protrachysaurus* Stefano 1903; = *Loricotherium* Weigelt, 1929; = *Placotherium* Weigelt, 1920) — все из эоцена 3. Европы.

ПОДСЕМЕЙСТВО GERRHONOTINAE COPE, 1864

Голова покрыта правильно расположенными кожными щитками, перекрывающими височную яму; поверхность кожных окостенений зернистая. Лобная кость непарная; ее глазничный край вогнутый. Заднелобная кость обычно слита с заглазничной. Передний край небных

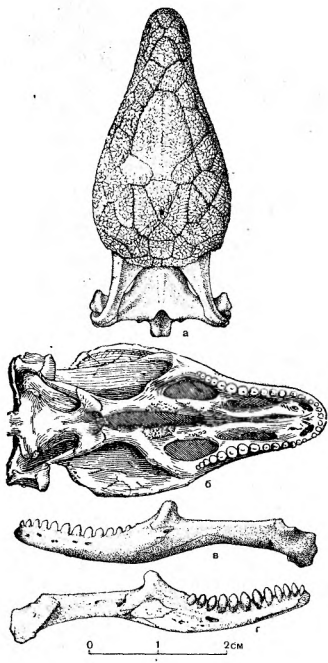


Рис. 482. *Ophisaurus apus* (Pallas).

Череп а — сверху, б — снизу, в — нижняя челюсть снаружи; г — нижняя челюсть изнутри. Современный, Европа

костей расположен позади заднего края сошника. Зубы острые, изогнутые или тупые, прямые. Обычно развиты и небные зубы. Гемальные отростки срастаются с телами позвонков. Наружные конечности часто редуцированы. Костные чешуи тонкие, прямоугольные; латерально они соединены друг с другом швом, а спереди и

сзади налегают одни на другие черепицеобразно. Спинной и брюшной панцири, образованные неподвижно соединенными костными чешуями, разделены друг от друга складкой кожи. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии восемь родов.

Ophisaurus Daudin, 1830 (= *Sheltopusik* Latreille, 1801; = *Proctopus* Fischer, 1813; = *Hyalinus* Merrem, 1820; = *Pseudopus* Merrem, 1820; = *Ophisaurus* Gray, 1825; = *Dopasia* Gray, 1853; = *Ophiseps* Blyth, 1853; = *Hyalosaurus* Günther, 1873). Тип рода — *Anguis apodus* Pallas, 1775; современный, Европа, Ср. и З. Азия. Крупная (длиной до 1 м) безногая ящерица. Челюстная кость широко соприкасается с предлобной. Заглазничная кость самостоятельная. Лобная кость иногда остается парной и прикрыта парным же лобным и маленьким заднелобным щитками. Теменная кость прикрыта: треугольным межтеменным, парным теменным и непарным заднетеменным щитками; последний имеет форму треугольника и соприкасается с теменными и межтеменным щитком. Засочленовый отросток нижней челюсти отогнут внутрь. Зубы острые и конические, реже тупые, уплощающиеся кзади. На небных и крыловидных костях один — три ряда зубов; иногда один ряд зубов развит и на сошнике. Позвонки заостряющиеся кпереди, с очень широким и скошенным вверх мышелком. Ребра с небольшими дорсальными отростками. Плечевой пояс исчезает, тазовый — рудиментарный, но сочленяющийся с двумя крестцовыми позвонками (рис. 482). Более 10 видов. Эоцен — ныне, Европа; современный, Азия, С. Африка, С. Америка.

В СССР известен из миоцена Молдавии и Украины и из четвертичных отложений Азербайджана.

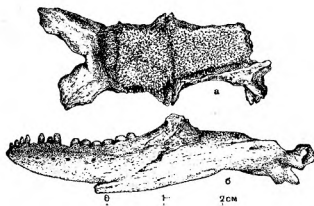


Рис. 483. *Propseudopus fraassi* Hilgendorff:

а — крыша черепа сверху; б — нижняя челюсть снаружи. Миоцен З. Европы (Hilgendorff, 1888)

Peltosaurus Cope, 1873; в. мел — олигоцен (? миоцен) С. Америки. *Ophipseudopus* Kuhn, 1940; *Ophisauriscus* Kuhn, 1940; *Parapseudopus* Kuhn, 1940 — все из эоцена З. Европы. *Melanosaurus* Gilmore, 1928; эоцен США, *Xestops* Cope, 1873; эоцен — олигоцен С. Америки. *Pseudopus* Hilgendorf, 1833 (рис. 483); миоцен З. Европы.

ПОДСЕМЕЙСТВО ANGUININAE GRAY, 1825
(= Anguininae + Diplotossinae)

Лобная кость парная, ее глазничный край прямой. Небная кость не заходит вперед за уровень заднего края сошника, (исключение — *Anguis*). Небных зубов нет. Челюстные зубы заостренные, конические или притупленные. Парные конечности у многих редуцированы. Костные чешуйки с округлыми краями, подвижно соединенные друг с другом и расположенные косыми рядами; кожной складки по бокам нет. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии два рода.

Dimetops Saurius Hecht, 1959; эоцен С. Америки. *Anguis* Linnaeus, 1758 (= *Anguinus* Rafinesque, 1815; = *Typhlus* Koch, 1828; = *Siguana*, Gray, 1830; = *Otophis* Wiegmann, 1834; = *Dorfia* Gray, 1839); миоцен (? эоцен) — ныне, З. Европа; современный, В. Европа, З. Азия, С. Америка.

ANGUINIDAE INCERTAE SEDIS

Isodontosaurus Gilmore, 1943. Тип рода — *I. gracilis* Gilmore; в. мел, Монголия (Шабрак-Усу). Описан по неполной нижней челюсти длиной около 1 см. Пластинчатая кость

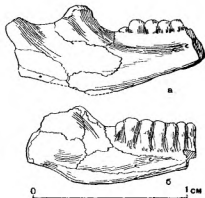


Рис. 484. *Isodontosaurus gracilis* Gilmore.
Нижняя челюсть: а — снаружи, б — изнутри. В. мел Монголия (Gilmore, 1943)

впереди явно не достигает симфиза, а позади идет примерно до уровня вершины веночного отростка. Веночный отросток низкий и толстый, со слегка развитым верхним концом. Зубы

гомодонтные, с расширенными в передне-заднем направлении коронками. В поперечном сечении коронки зубов треугольные; их задний край прикрывает снаружи переднюю часть следующего зуба. Общее число зубов достигает 10, задний из них редуцирован. У основания зубы пронизаны отверстием (рис. 484). Один вид. Мак Доуэлл и Болджер (Mc Dowell, Bogen, 1954) относят этот род к игуанам.

СЕМЕЙСТВО XENOSAURIDAE COPE, 1866

Височная дуга всегда полная, очень толстая. Кожные окостенения на черепе хорошо развиты, но не перекрывают височную яму. Скуловая кость очень широкая, шероховатая и широко ограничивает край нижней височной вырезки, почти достигая чешуйчатой кости. Заглазничная кость маленькая. Носовые кости почти полностью разделены восходящим отростком предчелюстной. Лобные кости образуют край глазницы. Кости крыши черепа шероховатые. Теменное отверстие имеется. Квадратная кость с очень сильно развитой внутренней раковиной. Небных зубов нет. Сохраняется только одна жаберная дуга. Хвост короткий, гемальные дуги прирастают к телам позвонков. Парные конечности всегда развиты. Кожные окостенения на туловище могут недоразвиваться. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии два рода.

Exostinus Cope, 1873 (= *Harpagosaurus* Gilmore, 1928); в. мел и олигоцен США. *Necrosaurus* Filhol, 1876 (= *Palaeosaurus* Filhol, 1873 = *Palaeosaurus* Filhol, 1877; = *Odontophis* Rochebrune, 1884; = *Melanosauroides* Kuhn, 1940); палеоэоцен и эоцен З. Европы.

Ромер (Romer, 1956) относит *Exostinus* к игуанам. Хоффштеттер (Hofstetter, 1955) выделяет род *Necrosaurus* в особое семейство в составе Varanoidea.

НАДСЕМЕЙСТВО HELODERMATOIDEA.
ЯДОЗУБЫ

Ангвиноморфы с коротким, широким черепом и бороздчатыми ядовитыми зубами. Височная дуга утрачена, хотя сохраняется рудиментарная чешуйчатая кость. Заглазничная дуга хорошо развита. Лобная кость парная; ее нисходящие отростки смыкаются под обонятельными долями мозга. Теменное отверстие нет. Ноздря удлиненная, достигающая лобной кости. Сочленения челюстной кости с небной и наружной крыловидной впадины прилегают друг к другу. Самостоятельного отверстия для яacobsova органа нет. Шов между зубной и надугловой костями более или менее верти-

кальный, пластинчатая кость идет назад не далее уровня переднего края венозного отростка, но широко соединяется с венозной костью; меккелев желобок открыт на значительном протяжении. Зубы идут назад не далее уровня переднего края глаз. Зубы длинные, заостренные, изогнутые назад и утолщенные у основания; помимо зубов предчелюстной кости, все они бороздчатые. Небных зубов нет. *Ceratobranchiale* II отсутствует. Тела позвонков не сжаты, поверхность позвонковых мыщелков скошена. Шейных позвонков восемь, шейных ребер три пары. Парные конечности хорошо развиты. Коракоид вырезанный по переднему краю, без отверстий. Костные чешуи хорошо развиты и срастаются с покровными костями крыши черепа. Эоцен (? в. мел) — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО HELODERMATIDAE WIEGMANN, 1829. ЯДОЗУБЫ

Эоцен (? в. мел) — ныне. В ископаемом состоянии два рода: *Eurhiodroma* Hoffstetter, 1958; эоцен и олигоцен 3. Европы. *Heloderma* Wiegmann, 1829 (= *Tachydernum* Gray, 1831; = *Centrosaurus* Fitzinger, 1843); олигоцен С. Америки; современный, Центр. Америка.

НАДСЕМЕЙСТВО VARANOIDEA (= Platynta)

Череп длинный и узкий. Ноздря щелевидная; позади она достигает лобной кости. Верхняя височная и заглазничная дуги полные; верхняя височная яма почти всегда открытая. Предчелюстная кость с длинным восходящим отростком, глубоко вклинивающимся в носовую кость; последняя обычно длинная, непарная, реже парная, маленькая. Заднелобная кость обычно срастается с заглазничной. Нисходящие отростки лобной кости смыкаются под обонятельными долями большого мозга. Надвисочная кость боковая. Челюстная кость короткая и отделена от небного отверстия наружной крыловидной. Отверстие яacobsonova органа обособлено от хоан. Зубная и пластинчатая кости отделены от задних костей нижней челюсти вертикальным швом; иногда передняя половина нижней челюсти становится подвижной относительно задней. Челюстные зубы немногочисленные, небные и крыловидные кости в большинстве случаев с продольным рядом зубов. *Epibranchiale* II обычно сохраняется. Тела позвонков короткие, часто сжатые посредине. Иногда развиваются зигосфены и зигантры. Мышечки позвонков очень большие, скошен-

ные. Число шейных позвонков увеличено (не менее девяти). Не способны к автогамии хвоста. Гемальные дуги срастаются с телами позвонков и расположены на специальных отростках. Парные конечности всегда хорошо развиты; у водных форм они становятся ластовидными, причем могут наблюдаться гиперфалангия и утрата когтей. Коракоид обычно с отверстиями. Костные чешуи развиты слабо или отсутствуют. В. юра — ныне. Пять семейств: *Varanidae*, *Aigialosauridae*, *Mosasauroidea*, *Dolichosauridae* и *Lanthanotidae*. Последние в ископаемом состоянии не известны.

СЕМЕЙСТВО VARANIDAE GRAY, 1827

Довольно крупные наземные и полуводные хищные ящерицы. Носовые кости сросшиеся и узкие, лобные — разделены, теменные — сросшиеся, с теменным отверстием. Скуловая кость иногда отделена от заглазничной узким промежуток. Венозная кость разрастается вперед на внешней стороне челюсти; угловая кость маленькая, более развитая на внешней стороне. Зубы плевродонные; задние челюстные зубы иногда с уплощенными верхними. Тела позвонков сжатые и образуют боковые отростки перед сочленовными мыщелками. Иногда позвонки со слабыми зигосфенами и зигантрами. Шейных позвонков девять. Коракоид обычно с двумя вырезками. Межключица якоревидная; ключицы слабые. Парные конечности неластовидные. Фаланговая формула: 2, 3, 4, 5, 3; пальцы с когтями. Три подсемейства. В. мел — ныне.

ПОДСЕМЕЙСТВО SANIWINAE CAMP, 1923

Предчелюстная кость редуцирована. Заглазничная и лобная кости не срастаются. Зубы многочисленные, конические. Крыловидные и небные кости с зубами. Тела позвонков удлиненные; сочленовные мыщелки слабо суженные. Туловищные позвонки со слабо развитыми зигосфенами и зигантрами. Коракоид с одной вырезкой. Несколько родов. В. мел — олигоцен.

Telmasaurus Gilmore, 1943. Тип рода — *T. grangeri* Gilmore, 1943; в. мел (джадохта), Монголия (Шабарак-Усу). Теменное отверстие расположено у заднего края теменной кости. Зубы остроконические, саблевидные, с расширенными основаниями и отогнутыми назад верхними. Тела позвонков широкие, конические, округлые с боков, со слабо выраженным вентральным килем. Сочленовные мыщелки овальные, расширенные поперечно (рис. 485). Один вид.

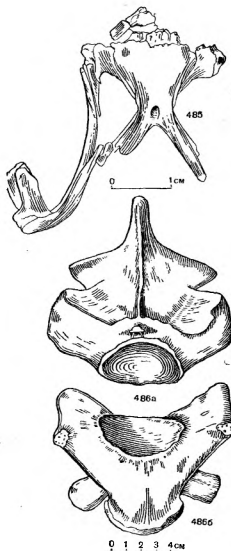


Рис. 485. *Telmasaurus grangeri* Gilmore.
Фрагмент черепа сверху. В. мел Монголии
(Gilmore, 1943)

Рис. 486. *Megalania prisca* Owen.
Туловищный позвонок: а — спереди; б —
сзади. Плиоцен Австралии (Hofstetter, 1955)

Chilingosaurus Young, 1961; в. мел Китая.
Palaeosaniwa Gilmore, 1928 (= *Megasaurus*
Gilmore, 1928); *Parasaniwa* Gilmore, 1928 —
оба из в. мела США. *Provaranosaurus* Gilmore,
1942; палеоцен США. *Saniwa* Leidy, 1870
(= *Saniwa* Marsh, 1871); эоцен — олигоцен
США.

ПОДСЕМЕЙСТВО VARANINAE GRAY, 1827

Заднелобная и заглазничная кости срастаются. Скуловая кость отделена от заглазничной узким промежутком, так что заглазничная дуга

прерванная. Зубы немногочисленные; задние зубы иногда уплотненные. Небных зубов нет. Позвонки без зигосфенов и зигантров. Миоцен — ныне. В ископаемом состоянии один род.

Varanus Merrem, 1820 (= *Monitor* Lichtenstein, 1818; = *Uranus* Gray 1825; = *Psammosaurus* Fitzinger, 1826; = *Dracaena* Gray, 1827; = *Hydrosaurus* Wagler, 1830; = *Polydaedalus* Wagler, 1830; = *Aulaosaurus* Wagler, 1833; = *Empagusia* Gray, 1838; = *Odatia* Gray, 1838; = *Rhinopylon* Fitzinger, 1842; = *Agalmatosaurus* Fitzinger, 1843; = *Cylindrus* Fitzinger, 1843; = *Euprepiosaurus* Fitzinger, 1843; = *Pachysaurus* Fitzinger, 1843; = *Pantherosaurus* Fitzinger, 1843; = *Psammoscopus* Fitzinger, 1943; = *Regenia* Gray, 1845; = *Uranus* Gray, 1845; *Placovaranus* Fejervary, 1927; = *Dendrovaranus* Mertens, 1942; = *Indoovaranus* Mertens, 1942; = *Tectovaranus* Mertens, 1942; ? = *Stellio* Laurenti, 1768); миоцен и плейстоцен З. Европы; плиоцен Ю. Азии; плейстоцен Индонезии, Австралии, Африки. Более 30 современных видов, Азия, Африка, Индонезия и Австралия.

ПОДСЕМЕЙСТВО MEGALANINAE CAMP, 1923

Гигантские формы, достигавшие в длину 7 м. Позвонки массивные, резко сужающиеся кзади перед сочленовными мышелками. Невральный канал узкий. Зигосфены и зигантры слабо развиты. В. плиоцен.

Megalania Owen, 1860 (= *Notiosaurus* Owen, 1884). Тип рода — *Megalania prisca* Owen, 1860; в. плиоцен, Австралия. Невральные дуги высокие; парапофизы массивные, слитые с основаниями невральных дуг. Передние зигапофизы весьма массивные. Сочленовные мышелки очень короткие, сжатые дорсентрально и наклоненные вверх; по бокам их имеются слабо развитые отростки. Наблюдаются некоторые признаки пахиостозных изменений (рис. 486). Один вид.

СЕМЕЙСТВО AIGIALOSURIDAE KRAMBERGER, 1892

Крупные полуводные ящерицы с большой головой и сильной шеей. Заглазничная кость не срастается с заднелобной. Лобные кости сращены. Зубы протекodontные. Крыловидные и небные кости с большими зубами. Шейных позвонков семь, спинных 31—32; хвост длинный, сжатый с боков. Межключица якоревидная. Парные конечности короткие; кисть и стопа широкие, но не ластовидные. Гиперфалангия не наблюдается. В. юра — н. мел.

Proaigialosaurus Kuhn, 1958; в юра 3. Европы. *Aigialosaurus* Kramberger, 1892; *Carso-saurus* Kornhuber, 1893 (= *Opetiosaurus* Kornhuber, 1902) — оба из н. мела 3. Европы.

СЕМЕЙСТВО MOSASAURIDAE Gervais, 1853

(= *Pythonomorphia* Cope, 1869)

Крупные (до 10 м) морские ящеры. Тело удлиненное, голова вытянута; конечности превращены в ласты, хвост — в плавник; когти отсутствуют. Череп узкий, удлинённый. Восходящий отросток предчелюстной кости соединяется с непарной лобной; носовые кости рудиментарные, расположенные по сторонам восходящего отростка предчелюстной. Нисходящие отростки лобной кости развиты слабо. Квадратная кость разрастается назад, окружая сзади слуховую косточку. Межптеригоидные ямы узкие. Челюсти длинные и часто весьма мощные. Нижние челюсти в симфизе соединяются связкой, а соединение зубной и пластинчатой костей с угловой и надугловой — подвижное. Челюстные зубы конические, острые или притупленные и сидят в неглубоких альвеолах (акротекодонтные). Коронки покрыты гладкой или струйчатой эмалью с небольшими киями на передней и задних краях. Имеются мелкие зубы и на крыловидных костях. Позвонков до 100—150, из них — шейных до 13, спинных 22—35. Туловищные позвонки с широкими и короткими поперечными отростками. Хвост длинный, сжатый с боков. Грудина оставалась хрящевой. Коракоиды иногда с вырезанным задним краем; имеется также выемка между лопаткой и коракоидом. Межключица тонкая; ключицы редуцированы. Тазовый пояс рудиментарный и не связанный с позвоночником. Седалищные кости соединяются длинным швом, лобковые не имеют симфиза. Проксимальные элементы передних и задних конечностей расширенные и укороченные. Кисть и стопа широкие, ластовидные, с уплощенными костями. Часто наблюдается умеренно выраженная гиперфалангия. Кожные остекления не развиты. Питались в основном рыбой, а некоторые — моллюсками, иглокожими и прочими беспозвоночными. В мел. Четыре подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО MOSASAURINAE Gervais, 1853

Туловище весьма длинное (около 35 спинных позвонков); хвост расширен. Предчелюстные кости образуют тупой конический роstrum. Предлобные кости нависают над глазами. Квадратные кости имеют небольшие супрастапедальные отростки. В нижней части к пластинчатой кости присоединяется дополнительная.

Плечевые кости с мощными лучевыми отростками на дистальных концах. Задние ласты с четырьмя пальцами. В пальцах передних и задних конечностей не более шести фаланг. В основном пелагические формы. В мел.

Mosasaurus Conybeare, 1822 (= *Mosae-saurus* Parkinson, 1830; = *Saurochampsia* Wagner, 1830; = *Batrachiosaurus* Harlan, 1839; = *Batrachiotherium* Harlan, 1839; = *Amphoros-teus* Gibbs, 1851; = *Baseodon* Leidy, 1865; = *Mososaurus* Krueger, 1873; = *Pterycollasaurus* Dollo, 1882; = *Batrachosaurus* Fitzinger, 1893; ? = *Amphiepubis* Mehl, 1929). Тип рода — *Lacerta gigantea* Sommering, 1816; маастрихт, Бельгия. Длина тела достигала 12 м. Череп (общая длина до 1,2 м) с массивными челюстями. В верхних челюстях по 14

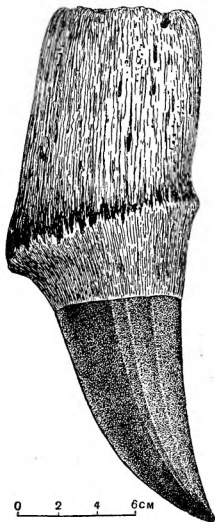


Рис. 487. *Mosasaurus giganteus* Sommering.
Зуб. В. мел 3. Еврети

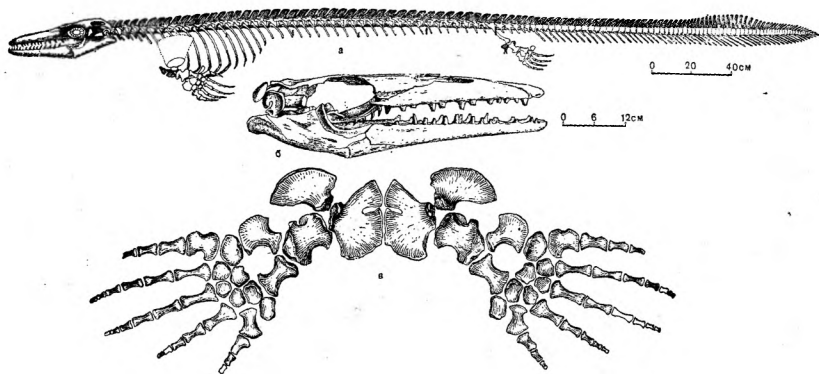


Рис. 488. *Clidastes velox* Marsh:

а — реконструкция; б — череп сбоку; в — передние конечности, уменьшено В. из С. Америки (Merrill, 1897)

крупных зубов. На крыловидных костях по несколько мелких зубов с передними и задними клямами. Позвонков до 130, из них около 85 хвостовых. От зигосфенов сохраняются лишь рудименты (рис. 487). Много видов. Маастрихт и датский ярус Европы, Африки, Америки. Фрагментарные остатки (главным образом позвонки и зубы), известные из СССР (Поволжье, Дон, Урал, бассейн Печоры, Тургай, Азербайджан), относятся, вероятно, к этому роду.

Clidastes Cope, 1868 (= *Edestosaurus* Marsh, 1871; ? = *Sironectes* Cope, 1874; ? = *Helosaurus* Marsh, 1880). Тип рода — *Clidastes iguanavus* Cope, 1868; в мел. США. Мозазавр среднего размера. Череп (длина 40—70 см) стройный, заостренный к переднему концу. На верхнечелюстной кости 15 зубов, на зубной около 17, на крыловидной — от 12 до 15. На

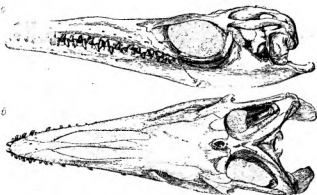


Рис. 489. *Plotosaurus bennisoni* (Camp). Череп: а — сбоку, б — сверху (уменьшено). В. мел С. Америки (Camp, 1942)

позвонках развиты зигосфены и зигантры. Туловидные позвонки 42. Гематофизы длинные. Последние хвостовые позвонки с высокими остистыми отростками (рис. 488). Несколько видов. В. мел (в. турон — низы сенона) США.

Plotosaurus Camp, 1951 (= *Kolposaurus* Camp, 1942). Тип рода — *Kolposaurus bennisoni*, Camp, 1942; в. мел (маастрихт), США (Калифорния). Сравнительно крупный мозазавр. Череп весьма утонченный в передней части. Нижняя челюсть длиннее верхней. Глазницы очень крупные. Носовые отверстия удлиненные. Лобные кости широкие, теменные — укороченные, но с длинными боковыми отростками. Квадратные кости меньше, чем у *Mosasaurus*. Позвонки без зигосфенов и зигапофизов. Межключица мечевидная. Коракоиды не вырезаны по внутреннему краю. Лопатки с передними отростками (рис. 489). Один вид.

ПОДСЕМЕЙСТВО PLATECARPINAЕ WILLISTON, 1897

Туловище короткое (около 22 спинных позвонков), хвост длинный. Череп спереди приплюснут. Предчелюстные кости короткие, не образуют рострума. Квадратные кости с длинными супрастапедальными отростками. Кисть и стопа плохо окостеневают. Стопа пятипалая. По-видимому, могли глубоко нырять. В мел.

Platecarpus Cope, 1869 (= *Lestosaurus* Marsh, 1872; ? = *Holcodus* Gibbs, 1851). Тип рода — *Platecarpus tympanicus* Cope, 1869; в. турон, С. Америка. Довольно крупный (5 м) мозазавр. Череп около 60 см в длину. Теменная кость небольшая, треугольная, с большим теменным отверстием. Ноздри спереди сильно расширены. Слуховой проход большой, незамкнутый. Лобная кость крупная, а носовая — маленькая. Зубы острые, загнутые назад. В верхнечелюстных костях до 20 зубов, на крыловидных — до 12. На внутренних краях коракоидов глубокие выемки. В запястье четыре, а в предплюсне три кости. Пятые пальцы короче остальных и отставлены в сторону (рис. 490). Много видов. В. мел (в. турон) США и Франции. Сомнительные остатки указаны для в. мела С. Африки.

Plioplatecarpus Dollo, 1882 (= *Oterognathus* Dollo, 1889; ? = *Phosphorosaurus* Dollo, 1889). Тип рода — *Plioplatecarpus marshi* Dollo, 1882; в. мел (датский ярус), Голландия. Близок к *Platecarpus*. Ветви нижней челюсти тонкие. Венечная кость нижней челюсти рудиментарная. Зубы длинные и тонкие, с продольной струйчатостью на эмали. Барабанная перепонка обывистлена. Гематофизы более короткие, чем у *Platecarpus* (рис. 491). Несколько видов. В. мел (сенон) Бельгии, Голландия и СССР (Поволжье?).

Prognathodon Dollo, 1889 (= *Prognathosaurus* Dollo, 1889). Тип рода — *Prognathodon solvayi* Dollo, 1889. В. мел (в. сенон), Бельгия. Череп длиной до 60 см. Очень большие крыловидные кости почти равны верхнечелюстным костям и покрыты крупными зубами. Нижняя челюсть с выгнутым верхним краем и значительным венечным отростком, образованным крупной венечной костью. Квадратные кости с большими супрастапедальными отростками, срастающимися с инфрастапедальными, в результате чего слуховой проход замыкается. Гематофизы не срастаются с телами позвонков. Коракоиды лишены вырезок (рис. 492). Один вид.

Dollosaurus Yakovlev, 1901. Тип рода — *D. lutugini* Yakovlev, 1901; в. мел (сенон), Поволжье. Крыловидные кости слабо изогнуты,

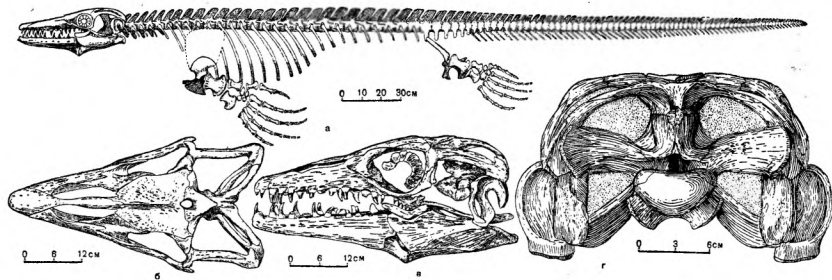


Рис. 490. *Platecarpus coryphaeus* Cope:
а — реконструкция; череп: б — сверху; в — сбоку; г — сзади. В. мел С. Америки (Merriam, 1894)



Рис. 491. *Plioplatecarpus marschi* Dollo
Зуб. В. мел Европы (Zittel, 1932)

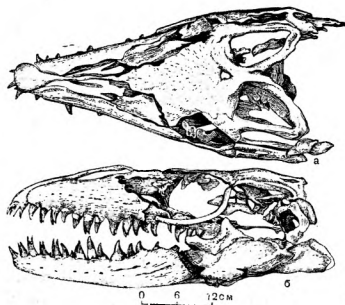


Рис. 492. *Prognathodon sclavayi* (Dollo).

Череп: а — сверху, б — сбоку. В. мел Э. Европы (Dollo, 1889)

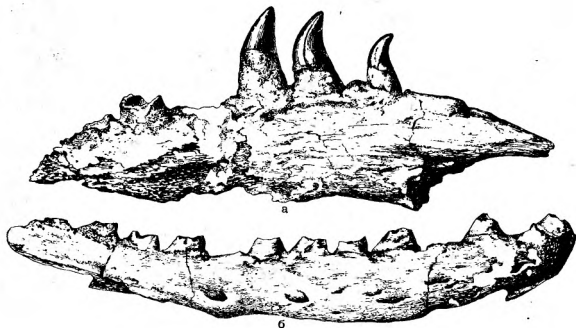


Рис. 493. *Dollosaurus lutugini* Yakovlev:

а — крыловидная кость; б — нижняя челюсть (уменьшено). В. мел СССР (Украина)
(Царегородский, 1938)

их задние края заострены, а передние несколько закруглены. Зубы на крыловидных костях (по семь на каждой) имеют кили только на задних краях. Зубные кости с изогнутыми верхними краями заостряются кпереди, образуя хорошо развитый симфиз; позади последних зубов отходят короткие отростки. На зубных костях по 13 зубов. Венечные отростки значительные. Позвонки с длинными телами, слегка сжатые или даже вогнутые с боков и снизу, шейные — с гипапофизами. Гемапофизы срастаются с телами расширенных хвостовых позвонков. Зигосфены и зигантры хорошо развиты. Коракоиды вырезанные (рис. 493). Один вид.

? *Hunosauros* Fritsch et Bayer, 1905; ? *Iseorosaurus* Fritsch et Bayer, 1905 — оба из в. мела 3. Европы. *Ancylrocentrum* Schmidt, 1927 (= *Brachysaurus* Williston, 1897; = *Brachysauraya* Strand, 1928); в. мел С. Америки. *Taniwhasaurus* Hector, 1874; в. мел Нов. Зеландии.

ПОДСЕМЕЙСТВО TYLOSURINAE WILLISTON, 1897

Очень крупные формы. Голова удлинённая, шея и туловище относительно короткие, хвост длинный. Предчелюстные кости образуют длинный роstrum. Квадратные кости с короткими супрастапедальными отростками. По-

звонки с рудиментарными зигосфенами или вовсе лишены их. Кости кисти и стопы слабо окостеневали. Сильно выраженная гиперфалангия. Задние лапы пятипалые. Способны глубоко нырять. В. мел.

Tylosaurus Marsh, 1872 (= *Leiodon* Owen, 1841; = *Liodon* Agassiz, 1846; *Rhamphosaurus* Cope, 1872; *Rhinosaurus* Marsh, 1872; ? = *Nectoporthesus* Cope, 1865). Тип рода — *Tylosaurus micromis* Marsh, 1872; в. мел, США. Очень крупный мозазавр. Череп до 1 м в длину. Теменная кость с параллельными краями. Лобная кость не касается глазницы. Квадратные кости мощные. Барабанная перепонка неизвестна. На верхнечелюстных костях примерно по 13 зубов. Зигосфенов на позвонках нет. Гемапофизы сочленяются с телами хвостовых позвонков. Карпальных и тарзальных костей по одной или по две. Передние и задние лапы очень сходны. Выражена гиперфалангия. Пятые пальцы удлинены (рис. 494). Несколько видов. В. мел С. Америки, 3. Европы, Африки и 3. Азии.

Hainosaurus Dollo, 1885; в. мел 3. Европы (рис. 495). *Macrosaurus* Owen, 1849 (= *Drepanodon* Leidy, 1856; = *Lesticodus* Leidy, 1859); *Plesiotylosaurus* Camp, 1942 — оба из в. мела С. Америки.

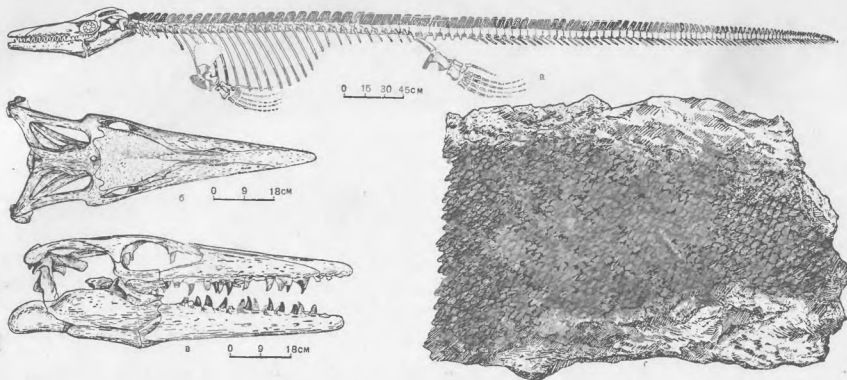


Рис. 494. *Tylosaurus proriger* Cope:
а — реконструкция; б — череп сверху; в — череп сбоку; г — отпечаток кожи, уменьшено. В. мел
С. Америки (Merriam, 1894)

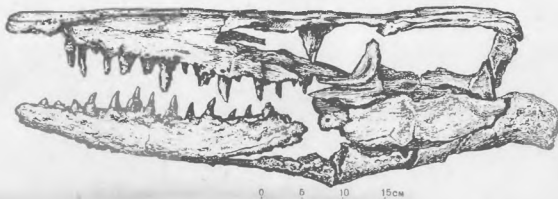


Рис. 495. *Hainosaurus bernardi* Dollo.

Череп сбоку, В. мел 3. Европы (Dollo, 1885)

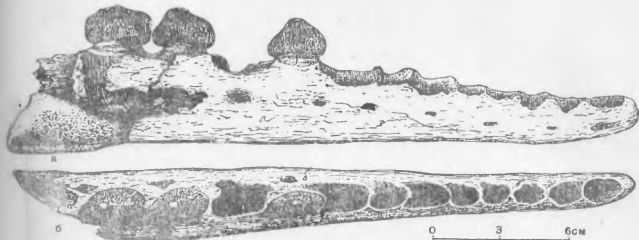


Рис. 496. *Globidens fraasi* Dollo.

Нижняя челюсть: а — снаружи, б — сверху. В. мел 3. Европы (Dollo, 1924)

ПОДСЕМЕЙСТВО GLOBIDENTINAE GILMORE, 1912

Череп короткий. Зубы с низкими и уплощенными коронками, приспособленными для раздавливания твердой пищи. Питались, по-видимому, донными моллюсками. В. мел.

Globidens Gilmore, 1912. Тип рода — *G. alabamensis* Gilmore, 1912; в. мел США (Алабама). Известен по обломкам челюстей, зубам, позвонкам. Череп достигал в длину 30 см. Зубы с тонкими морщинками на эмали (рис. 496). Несколько видов. В. мел 3. Европы, С. Америки и С. Африки.

MOSASAURIDAE INCERTAE SEDIS

Elliptonodon Emmons, 1858; *Halisaurus* Marsh, 1869 (= *Baptosaurus* Marsh, 1870) — оба из в. мела С. Америки.

СЕМЕЙСТВО DOLICHOSAURIDAE GERVAIS, 1852

Небольшие морские ящеры с маленькой укороченной головой и удлиненным змеевидным телом. Лобные кости несросшиеся. Зубы плевродонтные, небных зубов нет. Позвонки с зигосфенами и зигантрами. Шея, тело и хвост удлиненные; шейных позвонков 11—13, спинных — около 30. Хвостовые позвонки несросшиеся, с удлиненными остистыми и гемальными отростками; последние прирастают к телам позвонков или отсутствуют. Тазовый пояс редуцирован. Передние конечности короче задних. Кожных окостенений нет. Мел.

Acteosaurus Meyer, 1860 (= *Adriosaurus* Seeley, 1881; = *Actosaurus* Lydekker, 1888); *Eidosaurus* Nopsca, 1923; *Mesoleptos* Cornalia,

1851; *Pontosaurus* Kramberger, 1892 — все из неокома Юрочлавии. *Dolichosaurus* Owen, 1850 (? = *Raphiosaurus* Owen, 1841); сеноман Англии. ? *Pachyvaranus* Arambourg, 1952; маастрихт Марокко.

ПОДОТРЯД CHOLOPHIDIA. ГОЛОФИДИИ

Змеевидные, преимущественно морские примыкающие к удлиненному туловищу и относительно коротким хвостом. Череп плохо известен; по-видимому, он близок по строению к черепу вараноидных ящеров. Нижняя челюсть с симфизом. Позвонки прочельные, со слабо развитыми зигосфенами и зигантрами. Шейные позвонки маленькие, удлиненные, туловищные — обычно широкие, с гипапофизами. Остистые отростки хорошо развиты. Ребра одностовчатые, без бугорков. Имеются хвостовые ребра. Парные конечности, по-видимому, утрачены. Мел. Два семейства.

Обычно эту группу относят к змеям, но по строению черепа они примыкают к вараноидным ящерам, и их правильнее, по-видимому, сближать с последними (Romer, 1956).

СЕМЕЙСТВО SIMOLIOPHIDAE NOPCSA, 1924

Туловищные позвонки и ребра пахиостозные. Шейные позвонки маленькие, удлиненные, слабо сжатые с боков, со следами двух гипапофизов. Туловищные позвонки широкие, массивные; их тела почти квадратные, сочленовные мышечки маленькие, направленные назад.

Остистые отростки короткие. Хвостовые позвонки маленькие, без гемапофизов, несут педальные ребра. Череп неизвестен. Мел.

Simoliophis Sauvage, 1880 (= *Symoliophis* Rochebrune, 1880). Тип рода — *Simoliophis rochebrunei* Sauvage, 1880; в. мел, Франция, С. Африка, Мадагаскар. Голова очень маленькая. Шейные позвонки удлиненные, туловищные — короткие, широкие. Остистые отростки передних туловищных позвонков тонкие,



Рис. 497. *Simoliophis rochebrunei* Sauvage.

Туловищный позвонки: а — сбоку, б — спереди. В мел 3. Европы (Hofstetter, 1955)

смещены назад; остистые отростки средних туловищных позвонков толстые и широкие. Хвостовые позвонки менее широкие, с тонкими и низкими остистыми отростками. Тела позвонков снизу уплощены и несут двойной киль. Передние ребра со слабо развитыми бугорками. Ребра средней части туловища сильно пахиостозные (рис. 497). Один вид.

? *Lapparentophis* Hofstetter, 1960; н. мел. Сахара. Описан по трем туловищным позвонкам. Отличается отсутствием ясных признаков пахиостоза и хорошим развитием парапофизов. Хоффстеттер (Hofstetter, 1960) считает эту форму наземным животным.

СЕМЕЙСТВО PACHYOPHIDAE NOPCSA, 1924

Череп вараноидного типа. Нижняя челюсть с симфизом. Н. мел.

Pachyophis Nopcsa, 1923 (= *Mesophis* Bolguy, 1925); н. мел 3. Европы.

ПОДОТРЯД AMPHISBAENIA.

АМФИСБЕНЫ

(= Annulata)

Змеевидные роющие ящерицы с платибазальным черепом, редуцированными глазами и коротким хвостом. Межглазничная септа рудиментарная или совсем не образуется. Ни-

сходящие отростки лобных костей развиты очень сильно и смыкаются с сфреноидом; позади них развиваются боковые клиновидные кости, соединяющиеся с нисходящими отростками теменных костей. Височная дуга отсутствует, заглазничная развита лишь в виде исключения. Морда короткая, широкая. Предчелюстная и теменная кости непарные, иногда сливаются и носовые кости. Слезная, заднелобная и верхняя крыловидная кости обычно утрачены, надвисочная и скуловая кости слабо развиты или отсутствуют. Глаза редуцированы, слуховые капсулы увеличенные; теменного отверстия нет. Кинетизм черепа не выражен. Базиптеригиодные отростки рудиментарные, и межптеригиодные ямы зарастают. Имеется самостоятельное отверстие Jacobson's organ, небных отверстий нет. Нижняя челюсть короткая, без пластинчатой кости. Зубы плевродонтные, как исключение — акродонные. Барабанной перепонки нет. Подязычная кость с ceratohyaline II. Позвонки прочные, укороченные, с очень низкими остистыми отростками и парными гипапофизами. Тело удлиненное (до 150 позвонков), хвост короткий, но способность к автотомии сохраняется. Пояса конечностей рудиментарные, задние конечности утрачены целиком, передние редуцированы или утрачены. Брюшных ребер нет. Костных чешуй нет. Эоцен — ныне. Два семейства.

В последние годы амфисбен часто выделяют в особый отряд.

СЕМЕЙСТВО CRYTHIOSAURIDAE TAYLOR, 1951

Квадратная кость вертикальная, челюстное сочленение расположено на уровне затылочного. Лицевая часть черепа почти не изогнута по отношению к его продольной оси. Рот почти терминальный. Заглазничной дуги нет. Теменные кости по длине соизмеримы с лобными. Крыловидные кости достигают основной затылочной. Зубной ряд сравнительно длинный. Зубы плевродонные. Оligocene.

Crythosaurus Gilmore, 1943. Тип рода — *C. mongolensis* Gilmore, 1943; н. олигоцен, Монголия (Цаган-Нор). Описан по черепу (длиной около 20 мм) и двум шейным позвонкам. Морда утолщенная. Предлобная кость увеличена и вентрально несет вырезку для слезного канала. Длина лобных костей значительно превышает их ширину; теменные кости вклиниваются между лобными. Боковые затылочные кости срастаются с основной затылочной и ограничивают большое затылочное отверстие сверху. Затылочный мыщелок трехраздельный. Челюстная кость продолжается дале-

ко назад под глазницу и несет семь — восемь зубов. Венечный отросток высокий, засочленовный, рудиментарный (рис. 498). Один вид.

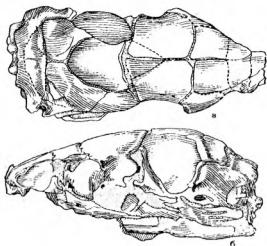


Рис. 498. *Crythosaurus mongoliensis* Gilmore.
Череп: а — сверху, б — сбоку (x3). Олигоцен Монголии (Gilmore, 1943)

СЕМЕЙСТВО AMPHISBAENIDAE GRAY, 1825

Нижняя челюсть резко укорочена, и челюстное сочленение расположено далеко впереди затылочного. Квадратная кость резко наклонена вперед, по крайней мере в проксимальном конце, и иногда занимает почти горизонтальное положение. Лицевая часть черепа обычно изогнута по отношению к продольной оси черепа. Предчелюстная кость со срединным зубом; рот часто нижний, и ноздри открываются на вентральной поверхности. Теменные кости обычно немного длиннее лобных; часто сохраняется рудиментарная чешуйчатая кость. Зубной ряд не продолжается назад далее переднего края глазницы; число зубов в челюсти не превышает пяти — шести. Засочленовный отросток обычно длинный, иногда изогнутый вниз и наружу. Слуховая косточка идет к квадратной кости и образует длинный отросток, идущий вдоль нижней челюсти. Позвонки короткие, с отверстиями на вентральной поверхности. Иногда сохраняются рудиментарные передние конечности. Тело голое, кольчатое, чешуя обычно сохраняется лишь на голове. Эоцен — ныне. Три подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО AMPHISBAENINAE GRAY, 1825

Морда округлая или сжатая с боков. Ноздри латерально расположенные. Лицевая часть черепа неизогнутая. Засочленовного отростка

нижней челюсти нет. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии три рода.

? *Lestophis* Marsh, 1885 (= *Limnophis* Marsh, 1871; = *Paleoboa* Schmidt, 1927); эоцен С. Америки. *Omoityphlops* Rochebrune, 1886; эоцен З. Европы. *Platyrhachis* Cope, 1873; олигоцен С. Америки.

ПОДСЕМЕЙСТВО HYPORHININAE BAUR, 1893

Морда расширенная на конце. Ноздри расположены на вентральной поверхности черепа. Лицевая часть черепа изогнута вниз. Сохраняются маленькие базилиптеригоидные отростки и надвисочные кости. Нижняя челюсть с длинным засочленовным отростком. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии шесть родов.

Hyporhina Baur, 1893 (= *Hypsorhina* Cope, 1900). Тип рода — *Hyporhina antiqua* Baur, 1893; олигоцен, США (Ю. Дакота). Длина черепа около 10 мм, его лицевая часть изогнута

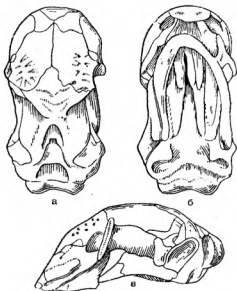


Рис. 499. *Hyporhina antiqua* Baur.
Череп: а — сверху, б — снизу, в — сбоку (x3,5). Олигоцен США (Gilmore, 1928)

под углом 45°; рот нижний. Имеется заглазничная дуга. Носовые кости маленькие, предчелюстная вклинивается между ними и почти достигает лобных. Длина лобных костей значительно превышает их ширину; поверхность их бугорчатая. Теменная кость глубоко вклинивается между лобными и несет сагиттальный гребень. Имеется чешуйчатая кость. Квадратная кость короткая и стоит более или менее вертикально. Предлобная кость маленькая и не

достигает края глазницы. Основная затылочная слита с пара- и базисфеноидом. Засочленовый отросток сравнительно короткий. Зубы плевродонтные; на челюстной кости четыре, на предчелюстной — один зуб (рис. 499). Один вид.

Jepsibaena Vanzolini, 1951; *Ototriton* Loomis, 1919 — оба из эоцена С. Америки. *Changosaurus* Young, 1961; эоцен (? олигоцен) Китая. *Pseudorhineura* Vanzolini, 1951; олигоцен С. Америки. *Rhineura* Cope, 1861; олигоцен — ныне, С. Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО TROGONOPHINAE VANZOLINI, 1951

Морда округлая или уплощенная. Базиптеригонидные отростки сохраняются. Предчелюстная и зубная кости сильно удлинены. Зубы акродонтные. Плейстоцен — ныне. В ископаемом состоянии один род. *Trogonophis* Kaup, 1830; плейстоцен — ныне, С.-З. Африка.

LACERTILIA INCERTAE SEDIS

Teilhardsaurus Shikama, 1947; юра В. Азии. *Cteniogenys* Gilmore, 1928; в. юра С. Америки. *Habrosaurus* Gilmore, 1928; *Odaxosaurus* Gilmore, 1928; *Prionosaurus* Gilmore, 1928 — все из в. мела С. Америки. *Araeosaurus* Seeley, 1881; *Goniosaurus* Meyer, 1858; *Patricosaurus* Seeley, 1887; *Saurospondylus* Seeley, 1865 — все из в. мела 3. Европы. *Dicrlesia* Huene, 1932 (= *Carlesia* Huene, 1931); в. мел Ю. Америки. *Haplodontosaurus* Gilmore, 1942; *Machaerosaurus* Gilmore, 1928; *Oligodontosaurus* Gilmore, 1942 — все из палеоцена С. Америки. *Naocephalus* Cope, 1872; *Parapriosaurus* Gilmore, 1938 — оба из эоцена С. Америки. *Crematosaurus* Cope, 1873; *Diacium* Cope, 1873 — все из олигоцена С. Америки. *Sauromorus* Pomel, 1853; миоцен 3. Европы.

ОТРЯД ORPHIDIA. ЗМЕИ

(= Serpentes)

Безногие лепидозавры с платибазальным черепом и подвижной квадратной костью, утратившие обе височные дуги. Трабекулы срастаются лишь как исключение. Межглазничная перегородка редуцирована или отсутствует. Передняя часть нейрокrania окостеневает и образована нисходящими отростками лобных костей. Нисходящие отростки теменных костей срастаются с передней ушной костью. Предчелюстные, а обычно и теменные кости — непарные; теменного отверстия нет. Слезная, скуловая, а в большинстве случаев также заднелобная и чешуйчатая кости утрачены. Боковые затылочные кости смыкаются над затылочным отверстием. Надвисочная кость расположена на черепе поверхностно; ее задний конец часто выступает назад за уровень затылка и оказывается единственным элементом, к которому прилагается верхний конец квадратной кости. Квадратная кость обычно значительно удлинена. Базиптеригонидные отростки и верхняя крыловидная кости утрачены, и крыловидные кости теряют связь с мозговой коробкой; иногда они оканчиваются сзади свободной, не соединяясь с квадратной костью. Небные и крыловидные кости подвижно соединены с челюстной. Челюстная кость часто теряет связь с предчелюстной и становится подвижной; предчелюстная кость может редуцироваться. Ветви нижней челюсти соединены почти всегда связкой; задние кости нижней челюсти (сочленов-

ная, предсочленовная и надугловая) срастаются, и самостоятельными остаются лишь зубная, пластинчатая и иногда веченная кости; передняя половина нижней челюсти может становиться подвижной по отношению к задней. Зубы акродонтные, длинные, тонкие, изогнутые назад. Помимо челюстей, продольный ряд длинных, загнутых назад зубов почти всегда развит на небной и крыловидной костях. Предчелюстная кость часто лишена зубов, иногда их нет и в нижней челюсти. Часто в задней или передней части челюстной кости развиты длинные бороздчатые ядовитые зубы; передние ядовитые зубы могут быть трубчатыми, пронизанными выводным каналом ядовитой железы. Слуховая косточка тонкая и прямая, идет от овального окна слуховой капсулы к квадратной кости; барабанной перепонки нет. Внутренняя часть слуховой косточки погружена в вырост перилимфатического протока, заключенный в костный карман, образованный стенками слуховой капсулы. Подъязычная кость лишь с одной жаберной дугой. Позвонки предельные, укороченные, обычно сужающиеся кзади, с зигосфенами и зигантрами. По крайней мере передние туловищные позвонки несут также вентральные отростки — гиалофизы; часто развиты также крыловидные отростки, сидящие по сторонам нервальной дуги (рис. 500). Гемальные дуги не срастаются к телам позвонков. Общее число позвонков достигает

365. Хвостовой отдел обычно укорочен. Ребра, как правило, со слабо выраженной двухголовчатостью. Грудины нет. В ключевой области концы ребер развиты, образуя лимфопофизы. Нет никаких остатков плечевого пояса, тазовый пояс часто сохраняется. Иногда развита рудиментарная бедренная кость, снабженная

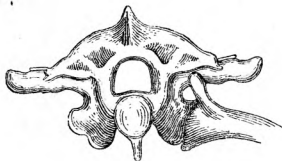


Рис. 500. *Coluber gemchensis* Laurenti.
Позвонки спереди. Современный, Европа (Bellairs, Underwood, 1951)

коттевидным придатком. Тело покрыто чешуей; брюшные чешуи обычно расширены поперечно, образуя гастростегии. Пенис парный. В. мел — ныне. Три подотряда.

ПОДОТРЯД TYRPHLOPIDA. ЧЕРВЕОБРАЗНЫЕ (= Scolecophidia)

Роющие короткохвостые змеи с редуцированными глазами и срастающимися трабекулами. Теменная кость иногда остается парной и всегда отделена от базисфеноида щелью. Иногда сохраняются рудименты боковых клиновидных костей. Ноздри округлые, терминальные; предлобная кость увеличена и широко соприкасается с носовой. Обычно сохраняется скуловая кость и как исключение — рудимент чешуйчатой. Надвисочная кость утрачена. Квадратная кость короткая, наклоненная нижним концом вперед. Верхняя затылочная кость парная или отсутствует. Сошники связаны с черепом лишь посредством septomaxillare; небная кость часто срастается с наружной крыловидной и не соприкасается с челюстной; крыловидная кость сзади свободна. Челюстная кость занимает поперечное положение и подвижно соединяется с предлобной, или «надглазничной», костью. Нижняя челюсть с хорошо развитым венечным и длинным засочленованным отростками, ее симфиз хрящевой. Шов зубной кости с надуловый занимает косое положение; пластинчатая кость широко соприкасается с венечной. Подъязычная кость у-

рочивает ceratobranchiale I. Предчелюстная кость лишена зубов; на челюстной кости не более пяти зубов, на нижней челюсти — не более одного. Небных зубов нет. Тела позвонков не сужаются кзади. Зигосфены и зигантры лежат на уровне зигапофизов. Гемальных дуг нет. Гипоцентры развиты лишь на трех передних позвонках. Имеется рудимент тазового пояса. Брюшные чешуи не увеличены. Эоцен — ныне. Одно семейство.

Обычно к этой же группе относят и сем. Leptotyphlopidae — роющих змей с редуцированными глазами, у которых челюстная кость тесно связана с предчелюстной и обычно сохраняются зачаточные надвисочные кости и рудиментарный тазовый пояс. Возможно, однако, что общие признаки были независимо приобретены представителями обоих семейств по мере приспособления к роющему образу жизни (Mc Dowell, Bogert, 1954). Нами сем. Leptotyphlopidae относится к подотряду Aniliida.

СЕМЕЙСТВО TYRPHLOPIDAE GRAY, 1825. СЛЕПОЗМЕЙКИ

Червеобразные змеи с редуцированными глазами. Эоцен — ныне. В ископаемом состоянии один род.

Typhlops Oppel, 1811 (= *Tiphlops* Rafinesque, 1815; = *Typhlina* Wagler, 1830; = *Typhlops* Bonaparte, 1831; = *Aspidorhynchus* Fitzinger, 1843; = *Gerrhopilus* Fitzinger, 1843; = *Pseudotyphlops* Fitzinger, 1843; = *Rhamphotyphlops* Fitzinger, 1843; = *Rhinotyphlops* Fitzinger, 1843; = *Ophthalmidion* Duméril et Bibron, 1844; = *Pilidion* Duméril et Bibron, 1844; = *Argyrophis*

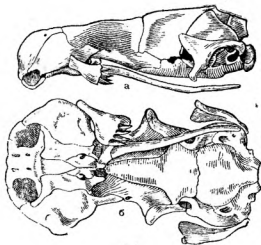


Рис. 501. *Typhlops punctatus* Leach.
Череп: а — сбоку, б — снизу. Современный (упомянуто).
Африка (Mc Dowell, Bogert, 1954)

Gray, 1845; = *Cathetorhinus* Gray, 1845; = *Meditoria* Gray, 1845; = *Onychocephalus* Gray, 1845; = *Onychopsis* Gray, 1845; = *Typhlinalis* Gray, 1845; = *Thyphlops* Gisl, 1846; = *Diaphorotyphlops* Jan, 1861; = *Typhina* Jan, 1864; = *Letheobia* Cope, 1868; = *Gryptotyphlops* Peters, 1881; = *Gryptotypholops* Boulenger, 1893; эоэн и миоэн З. Европы; современный, все материки, исключая районы умеренного и холодного климата (рис. 501).

ПОДОТРЯД ANILIDIA. АНИЛИДИИ

Роющие короткохвостые змеи с редуцированными глазами, неподвижной челюстной костью, тесно связанной с предчелюстной, и с недифференцированной брюшной чешуей. Носовая кость широко соединяется с предлобной, заднелобная и заглазничная утрачены, надвисочная часто редуцирована и не выступает назад за уровень затылка. Квадратная кость обычно короткая и наклонена вперед. Челюстная кость широко сочленяется с нисходящим отростком лобной и с небными костями. Наружная крыловидная иногда срастается с челюстной и не соприкасается с крыловидной, последняя часто не достигает квадратной. Нижняя челюсть с небольшой венецной костью, образующей венецный отросток; засочленовый отросток мал или отсутствует. Зубная кость без отростка, заходящего назад за уровень пластинчатой кости. Надугловая, предсочленовая и сочленовная кости срастаются и не образуют отростка, направленного назад вдоль наружного края зубной кости. Предчелюстная кость обычно без зубов. Небных зубов в большинстве случаев нет. Тела позвонков сужаются кзади, остистые отростки короткие, гилаллофизы наблюдаются лишь на передних позвонках, гемалые дуги не развиты. Атлант иногда срастается с черепом. Ребра со слабо выраженной двухголовчатостью. В. мел — ныне. Три семейства: *Leptotyphlopidae*, *Anilidae* и *Uropeltidae*. В ископаемом состоянии известны только *Anilidae*.

Обычно анилидий не выделяют в особую группу, а сближают с удаями (надсем. *Voioidea*). При этом сем. *Voidea* рассматривают в качестве наиболее примитивного семейства современных змей и допускают, что различные анилидий вторично и независимо друг от друга перешли к роющему образу жизни. Однако имеются серьезные основания предполагать, что первые змей вели роющий образ жизни, и не исключено, что анилидий являются есте-

ственной группировкой, объединяющей специализированных потомков первично роющих змей.

СЕМЕЙСТВО ANILIDAE AMAZAL, 1929.

ВАЛЬКОВАТЫЕ ЗМЕИ

(= *Ilysiidae* Fitzinger, 1826)

Кости крыши черепа прочно соединены друг с другом. Предлобная кость без переднего отростка вдоль носовой. Надвисочная кость сохраняется, но она невелика и не выступает за задний край крыши черепа. Квадратная кость расширена дорсально. Слуховая косточка короткая, с широкой подошвой. Зубная кость неподвижная. Венецная кость сохраняется. Предчелюстная кость с зубами; зубы сжаты с боков. Небные зубы хорошо развиты. Хвост очень короткий. Сохраняются рудименты таза и бедренных костей. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии три рода.

Dinilysia Smith-Woodward, 1901; в. мел. Аргентина (рис. 502). ? *Coniophis* Marsh, 1872; в. мел, США. *Anilioides* Auffenberg, 1963; миоэн США. Ромер (Romer, 1956) выделяет р. *Dinilysia* в особое семейство, характеризующееся

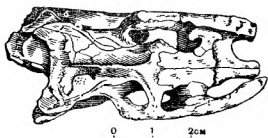


Рис. 502. *Dinilysia patagonica* Woodward.
Череп сверху. В. мел Аргентины (Нупе, 1956)

резко выступающими наружу окозатылочными отростками. Хофштеттер (Hofstetter, 1955) выделяет в особое семейство род *Coniophis*.

ПОДОТРЯД ALETHINORPHIDIA. НАСТОЯЩИЕ ЗМЕИ

«Настоящие» змеи с брюшной чешуей, превращенной в гастростегии. Предчелюстная кость почти никогда не соединяется с челюстной, челюстная обычно не имеет восходящего отростка и подвижно сочленяется с предлобной. Надвисочная кость длинная; ее задний конец обычно заходит за уровень затылочного сочленения. Квадратная кость почти всегда удлинненная и подвижно сочленяется с надви-

= *Morelia* Gray, 1842; = *Asterophis* Fitzinger, 1843; = *Simalia* Gray, 1845; = *Aspidopython* Meyer, 1874; = *Aspidoboa* Sauvage, 1884; = *Hypaspites* Ogilby, 1891; плиоцен Индии; плейстоцен Австралии; современный, Африка, Ю. и В. Азия, Индонезия и Австралия.

ПОДСЕМЕЙСТВО BOINAE BONAPARTE, 1831

Заглазничной кости нет. Предлобные кости соприкасаются по средней линии. Зубов на предчелюстной кости нет. Внутренний отросток небной кости короткий. Гипапофизы развиты только на передних туловищных позвонках. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии 13 родов.

Madtsoia Simpson, 1933; в. мел Мадагаскара и Ю. Америки. *Gigantophis* Andrews, 1901; эоцен Египта *Paraepicrates* Mc Grew, 1959; *Boacus* Marsh, 1871 (= *Protagras* Cope, 1872) — оба из эоцена С. Америки. *Paleryx* Owen, 1850 (?) = *Palaeopython* Rochebrune, 1880; эоцен и миоцен (?) З. Европы. *Paletaphis* Rochebrune, 1884; *Scytalophis* Rochebrune, 1880 — оба из эоцена или олигоцена З. Европы. *Ogmophis* Cope, 1885; *Pseudoplicates* Auffenberg, 1963; миоцен С. Америки. *Botrophis* Rochebrune, 1880 (= *Bothrophis* Zittel, 1890); *Heteropython* Rochebrune, 1880; *Scaptophis* Rochebrune, 1880 — все из миоцена З. Европы. *Daunophis* Swinton, 1926; плиоцен Бирмы.

ПОДСЕМЕЙСТВО ERYCINAE HOFFSTETTER, 1955

Заглазничной кости нет. Предлобные кости широко раздвинуты. Предчелюстная кость расположена впереди челюстных (а не между ними) и лишена зубов. Гипапофизы развиты только на передних туловищных позвонках. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии шесть родов.

Lithophis Marsh, 1882; в. мел С. Америки. *Helagras* Cope, 1883; палеоцен С. Америки. *Chelophis* Gilmore, 1938; эоцен С. Америки. *Charina* Gray, 1849 (= *Wenona* Baird et Girard, 1852; = *Pseudoeryx* Jan, 1862); эоцен — ныне, С. Америка. *Calamagras* Cope, 1873 (= *Aphelophis* Cope, 1873); эоцен — миоцен С. Америки. *Eryx* Daudin, 1803 (= *Clothonia* Daudin, 1803; = *Erix* Duméril, 1806; = *Gongylophus* Wagler, 1830; = *Cusoria* Gray, 1849; = *Cursoria* Gray, 1864); олигоцен и миоцен З. Европы; современный, В. Европа, Азия и Африка.

BOIDAE INCERTAE SEDIS

Dunnophis Mc Grew, 1959; эоцен С. Америки. *Plesiotrix* Rochebrune, 1884; *Tachyophis* Rochebrune, 1884 — оба из эоцена З. Европы.

СЕМЕЙСТВО PALAEOPHIDAE LYDEKKER, 1888

Средней величины и крупные (до 10—15 м) морские змеи с длинным телом и маленькой головой. Позвонки с высокими остистыми отростками и хорошо развитыми птерапофизами, резко поднимающимися вверх над задними зигапофизами. Зигапофизы слабо развиты и не выступают наружу за уровень поперечных отростков. Гипапофизы развиты на всех туловищных позвонках; иногда они имеют вид продольного кля, иногда разделены на передний и задний отростки. Парапофизы расположены очень низко на теле позвонка. Ребра одиоголовчатые, лишенные даже зачаточных бугорков. Брюшная чешуя недифференцированная. Эоцен.

Род *Archaeophis* обычно выделяют в особое семейство.

Archaeophis Massalonge, 1859. Тип рода — *A. proavus* Massalonge, 1859: н. эоцен, Италия. Сравнительно мелкие (до 5 м) морские змеи с легко пострессными позвонками. Череп маленький, заостренный кпереди. Квадратная кость резко наклонена вперед. Небные кости длинные, крыловидные — короткие. Зубы многочисленные, пятигранные, слегка бороздчатые. Общее число позвонков достигает 365, из них более 100 хвостовых. Позвонки удлиненные; остистый отросток сидит на задней половине невральн. дуги. Невральн. канал очень широкий. Парапофизы не выступают вентрально за уровень нижнего края позвонка. Тело позвонка посредине очень узкое, заостренное книзу (рис. 504). Два вида. Н. эоцен Италии и СССР (Туркмения).

Palaeophis Owen, 1840 (= *Dinophis* Marsh, 1861; = *Titanophis* Marsh, 1877). Тип рода — *Palaeophis typhaeus* Owen, 1840; ср. эоцен, Англия. Морские змеи размером до 8—10 м. Тела позвонков массивные, птерапофизы умеренно развитые, остистые отростки занимают примерно две трети длины невральн. дуги. Спинномозговой канал не уже зигосфена, сочленовные поверхности последнего направлены строго наружу. Парапофизы выступают вентрально за уровень нижнего края позвонка (рис. 505). Около 10 видов. Эоцен З. Европы, С. Африки и С. Америки.

Pterosphenus Lucas, 1898 (= *Moeriosphenus* Andrews, 1901). Тип рода — *Pterosphenus schucherti* Lucas, 1898; в. эоцен США (Алабама).

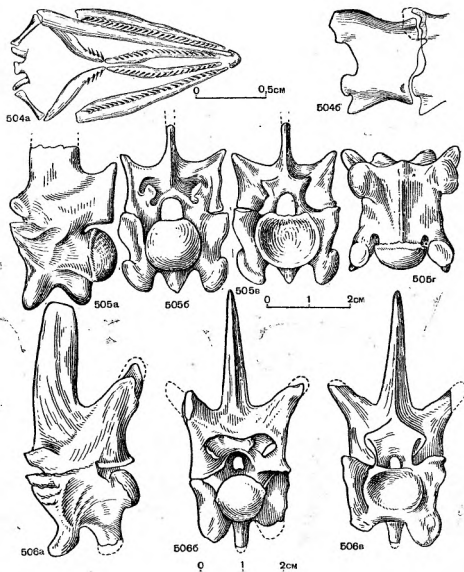


Рис. 504. *Archaeophis proavus* Massalongo:

а — череп снизу, б — спинные позвонки (×7). Эоцен Италии (Janensch, 1906)

Рис. 505. *Palaeophis typhaeus* Owen.

Спинной позвонок: а — сбоку, б — спереди, в — сзади, г — снизу. Эоцен 3. Европы (Hofmeister, 1955)

Рис. 506. *Pterospherus schucherti* Licas.

Спинной позвонок: а — сбоку, б — спереди, в — сзади. Эоцен С. Америки (Hofmeister, 1955)

Крупные морские змеи размером до 15 м. Тела позвонков массивные и высокие, птерапофизы развиты очень сильно, остистые отростки занимают всю длину невральную дуги. Спинномозговой канал уже зигосфены, сочленовные поверхности последнего обращены вниз. Парапофизы выступают вентрально за уровень краев тел позвонков (рис. 506). Три — четыре вида. В. эоцен С. Африки, С. Америки и Ю. Америки.

НАДСЕМЕЙСТВО COLUBROIDEA. ПОЛОЗООБРАЗНЫЕ

(= Caenophidia)

Предлобная кость не соприкасается с носовой. Подвижность черепа хорошо выражена между предчелюстной и носовыми, носовыми и лобными, лобными и теменными костями. Предчелюстная кость никогда не соединяется с челюстной и всегда лишена зубов. Челюст-

ная кость подвижно сочленяется с предлобной. Заднелобная кость утрачена, заглазничная сохраняется, но не образует полной заглазничной дуги. Задний край надвисочной кости часто выступает на значительное расстояние за уровень затылочного сочленения. Квадратная кость направлена вниз и назад и сочленяется с крыловидной; длинная небная кость обычно не соединяется с челюстной, которая посредством эктоптеригоида соединяется с крыловидной костью. В верхней челюсти развиты специализированные бороздчатые или полые ядовитые зубы. Венечная кость утрачена. Самостоятельная угловая кость не сохраняется. Хвост обычно более или менее длинный. Остистые отростки очень длинные. Гиалапофизы на задних туловищных позвонках часто не развиты. Рудименты тазового пояса не сохраняются. Олигоцен (? эоцен) — ныне. Четыре семейства: Colubridae, Elapidae, Viperidae и Hydrophidae; последние в ископаемом состоянии неизвестны.

СЕМЕЙСТВО COLUBRIDAE GRAY, 1825. ПОЛОЗЫ, ИЛИ УЖИ

Челюстная кость всегда расположена в горизонтальной плоскости, идет далеко назад под глазницу и сочленяется с предлобной костью на значительном расстоянии от своего переднего конца. Небная кость с наружным отростком, сочленяющимся с внутренним отростком челюстной кости. В передней части челюстной кости ядовитых зубов никогда не бывает, в задней ее части могут иметься бороздчатые ядовитые зубы. Гиалапофизы в большинстве случаев развиты лишь на передних туловищных позвонках. Олигоцен (? эоцен) — ныне. Семь подсемейств: Colubrinae, Dasyplettinae, Acrochordinae, Xenodermiinae, Pareinae (= Amblycephalinae), Dipsadinae и Homalopsinae. В ископаемом состоянии встречаются только Colubrinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО COLUBRINAE GRAY, 1825

Малоспециализированные полозы без бороздчатых ядовитых зубов. Надвисочная кость подвижная. Олигоцен — ныне. В ископаемом состоянии 17 родов. Роды, у которых гиалапофизы развиты на всех позвонках, обычно выделяются в подсем. Natricinae.

Natrix Laurenti, 1768 (= *Tropinotus* Kuhl et Hasselt, 1822; = *Tropidonotus* Kuhl, 1826; = *Rhabdophis* Fitzinger, 1843; = *Steirophis* Fitzinger, 1843; = *Stiropsis* Agassiz, 1846; = *Nerodia* Baird et Girard, 1853; = *Amphisma* Duméril, Bibron et Duméril, 1854; = *Herpetoreas* Cünther, 1860; = *Epirhina* Jan, 1862; = *Styporhynchus* Peters, 1863; = *Tham-*

nosophis Jan, 1863; = *Tropidonophis* Jan, 1865; = *Tropidophorus* Jan, 1865; = *Fowlea* Theobald, 1868; = *Katophis* Macleay, 1877; = *Bothrodyles* Cope, 1886; = *Ceratophallus* Cope, 1893; = *Diplophallus* Cope, 1893; = *Hebicus* Thompson, 1913). Тип рода — *Coluber natrix* Linnaeus, 1758; современный, Европа, С. и З. Азия. Носовые кости укорочены и по длине примерно равны предчелюстной, кзади они резко сужаются. Предлобная кость узкая и отделена от лобной широкой щелью. Ширина лобной кости достигает половины ее длины. Теменная и затылочная кости обычно с гребнями. Надвисочная кость длинная, ее выступающая назад часть обычно превышает половину общей длины кости. Квадратный отросток крыловидной кости сравнительно короткий, широкий и резко изогнут по отношению к перпендикулярной части кости. Челюстных зубов от 12 до 25, их размеры постепенно увеличиваются кзади. Бороздчатых зубов нет, но задние два — три зуба бывают заметно увеличены и отделены от передних диаметой. Все туловищные позвонки с гиалапофизами (рис. 507). Более 100 видов. Плиоцен США; плейстоцен — ныне, С. Америка и Европа; современный, Азия, Африка и Австралия.

Coluber Linnaeus, 1758 (= *Scoliophis* Lesueur, 1818; = *Hemorrhhois* Boie, 1826; = ? *Tyria* Fitzinger, 1826; = *Gonyosoma* Wagler, 1828; = *Zamenis* Wagler, 1830; = *Hierophis* Bonaparte, 1834; = *Chilolepis* Fitzinger, 1843; = *Eremiophis* Fitzinger, 1843; = *Euprepophis* Fitzinger, 1843; = *Haemorrhhis* Agassiz, 1844; = *Gomysoma* Agassiz, 1846; = *Bascanion* Baird et Girard, 1853; = *Masticophis* Baird et Girard, 1853; = *Coryphodon* Duméril, Bibron et Duméril, 1854; = *Platycephalus* Blyth, 1860; = *Bascanion* Cope, 1862; = *Megablades* Günther, 1865; = *Spalerosophis* Jan, 1865; = *Loxodon* Jan, 1867; = *Dolichophis* Giste, 1868; = *Acanthocalyx* Cope, 1895; = *Argyrogena* Werner, 1924). Тип рода — *Coluber jugularis* Linnaeus, 1758; современный, Европа и З. Азия. Носовые кости обычно более чем вдвое превышают по длине предчелюстную и постепенно сужаются кзади. Предлобная кость широкая; вырезка между предлобной и носовой костями очень узкая. Носовая кость широко соприкасается с лобной. Ширина лобных костей намного меньше половины их длины. Теменная и затылочная кости обычно с гребнями. Выступающая назад часть надвисочной кости явно короче половины ее общей длины. Квадратный отросток крыловидной кости длинный, узкий и образует ровную дугу с передней частью кости. Челюстных зубов 12—25, иногда

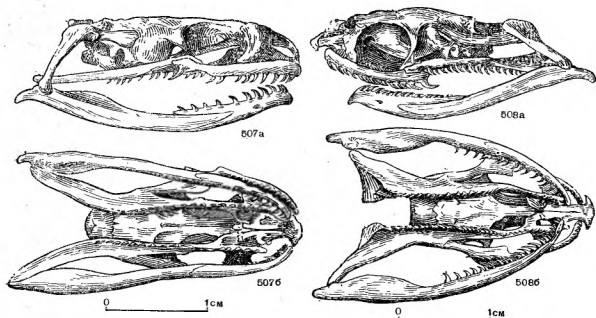


Рис. 507. *Natrix natrix* Linnaeus.

Череп: а — сбоку, б — снизу. Современный, Европа

Рис. 508. *Coluber jugularis* Linnaeus.

Череп: а — сбоку, б — снизу. Современный, Европа

постепенно увеличиваются кзади. Бороздчатых зубов нет, но задние один — два зуба увеличены и отделены от остальных диадемой. Задние туловищные позвонки без гипапофизов (рис. 508). До 50 видов. Миоцен — ныне, Европа; плиоцен — ныне, С. Америка; плейстоцен — ныне, Азия; современный, Африка, Центр. Америка. С территории СССР из плиоцена Украины известен *Coluber podolicus* (H. Meyer), 1844.

Pylmophis Rochebrune, 1880 (= *Pilemophis* Lydekker, 1888); олигоцен (? миоцен) 3. Европы. *Elape* Fitzinger, 1832 (= ? *Gonyosoma* Wagner, 1828; = ? *Periops* Wagner, 1830; = *Simus* Agassiz, 1830; = *Elaphis* Bonaparte, 1831; = *Rhinechis* Michahelles, 1832; = *Callopettis* Bonaparte, 1841; = *Calopettis* Fitzinger, 1843; = *Coelognathus* Fitzinger, 1843; = *Pantherophis* Fitzinger, 1843; = *Callipelta* Agassiz, 1846; = *Alopecophis* Gray, 1849; = *Cynophis* Gray, 1849; = ? *Churchillia* Baird et Girard, 1852; = *Compsosoma* Duméril, 1853; = ? *Georgia* Baird et Girard, 1853; = *Plagiodon* Duméril, 1853; = *Scotophis* Baird et Girard, 1853; = *Aepidea* Hallowell, 1860; = *Leptohidum* Hallowell, 1860; = *Phyllorhina* Günther, 1864; = *Allophis* Peters, 1872; = *Hemidryas* Peters et Doria, 1878; = *Spaniophis* Mocquard, 1897; = ? *Tylanthera* Cope, 1895; = *Radinopsis* Vogt,

1922); миоцен Европы; плиоцен — ныне, С. Америка; современный, Европа, Азия и С. Америка. *Malpolon* Fitzinger, 1826 (= *Coelopeltis* Wagner, 1830; = *Rhabdodon* Fleischmann, 1831; = *Caelopeltis* Bonaparte, 1841; = *Rhagerhis* Peters, 1862; = *Rhagerhis* Günter, 1866); миоцен 3. Европы; современный, Европа, Ю.-З. Азия и С. Африка. *Protropidonotus* Schlosser, 1916; миоцен 3. Европы. *Thamnophis* Fitzinger, 1843 (= *Eutainia* Baird et Girard, 1853; = *Prymnomiodon* Cope, 1860; = *Eutaenia* Cope, 1866; = *Chilopoma* Yarrow, 1875; = *Stypocemus* Cope, 1880; = *Tamnophis* Rachebrune, 1880; = *Atomarchus* Cope, 1873; = *Hemigenius* Dugès, 1888; = *Sansanosaurus* Kuhn, 1939); миоцен 3. Европы; плиоцен — ныне, С. Америка. *Drynoides* Auffenberg, 1958; *Pseudocemomorph* Auffenberg, 1963; *Paraoxybelis* Auffenberg, 1963 — все из миоцена С. Америки. *Palaeoceph* Gilmore, 1938; миоцен (? плиоцен) С. Америки. *Palaeofarancia* Auffenberg, 1963; плиоцен США. *Diadophis* Baird et Girard, 1853; *Heterodon* Latreille, 1901; *Stilosoma* Brown, 1890; плиоцен — ныне, С. Америка. *Lampropeltis* Fitzinger, 1843 (= *Pseudoeryx* Fitzinger, 1826; = *Pseudoeryx* Thon, 1838; = *Pseuderyx* Fitzinger, 1843; = *Sphenophis* Fitzinger, 1843; = *Ophibolus* Baird et Girard, 1853; = *Osceola* Baird et Girard, 1853; = *Bellophis* Lockington, 1877; = *Oreophis* Dugès, 1897; = *Triaenopholis*

Werner, 1924); плиоцен — плейстоцен С. Америки; современный, С. и Ю. Америка. *Saurophis* Brunner, 1957; плейстоцен З. Европы. *Coronella* Laurenti, 1768 (= *Wallophis* Werner, 1829; = *Pediophis* Fitzinger, 1843; = *Zacholus* Wagler, 1860; = *Psilosoma* Jan, 1862; ? = *Meizodon* Fischer, 1858); плейстоцен З. Европы; современный, Европа, Азия и Африка. *Ophedryx* Fitzinger, 1843 — плейстоцен С. Америки; современный, С. Америка и В. Азия. *Drymarchon* Fitzinger, 1843 (= *Geophis* Stendachner, 1867; = *Morena* Dugés, 1906); *Rhadinaca* Cope, 1868 — все из плейстоцена С. Америки; современные, С. и Ю. Америка. *Carphophis* Gervais, 1840; *Farrancia* Gray, 1842; *Liodytes* Cope, 1885; *Pituophis* Holbrook, 1842 (= *Pityophis* Hallowell, 1853); *Storeria* Baird et Gerard, 1853 — все плейстоцен — ныне, С. Америка. *Ptyas* Fitzinger, 1834 (? = *Korros* Boie, 1828); плейстоцен — ныне, Азия.

СЕМЕЙСТВО ELAPIDAE BOIE, 1927. АСПИДЫ

Близки к полозам, но отличаются от последних специализацией передних челюстных зубов к ядовитости (протероглифия). Челюстная кость обычно резко укорочена и несет на переднем конце мощные ядовитые зубы; желобок ядовитых зубов более или менее замкнутый. Позади ядовитых зубов на челюстной кости обычно сохраняются неспециализированные зубы. Гипапофизы развиты по всему туловищу. Хвост не уплощен с боков в связи с плавающим образом жизни. Возможно, происходят от заднебороздчатых полозов, утративших переднюю часть челюстной кости. Миоцен — ныне. Два подсемейства: Elapinae и Dendroaspinae; первые известны в ископаемом состоянии.

ПОДСЕМЕЙСТВО ELAPINAE BOIE, 1927

Челюстная кость короткая, без заднего отростка. Передние зубы нижней челюсти не увеличены. Миоцен — ныне. В ископаемом состоянии два рода.

Naja Laurenti, 1768 (= *Naia* Berthold, 1827; = *Aspis* Wagler, 1830; = *Uraeus* Wagler, 1830; = *Tomyris* Eichwald, 1831; = *Lepidon* Swainson, 1839; = *Palaeonaja* Hoffstetter, 1939); миоцен — плейстоцен З. Европы; плейстоцен — ныне. С. Африка и Ю. Азия; современный, Индонезия и Африка. *Micrurus* Wagler, 1824; плиоцен — ныне, С. и Центр. Америка.

СЕМЕЙСТВО VIPERIDAE GRAY, 1825. ГАДЮКИ

Челюстная кость резко укорочена, несет длинные трубчатые ядовитые зубы и сочленяется с предлобной костью своим передним

концом. При открывании рта челюстная кость принимает вертикальное положение и концы ядовитых зубов оказываются направленными вперед. Небная кость утрачивает наружный отросток и налегает на челюстную кость своим передним концом. Заглазничная кость невелика или отсутствует. Наружная крыловидная кость резко удлинена, надвисочная укорочена и не идет далеко за уровень затылочного сочленения. Квадратная кость всегда очень длинная. Морда часто укорочена. Гипапофизы развиты на всех туловищных позвонках и иногда сильно удлинены. Миоцен (? олигоцен) — ныне. Два подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО VIPERINAE GRAY, 1825

Челюстная кость тонкая, не вырезанная спереди (рис. 509). Заглазничная кость хорошо развита. Гипапофизы намного короче остистых отростков. Парапофизы без длинных вентральных отростков. Челюстная кость, помимо ядовитых, может иметь и обычные зубы. Миоцен — ныне. В ископаемом состоянии два рода.

Provipera Kinkelin, 1892; миоцен З. Европы. *Vipera* Laurenti, 1768 (= *Berus* Oken, 1816; *Pelias* Merrem, 1820; = *Chersea* Flemming,

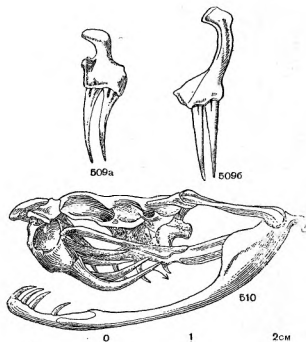


Рис. 509. Челюстная кость Viperinae (a) и Crotalinae (б). Сбоку, увеличено (Терентьев П. В., Чернов С. А., 1950)

Рис. 510. *Crotalus* Linneu. Череп сбоку. Современный, С. Америка (Gilmore, 1938)

1822; = *Cobra* Fitzinger, 1826; = *Phinaspis* Bonaparte, 1834; = *Pelias* Bell, 1839; = *Dabota* Gray, 1842; = *Chersophis* Fitzinger, 1843; = *Echidnoides* Mauduyt, 1844; = *Acridophaga* Reuss, 1927; = *Macrovipera* Reuss, 1927; = *Mesocoronis* Reuss, 1927; *Mesovipera* Reuss, 1927; = *Teleovipera* Reuss, 1927; = *Latastea* Reuss, 1929; = *Tsarevseya* Reuss, 1930; = *Latasteopa* Reuss, 1935); миоцен 3. Европы; современный, Европа, Азия и Индонезия.

ПОДСЕМЕЙСТВО CROTALINAE GRAY, 1825

Челюстная кость глубоко вырезана спереди в верхней части. Гипапофизы по длине примерно равны остистым отросткам. Диапофизы с 1. иными вентральными отростками, опускающимися ниже уровня тела позвонка. Под передними зигапофизами развиты короткие нижние отростки. Хвост часто с «погремушкой» из видоизмененных роговых чешуй. Челюстная

кость несет только ядовитые зубы (рис. 510). Миоцен — ныне. В ископаемом состоянии четыре рода.

Agkistrodon Beauvois; плиоцен — плейстоцен, С. Америка; современный, С. Америка, Азия и В. Европа. *Laophis* Owen, 1859; миоцен Греции. *Crotalus* Linnaeus, 1758 (= *Caudisoma* Laurenti, 1768; = *Crotalinus* Rafinesque, 1816; = *Uropophis* Wagler, 1830; = *Urocrotalon* Fitzinger, 1843; = *Urocrotalum* Agassiz, 1846; = *Aploaspis* Cope, 1866; = *Aechmophrys* Coules, 1875; = *Paracrotalus* Reuss, 1930); плиоцен — ныне, С. Америка; современный, Ю. Америка. *Sistrurus* Gattman, 1883 (= *Neurodromicus* Cope, 1873); плейстоцен — ныне, С. Америка.

OPHIDIA INCERTAE SEDIS

Anomalophis Auffenberg, 1960; эоцен Италии. *Ophidion* Pomel, 1853; миоцен 3. Европы.

ПОДКЛАСС ARCHOSAURIA. АРХОЗАВРЫ

История изучения

В XIX в. различные группы архозавров рассматривали как не связанные друг с другом (Owen, 1860; Zittel, 1890), и только в 1903 г. все они были объединены Осборном (Osborn, 1903) в подкласс Diapsida. Критерием для выделения этого подкласса послужило наличие двух височных дуг, и архозавры были включены в него наряду с лепидозаврами и некоторыми другими группами. Хюне (Huene, 1920) применил предложенный Копом термин «Archosauria» для группы высших диапсид, включающей крокодилов, динозавров и птерозавров. Виллстон (Williston, 1925) включил в состав архозавров и текодонтов и придал группе, понимаемой в современном объеме, ранг надотряда, повышенный позднее Ромером (Romer, 1934) до подкласса, что принимается и в настоящем издании.

Общая характеристика и морфология

В черепе характерно наличие двух височных впадин, а у большинства — и предглазничного отверстия. Передняя часть мозговой коробки хорошо окостеневает благодаря развитию парных боковых клиновидных костей и небольшого пресфеноида. Предчелюстная кость обычно сильно разрастается и у многих форм полностью отделяет носовую от челюстной кости. Верхневисочная и табличчатая кости отсут-

ствуют, а у более поздних форм исчезают также заднетеменная и заднелобная кости. Темное отверстие в рудиментарном виде сохраняется лишь у текодонтов и примитивных динозавров. Затылочный мыщелок одиночный. Обычно сохраняются узкие межптеригонидные ямы и подвижное базиптеригонидное сочленение; у крокодилов развивается вторичное небо, а крыловидные кости соединяются друг с другом на всем протяжении. У хищных архозавров нижняя челюсть обычно с боковым отверстием; вечный отросток, за исключением птицеподобных динозавров, развит слабо. Челюстные зубы текодонтичные; иногда наблюдается их редукция и развитие рогового клюва. Рудиментарные небные зубы сохраняются лишь у текодонтов.

Позвонки сильно варьируют по форме от слабо амфицельных и платицельных до процельных и опистоцельных. Интерцентры, за исключением первых шейных позвонков, отсутствуют. Шея и хвост обычно длинные. Крестцовый отдел у большинства усилен. Ребра двухголовчатые. Грудина, за исключением птерозавров и некоторых динозавров, не окостеневает. Коракиод единствены; клейтрум отсутствует; ключица с межключицей обычно утрачены, сохраняясь у немногих форм. Лобковая и седалищная кости сильно удлинены и соединяются только у вертлужной впадины (обычно прободенной), благодаря чему таз приобретает характерное трехлучевое строе-

ние. У птицетазовых динозавров и птерозавров лобковая кость образует длинный задний отросток, идущий вдоль седалищной кости, и трехлучевой таз превращается в четырёхлучевой. Задние конечности заметно длиннее передних, что связано с двуногим передвижением, но, хотя и в меньшей степени, это сохраняется у форм, вернувшихся к четвероножному хождению. У большинства конечности при движении ориентированы в вертикальной плоскости.

Плечевая кость без эпит- или эпикондиларных отверстий. На плечевой кости обычно хорошо развит дельтопекторальный гребень, а на бедренной — четвертый трохантер. Большая берцовая кость длинная и обычно массивная, а проксимальный и дистальный концы ее повернуты на 90° друг к другу; малая берцовая относительно тонкая или вообще испытывает редукцию. Число карпальных и тарзальных костей очень мало. Проксимальные элементы стопы обычно тесно соединяются с большой берцовой костью, и функционирует интертарзальное сочленение, расположенное между косточками стопы. Наружные пальцы — в кисти обычно V и IV, а в стопе I и V — испытывают частичную или полную редукцию. В этом случае у большинства в кисти самым длинным пальцем становится II, а в стопе — III. Особое строение имеют конечности птерозавров. В связи с приспособлением к полету их передние конечности превратились в крылья, а задние испытали заметную редукцию в целом.

Многие формы имели кожный панцирь.

Двуногое передвижение у архозавров возникло, вероятно, с приспособлением к жизни на открытых пространствах, где двуногая (более высокая) поза обеспечивает больший кругозор. Приспособление к двуножному передвижению особенно резко выражено у хищных динозавров, а из растительноядных бипедальными остались только орнитомимиды.

По способу размножения архозавры были яйцекладущими животными, но возможно, что некоторые водные формы были живородящими. Забота о потомстве, характерная для птиц и имеющаяся у крокодилов, возможно, была присуща и другим архозаврам. Высшие архозавры (динозавры и птерозавры) могли быть теплокровными.

Принципы систематики

Разделение архозавров на надотряды основано на таких признаках, как строение черепа (черепные впадины, сохранение в черепе костей, свойственных древним группам, наличие или отсутствие вторичного неба и т. д.), строе-

ние плечевого пояса (наличие или редукция ряда костей в нем) и строение таза (прободенность вертлужной впадины, расположение по отношению к ней лобковой кости и пр.), преобразование передних конечностей в крылья (птерозавры) и т. д.

Четыре надотряда: Thecodontia, Crocodilia, Dinosauria и Pterosauria.

Историческое развитие

Вопрос о происхождении архозавров сложный и дискуссионный. Наиболее убедительной кажется точка зрения Ромера (Romer, 1956), считающего предками архозавров мелких ящерообразных пермских эозухий, обладавших двумя височными впадинами, а в остальном по строению своего черепа (скелет эозухий известен плохо) стоящих очень близко к прогрессивным котилозаврам — калпориам и низшим зверообразным — пеликозаврам, что не исключает возможности рассматривать и эти группы в качестве предков для архозавров. Объем группы эозухий разные авторы понимают по-разному, так же как спорным является и само положение пермских эозухий в подклассе лепидозавров, если их считать прямыми предками архозавров.

Что касается происхождения надотрядов архозавров, то, по-видимому, исходной группой являются текодонты (триас), от которых произошли не только крокодилы (верхний триас — ныне), динозавры (верхний триас — мел), и птерозавры (юра — мел), но и птицы. Последнее обстоятельство дает основание некоторым авторам (Хюне) рассматривать птиц в составе архозавров, тем более, что морфологически птицы более разнообразны, чем, например, один надотряд динозавров. Архозавры, за исключением крокодилов, — вымершая группа, но в мезозое она была наиболее многочисленной и широко распространенной на всем Земном шаре не только среди пресмыкающихся, но и среди всех наземных позвоночных. Архозавры заселили сушу (леса и открытые пространства — главным образом последние), воды (как пресные, так и морские, но в основном первые) и воздух. Помимо специфических приспособлений, архозавры дали биологические прообразы представителей двух более высокоорганизованных классов — птиц и млекопитающих — и экологически замещали их в мезозое. Птицы и млекопитающие в силу своей малочисленности и ограниченности в распространении не могли успешно конкурировать с архозаврами в мезозое и стали быстро развиваться лишь в кайнозое, после массового вымирания архозавров.

Стратиграфическое распространение архозавров

[illegible]

НАДОТРЯД THECODONTIA. ТЕКОДОНТЫ

Наземные и водные хищные пресмыкающиеся длиной от 15—20 см до 4—5 м. Череп длинный и узкий, с носовыми отверстиями, расположенными близ переднего конца морды (*Pseudosuchia*) или между глазницами (*Phytosauria*). Предглазничное отверстие и обе височные ямы всегда хорошо развиты. Лобная и теменная кости парные. Вторичного неба нет; базилтеригонное сочленение подвижное. Иногда сохраняется верхняя крыловидная кость. Нижняя челюсть длинная и тонкая, без венечного отростка, обычно с хорошо выраженным боковым отверстием. Зубы конические, сжатые с боков, часто зубчатые по переднему и заднему краям. Обычно имеется семь — восемь шейных, 18 спинных и два крест-

цовых позвонка. Позвонки амфицельные или платицельные. Ребра двухголовчатые, как исключение передние туловищные ребра могут быть трехголовчатыми. В плечевом поясе сохраняются межключица и обычно ключица. Тазовый пояс трехлучевой, подвздошная кость умеренно разрастается назад, лобковая кость участвует в образовании вертлужной впадины. Конечности пятипалые. Четвертый трохантер бедренной кости развит несильно, проксимальные косточки стопы (пяточная и таранная) неплотно связаны с большой берцовой. У многих на спине развивается панцирь из продольных рядов небольших пластин. В. пермь — триас. Два отряда.

ОТРЯД PSEUDOSUCHIA. ПСЕВДОЗУХИИ

Ноздри расположены на конце морды; предчелюстная кость разрастается назад и обычно отснимает челюстную кость от нижнего края ноздри. Носовые кости длинные. Иногда сохраняются щелевидные межтеригонидные ямы. Обычно развиты большие небные отверстия. Позвонки амфицельные. Шейные ребра длинные. Коракиод прободен отверстием. Лобковая кость отогнута книзу. Задние конечности всегда намного длиннее передних. Как правило, наземные животные, часто приспособленные к двуголому передвижению. В. пермь — триас. Шесть семейств.

СЕМЕЙСТВО PROTEROSUCHIDAE HUENE, 1914

(= *Erythrosuchidae* Watson, 1917)

Примитивные псевдозухии с удлиненным черепом и загнутой вниз мордой. Теменные кости широкие. Обычно сохраняются теменное отверстие и заднетеменная кость. Квадратная кость наклонена назад. Имеется верхняя крыловидная кость. Боковое отверстие в нижней челюсти может отсутствовать. Зубы в ряде случаев прирастают к краям альвеол и тогда внешне становятся очень сходными с акродонтными. Иногда сохраняются небные зубы. Передние спинные ребра могут быть трехголовчатыми. По способу передвижения — четвероногие формы. Панциря нет. В. пермь — триас.

Chasmatosaurus Haughton, 1924 (? = *Ankistrodon* Huxley, 1865; ? = *Epicampodon*

Lydekker, 1885). Тип рода — *Chasmatosaurus vanhoepeni* Haughton, 1924; п. триас (зона *Lystrosaurus*), Ю. Африка. Череп низкий и длинный, с резко загнутой вниз мордой. В предчелюстной кости восемь зубов. Лобные кости не достигают переднего края предлобных. Глазница округлая, маленькая. Имеются теменное отверстие, заднетеменная кость и небные зубы. Нижняя челюсть без бокового отверстия. Зубы прирастают к краям альвеол. Длина черепа до 40 см (рис. 511). Три вида. Н. триас Ю. Африки, Китая и Индии.

Archosaurus Tatarinov, 1960. Тип рода — *A. rossicus* Tatarinov, 1960; в. пермь (татарский ярус, IV зона), СССР (Владимирская обл.). Морда слабо загнута вниз. В предчелюстной кости восемь зубов, передние резко увеличены. Лобные кости заходят далеко вперед за уровень переднего края предлобных. Глазница округлая. Сохраняются маленькое теменное отверстие и межтеменная кость (рис. 512). Один вид.

Chasmatosuchus Huene, 1940. Тип рода — *Ch. rossicus* Huene, 1940; н. триас (ветлужская серия), СССР (Вологодская обл.). Зубы сильно сжатые с боков, треугольные и зубчатые по переднему и заднему краям, прирастающие к краям альвеол. Позвонки удлиненные, слабоогнутые, с килем на вентральной поверхности. Остистый отросток расположен на задней половине позвонков. Передние

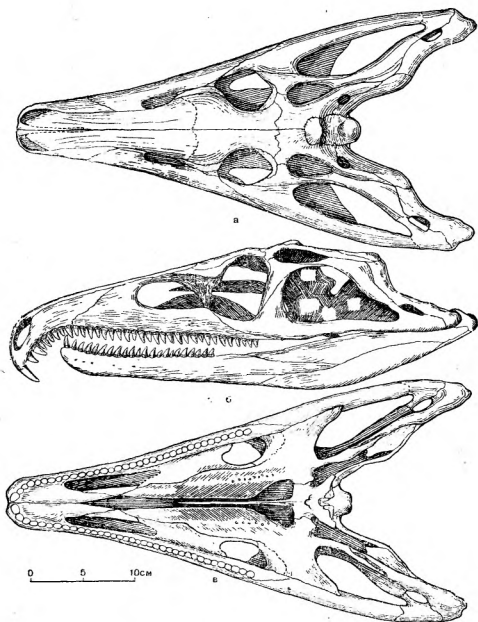


Рис. 511. *Chasmatosaurus vanhoepeni* Naughton.

Череп: а — сверху, б — сбоку, в — снизу. Н. триас Ю. Африки (Brofli, Schröder, 1934)

спинные ребра трехголовчатые (рис. 513). Два — три вида. Н. триас (ветлужская серия) Европейской части СССР.

Erythrosuchus Broom, 1905 (= ? *Dongusia* Huene, 1940; = *Garjainia* Otschev, 1958; = *Vjuschkovia* Huene, 1959). Тип рода — *Erythrosuchus africanus* Broom, 1905; н. триас (зона Synognathus), Ю. Африка. Очень крупный протерозух с черепом длиной от 40 см до 1 м. Череп высокий, с вырезкой между пред-

челюстной и челюстной костями. В предчелюстной кости пять зубов. Глазница высокая, заостряющаяся кверху: предлобные кости очень большие, широко перекрывают лобные. На заглазничной кости шероховатое утолщение. На крыше черепа в области теменного отверстия глубокая ямка. Базисфеноид срастается с основной затылочной костью и несет горизонтальный гребень. Нижняя челюсть с боковым отверстием. Шейных позвонков семь.

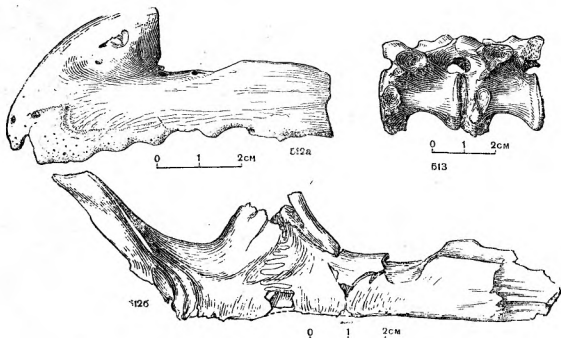


Рис. 512. *Archosaurus rossicus* Tatarinov:
а — предчелюстная кость снаружи; б — фрагмент крыши черепа сверху. В. пермь СССР (Владимирская обл.) (Татарinov, 1960)

Рис. 513. *Chasmatosuchus rossicus* Huene.
Передние туловищные позвонки. Н. триас СССР (Вологодская обл.) (Huene, 1940)

спинных 18, крестцовых — два. Передние спинные ребра трехголовчатые; обе головки задних спинных ребер сочленяются с невралной дугой, выше тела позвонка (рис. 514). Четыре вида. Н. триас Ю. Африки и Приуралья. Возможно, встречается и в низах ср. триаса Приуралья.

Seemannia Huene, 1958; н. триас З. Европы. *Proterosuchus* Broom, 1903; *Elaphrosuchus* Broom, 1946 — оба из н. триаса Ю. Африки. *Shanisuchus* Young, 1960; н. триас Китая. *Cuyoosuchus* Reig, 1961; н. триас Аргентины. ? *Dasygnathoides* Kuhn, 1963 (= *Dasygnathus* Huxley, 1877); в. триас З. Европы.

СЕМЕЙСТВО ELACHISTOSUCHIDAE HUENE, 1956

Очень мелкие, четвероногие по способу передвижения псевдозухии с большими височными ямами и теко-акродонтичными зубами. Теменное отверстие не сохраняется. Нижняя челюсть без бокового отверстия. Зубы мелкие, изодонные, многочисленные. Парные конечности короткие. Панциря нет. В. триас.

Elachistosuchus Janensch, 1949; в. триас З. Европы.

СЕМЕЙСТВО ORNITHOSUCHIDAE BOULENGER, 1903

Мелкие, двуногие по способу передвижения псевдозухии со спинным панцирем из парного ряда костных пластинок. Череп умеренно удлиненный, с вертикальной квадратной костью. Теменного отверстия нет. Крыловидные кости соприкасаются на значительном протяжении, и межптеригонидные ямы редуцированы. Как исключение сохраняются небные зубы. Нижняя челюсть с боковым отверстием. Задние конечности в полтора — два раза длиннее передних; IV и V пальцы стопы редуцированы. Триас.

Euparkeria Broom, 1913. Тип рода — *E. capensis* Broom, 1913; н. триас (зона Cynognathus), Ю. Африка. Череп сравнительно массивный, длиной около 9 см. Предчелюстная кость полностью отделяет челюстную от края ноздри. Ноздря и глазницы округлые. Сохраняются рудиментарные небные зубы. В предчелюстной кости три зуба, в челюстной — 12. Ребра с крючковидными отростками. Лобковая кость короткая и широкая, резко отогнутая книзу, седалищная — широкая. Задние конечности всего в полтора раза длиннее передних (рис. 515). Один вид.

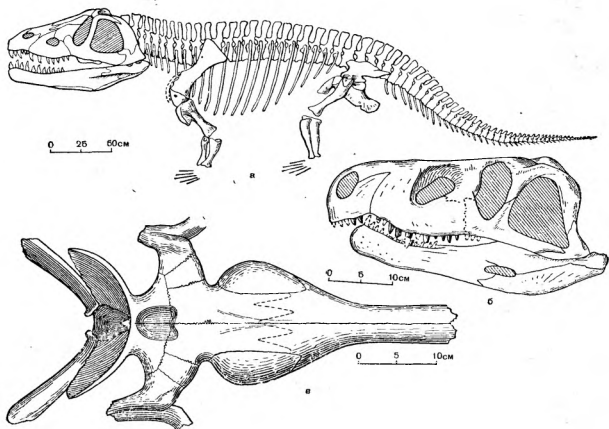


Рис. 514. *Erythrosuchus* Broom:

а — реконструкция *E. africanus* Broom; и. триас Ю. Африки; б — череп *E. primus* (Otschev) сбоку; и. триас СССР (Оренбургская обл.); в — крыша черепа *E. triplicostatus* (Huene) сверху; и. триас СССР (Оренбургская обл.) (а — Huene, 1910; б — Otschev, 1958; в — Татаринцов, 1961).

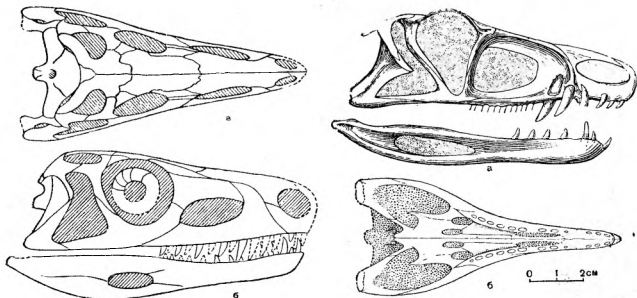


Рис. 515. *Euparkeria capensis* Broom.

Череп: а — сверху, б — сбоку (x7/8). И. триас Ю. Африки (Broom, 1913)

Рис. 516. *Ornithosuchus woodwardi* Newton.

Череп: а — сбоку, б — снизу. В. триас З. Европы (Broom, 1913)

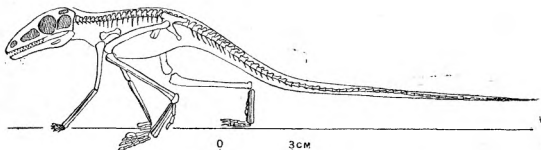


Рис. 517. *Scleromochlus taylori* Woodward.

Реконструкция. Ср. триас (ниже верхнего) З. Европы (Huene, 1956)

Ornithosuchus Newton, 1893. Тип рода — *O. woodwardi* Newton, 1893; в. триас, Шотландия. Череп легко построенный, с большими предглазничными отверстиями и удлиненными дорсовентрально глазницами. Ноздри большие, овальные, челюстные кости достигают их краев. Нижняя височная яма резко сужена в верхней половине. Небных зубов нет, челюстные зубы тонкие, острые. В предчелюстной кости три зуба, в челюстной — девять. По-видимому, имеется три крестцовых позвонка. Седалищная кость заострена на конце. Задние конечности вдвое длиннее передних (рис. 516). Два вида. В. триас З. Европы.

Browniella Broom, 1913; в. триас Ю. Африки. *Parringtonia* Huene, 1939; *Mandasuchus* Charig, 1958; *Teleocrater* Charig, 1959 — все из ср. триаса В. Африки. *Cerritosaurus* Price, 1946; ? *Rhadinosuchus* Huene, 1938 — оба из ср. триаса Ю. Америки. *Erpetosuchus* Newton, 1893 (= *Herpetosuchus* Broom, 1906); *Saltoposuchus* Huene, 1920; ? *Dyoplax* Fraas, 1867 — все из в. триаса З. Европы. *Hesperosuchus* Colbert, 1952; ? *Stegomosuchus* Huene, 1922 — оба из в. триаса С. Америки.

Ромер (Romer, 1956) относит р. *Dyoplax* к примитивным крокодилам Protosuchia.

СЕМЕЙСТВО SCLEROMOCHLIDAE HUENE, 1914

Очень мелкие, двуногие по способу передвижения псевдозухии, лишенные панциря. Череп умеренно удлиненный, легко построенный, с вертикальной квадратной костью. Теменного отверстия нет; глазница округлая, большая; предглазничное отверстие велико. Небных зубов нет. Нижняя челюсть с боковым отверстием. Туловище укорочено (20 предкрестцовых позвонков), в крестце четыре позвонка. Лобковая и седалищная кости длинные и тонкие. Конечности длинные и тонкие, задние — в полтора раза длиннее передних. Кисть короткая, с укороченными наружными пальцами, лишенными когтей. Стопа с очень удлиненными метатарзальными косточками, I па-

лец стопы укорочен и направлен в сторону. Возможно, древесные животные. В. триас.

Scleromochlus Woodward, 1907. Тип рода — *S. taylori* Woodward, 1907; в. триас З. Европы (рис. 517).

СЕМЕЙСТВО SPHENOSUCHIDAE HUENE, 1922

Формы, переходные по строению между двуногими псевдозухиями и примитивными крокодилами. Предчелюстная кость короткая и, возможно, не вклинивается между ноздрями; последние подразделены сзади носовыми костями. Челюстная кость не достигает ноздри. Предглазничное отверстие маленькое. Теменного отверстия нет, теменные кости узкие. Заднелобной кости нет. Квадратная кость вертикальная. Межптеригонидных ям нет, но развиты большие небные отверстия. Небных зубов нет. Коракоид удлиненный, ключица утрачена. Задние конечности намного сильнее передних. Возможно, имеется спинной панцирь. В. триас.

Sphenosuchus Haughton, 1915. Тип рода — *S. acutus* Haughton, 1915; в. триас, Ю. Африка. Длина черепа около 20 см. Теменные кости образуют сагиттальный гребень. В предчелюстной кости три зуба, в челюстной 12. Коракоидное отверстие представлено вырезкой. Панцирные щитки скульптурные (рис. 518). Один вид.

Microchamps Young, 1944; в. триас Китая.

СЕМЕЙСТВО STAGONOLEPIDAE AGASSIZ, 1843

Средней величины и крупные (до 5 м) крокодилообразные панцирные псевдозухии. Череп маленький, узкий, с заостренным рылом. Ноздри очень большие, ограниченные сзади челюстной костью. Квадратная кость низкая, наклоненная вперед. Теменного отверстия нет; верхняя височная яма обращена наружу, нижняя височная яма уменьшена в размерах в результате вторичного соединения заглазничной

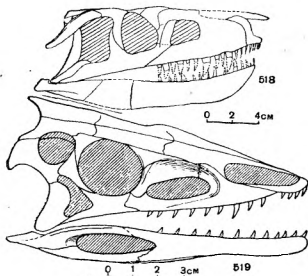


Рис. 518. *Sphenosuchus acutus* Houghton.
Череп сбоку. В. триас Ю. Африки (Houghton, 1915)

Рис. 519. *Aetosauros ferratus* Fraas.
Череп сбоку. В. триас З. Европы (Huene, 1920)

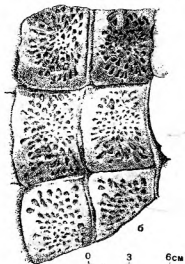
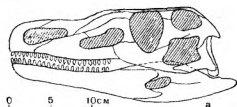


Рис. 520. *Stagonolepis robertsoni* Huxley:
а — череп сбоку; б — панцирные пластинки.
В. триас З. Европы (а — Hoffstetter, 1955;
б — Huxley, 1859)

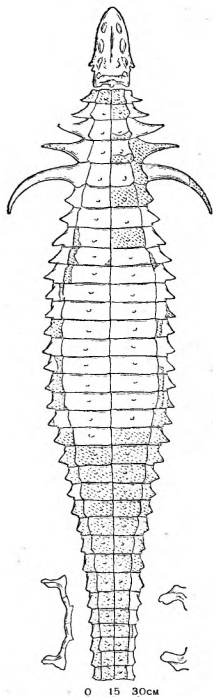


Рис. 521. *Typothorax spurensis* (Case).
Реконструкция. В. триас США (Case, 1922)

и чешуйчатой костей. Заднелобная кость сохраняется. Межптеригонидные ямы редуцированы, небные зубы утрачены. Передняя часть челюстей лишена зубов и слегка изогнута вверх. Нижняя челюсть с боковым отверстием. Зубы изодонтные, в верхней челюсти до 18 зубов, в нижней — до 10. Шейных позвонков девять, спинных 16, крестцовых — два. Подвздошная кость с передним отростком. Лобковая кость с двумя отверстиями. Задние конечности в полтора — два раза длиннее передних. Кисть и стопа пятипалые, но наружные (V) пальцы укорочены. Панцирь из сегментально расположенных спинных пластин, боковых пластин, часто снабженных шипами, и из более мелких ventральных элементов. Ср. — в триас.

Aetosaurus Fraas, 1877. Тип рода — *A. feratus* Fraas, 1877; в. триас, Германия. Сравнительно мелкие (около 1 м) формы. Череп относительно большой, с коротким рылом, большими предглазничными ямами и глазами и сравнительно маленькими и овальными верхними височными ямами. В предчелюстной кости четыре очень коротких зуба, в челюстной кости 9—10 зубов, в нижней челюсти семь — восемь. Коронки зубов слегка сжатые с боков и изогнутые. Спинные панцирные пластинки с радиальной скульптурой, брюшные — мелкие; число их в поперечном ряду может достигать 12 (рис. 519). Два вида. В. триас 3. Европы.

Stagonolepis Agassiz, 1845. Тип рода — *S. robertsoni* Agassiz, 1845; в. триас, Шотландия. Близок к *Aetosaurus*, от которого отличается более крупными размерами (до 3 м), относительно меньшей величиной черепа с укороченной задней частью, несколько большими размерами верхних височных и меньшими размерами глазниц, большим наклоном вперед квадратной кости, удлинением беззубой части челюстей и более широкой панцир-

ными пластинками на брюхе, образующими не более восьми продольных рядов. В предчелюстной кости пять мелких зубов, в челюстной — 11, в нижней челюсти их 10 (рис. 520). Один вид.

Typothorax Cope, 1875 (= *Episcoposaurus* Cope, 1888; ? = *Acomposaurus* Mehl, 1915). Тип рода — *Typothorax coccinarum* Cope, 1875; в. триас, США. Череп сравнительно низкий, с удлиненной беззубой частью челюстей. Ноздря намного длиннее предглазничного отверстия. Глазница несколько сжата дорсо-вентрально, округлая. Зубы тупые, конические, в предчелюстной кости три зуба, в челюстной 9—10, в нижней челюсти семь зубов. Плечевая кость с эктапикондильярным отверстием. Пластинки спинного панциря с ямчатой скульптурой, боковые пластинки с длинными шипами, развитыми по всему телу от головы до середины хвоста (рис. 521). Два — три вида. В. триас С. Америки. Сомнительные остатки указаны для в. триаса 3. Европы и Ю. Азии.

Stagonosuchus Huene, 1938; ср. триас В. Африки. ? *Anisodontosaurus* Welles, 1947; *Arizona* Welles, 1947 — оба из ср. триаса С. Америки. *Aetosauroides* Casamiquela, 1960; *Argentininosuchus* Casamiquela, 1960; *Hoplitosaurus* Huene, 1938 (= *Hoplitosuchus* Huene, 1938); *Prestosuchus* Huene, 1938; *Procerosuchus* Huene, 1938; *Rauisuchus* Huene, 1938 — все из ср. триаса Ю. Америки. *Desmatosuchus* Case, 1920; ? *Dolichobrachium* Williston, 1904; ? *Stegomus* Marsh, 1866 — все из в. триаса С. Америки. ? *Platyognathus* Young, 1944; в. триас Китая. Кроме того, отпечатки следов *Chirotherium* Steckler, 1824; триас 3. Европы и С. Америки. *Brachychirotherium* Beurlen, 1950; в. триас 3. Европы.

Ромер (Romer, 1956) относит род *Platyognathus* к примитивным крокодилам *Prolosuchia*.

ОТРЯД PHYTOSAURIA. ФИТОЗАВРЫ

(= Parasuchia)

Пресноводные крокодилообразные текодонты с удлинением рылом и отодвинутыми далеко назад ноздрями. Рыло образовано разросшимися предчелюстными костями и обычно не достигает края ноздрей, окаймленных носовыми костями и *seriopaxillaria*. Носовые кости сравнительно короткие. Предглазничные отверстия небольшие. Крыловидные кости почти на всем протяжении соприкасаются друг с другом, и межптеригонидные ямы сохраняют-

ся лишь в области базиптеригонидного сочленения. Небные отверстия маленькие, щелевидные. Позвонки платицельные. Шейные ребра короткие. Коракоид не прободен отверстием. Лобковая кость короткая, очень широкая и не отогнутая вниз. Задние конечности лишь немного длиннее передних. Всегда развит кожный панцирь. Размеры до 5—6 м и более. Триас. Одно семейство.

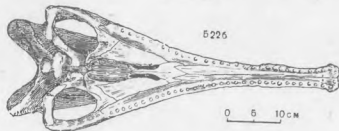
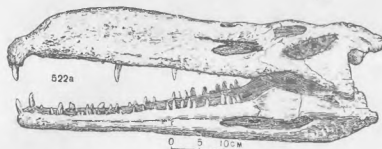


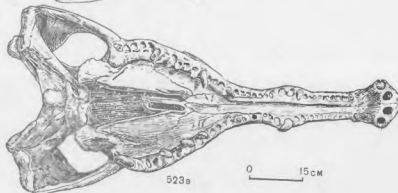
Рис. 522. *Phytosaurus kapffii* (Meyer).

Череп: а — сбоку, б — снизу. В. триас З. Европы (Zittel, 1932)



Рис. 523. *Ruitodon gregorii* (Camp).

Череп: а — сбоку, б — сверху, в — снизу. В. триас США (а — Colbert, 1947; б, в — Camp, 1930)



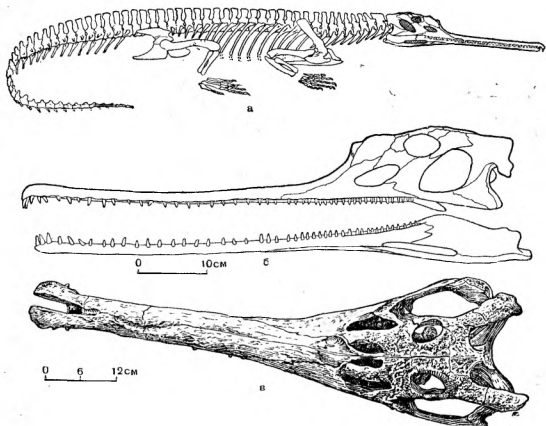


рис. 524. *Belodon* Meyer:

а — реконструкция *B. planirostris* (Meyer); б — череп *B. planirostris* Meyer сбоку; в — череп *B. plieningeri* Meyer сверху. В. триас. З. Европы (а, б — Romer, 1945; в — Huene, 1911)

СЕМЕЙСТВО PHYTOSAURIDAE JAEGER, 1828

Кости черепа сильно скульптурированы. Носовые отверстия щелевидные, расположенные очень высоко, septomaxillaria образует часть межносовой перегородки. Хоаны расположены под ноздрями. Глазницы обращены дорсально. Теменного отверстия нет. Морда на конце обычно расширена и слегка загнута вниз и несет удлинненные зубы. Небные зубы утрачены. Брюшной панцирь плохо развит. Триас.

Phytosaurus Jaeger, 1828 (= *Cubicodon* Jaeger, 1828; = *Cylindricodon* Jaeger, 1828; = *Nicrosaurus* Graas, 1866; = *Lophoprosopus* Mehl, 1915; = *Brachysuchus* Case, 1929; ? = *Parasuchus* Huxley, 1870; ? = *Coburgosaurus* Heller, 1954). Тип рода — *Phytosaurus cylindricodon* Jaeger, 1828; в. триас, Германия. Морда очень высокая и сравнительно короткая, с сильно скульптурированным срединным гребнем. Глазницы расположены над уровнем передней части нижней височной ямы; чешуйчатые кости разрастаются назад за уровень верхних височных ям, небольших по размерам и обращенных назад. Передние зубы округлые в по-

перечном сечении, задние сжаты с боков. Спинальный панцирь из парного ряда поперечно-расширенных скульптурированных пластинок, бока и брюхо покрыты мелкими пластинками (рис. 522). Три — четыре вида. В. триас З. Европы, С. Америки и Индии (?).

Rutiodon Emmons, 1856 (= *Compsosaurus* Leidy, 1857; = *Omosaurus* Leidy, 1857; = *Rhytidodon* Cope, 1886; = *Metarhinus* Jaekel, 1910; = *Machaeroprotopus* Mehl, 1916; = *Leptosuchus* Case, 1922; = *Pseudopalatus* Mehl, 1928; ? = *Heterodontosuchus* Mehl, 1916). Тип рода — *Rutiodon carolinensis* Emmons, 1856; в. триас США (Каролина). Очень крупный высокорылый фитоавр с черепом длиной до 1,5 м. Рыло постепенно понижается кпереди и не образует срединного гребня. Носовые отверстия открываются на возвышении, образованном носовыми костями и поднимающимися выше уровня крышки черепа. Предглазничное отверстие щелевидное. Глазницы округлые, расположены над уровнем средней части нижних височных ям. Чешуйчатые кости разрастаются далеко назад за уровень верхних неболь-

ших височных ям, обращенных назад. Спинной панцирь из треугольных костных пластинок (рис. 523). Более 10 видов. В. триас С. Америки, 3. Европы и Индии.

Belodon Meyer, 1842 (= *Mystriosuchus* Fraas, 1896; = *Termatosaurus* Plöner, 1844). Тип рода — *Belodon planirostris* Meyer, 1863; в. триас, Германия. Средней величины фитофаг (длина черепа 60—90 см) с длинным и низким рылом, резко обособленным от задней части черепа. Морда на конце расширена ложечкообразно: поззиды расположены над предглазничными отверстиями; глазницы над уровнем передней половины нижних височных ям, верхние височные ямы сравнительно большие. Зубы маленькие гомодонтные бороздчатые. Наружный панцирь состоит из округлых

спинных пластинок и полигональных брюшных (рис. 524). Два — три вида. В. триас 3. Европы.

Mesorhinus Jaekel, 1910; н. триас 3. Европы. *Angistorhinops* Huene, 1922; *Francosuchus* Kuhn, 1932 (= *Ebrachosaurus* Kuhn, 1936; = *Ebrachosuchus* Kuhn, 1936); *Rileya* Huene, 1902 (? = *Palaeosaurus* Riley et Stutchbury, 1836) — все из в. триаса 3. Европы. *Pachysuchus* Young, 1951; в. триас Китая, *Angistorhinus* Mehl, 1914; *Clepsysaurus* Lea, 1853 (= *Clepsysaurus* Emmons, 1856; = *Centemodon* Lea, 1856; = *Eurydorus* Leidy, 1859; = *Palaeoconus* Cope, 1877; = *Suchoprius* Cope, 1877); *Palaeorhinus* Williston, 1904 (= *Promystriosuchus* Case, 1922) — все из в. триаса С. Америки.

НАДОТРЯД CROCODILIA. КРОКОДИЛЫ

История изучения

Ископаемые крокодилы впервые были описаны Кювье (Cuvier, 1824). Гексли (Huxley, 1875) выявил значение положения внутренних поззидей для систематики и филогении крокодилов и разделил их на три подотряда: *Parasuchia*, *Mesosuchia* и *Eusuchia*. Подотряд *Mesosuchia* объединял мезозойских, а *Eusuchia* — преимущественно кайнозойских крокодилов, у которых вторичное небо образовано не только небными, но и крыловидными костями. *Parasuchia* резко отличаются от настоящих крокодилов отсутствием вторичного неба, смещением поззидей далеко назад и наличием больших предглазничных отверстий, и теперь их относят к *Thecodontia*.

Фраас (Fraas, 1902) предложил выделить из состава мезозухий морских крокодилов типа *Metriorhynchus*. Мук (Moock, 1934), Кольберт (Colbert, 1946) и Ромер (Romer, 1956) придают этой группе ранг подотряда. Однако Келлин (Kälin, 1955) считает выделение талаттозухий нецелесообразным.

Мук (Moock, 1934) выделил примитивных верхнетриасовых крокодилов в особый подотряд *Protosuchia*. Позднее Симпсон (Simpson, 1937) описал своеобразных эоценовых крокодилов Ю. Америки, приспособившихся до известной степени к наземному образу жизни, и выделил их в особый подотряд *Sebecosuchia*. С тех пор система крокодилов не претерпела особых изменений.

С территории СССР остатки крокодилов до сих пор почти не изучены. Из меловых и третичных отложений Казахстана известны многочисленные панцирные пластинки аллигаторов,

кроме того, из верхнего мела Крыма были описаны остатки крокодила рода *Thoracosaurus*.

Общая характеристика и морфология

Земноводные или водные четвероногие архозавры с широким и длинным черепом, короткой шеей, короткими парными конечностями и длинным и сжатым с боков хвостом — главным плавательным органом. Череп обычно скульптурирован. Наружные поззиды располагаются на конце более или менее удлинённой морды и обычно сливаются. Внутренние поззиды отодвигаются далеко назад благодаря развитию вторичного неба из предчелюстных, челюстных, небных и (*Eusuchia*) крыловидных костей. Предчелюстные, а реже и челюстные кости могут соединяться дорсально поззиды поззидей, отсняя от них носовые кости. Лобные и теменные кости сливаются, теменное отверстие нет. Часто развиваются дополнительные кости у верхнего края глазницы (*os palpebrale*). Предглазничное отверстие утрачено, реже редуцировано. Заглазничная дуга обычно глубоко погружена (вогнута) и лишена скульптуры. Квадратная кость обычно наклонена назад. Эпиптеригонд утрачен. Вазиптеригондное сочленение неподвижное. Боковое отверстие в нижней челюсти иногда исчезает. Зубы многочисленные, конические, сжатые с боков и обычно с киями по переднему и заднему краю (рис. 525).

Позвонки амфицельные, платицельные, или процельные. Обычно имеется девять шейных, 14—15 спинных, два крестовых и 30—40 хвостовых позвонков. Интерцентры атланта и

эпистрофея срастаются и иногда образуют зубовидный отросток эпистрофея (рис. 526).

Ребра двухголовчатые. В плечевом поясе ключицы исчезают. Грудина остается хрящевой. В тазовом поясе интересно обычное отеснение лобковых костей от вертлужной впадины, которая, за исключением *Protosuchia*, образована седалищными и подвздошными костями. Передние конечности ланного короче задних, пятипалые, но IV и V пальцы кисти лишены ногтей, и IV палец состоит всего из четырех фаланг. Задние конечности четырехпалые, с рудиментом V пальца (рис. 527). Пяточная и таранная кости сохраняют самостоятельность, но в стопе функционирует интертарзальное сочленение. Обычно имеется хорошо развитый панцирь из костных пластин на спине и брюхе.

Принципы систематики

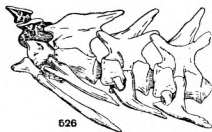
Разделение крокодилов основывается на таких признаках, как степень развития вторичного неба, строение позвонков (амфицельность, платицельность или процельность) и общая конструкция черепа (высокий и узкий или длинный и уплощенный). Нами принято разделение надотряда *Crocodylia* на четыре отряда: *Protosuchia*, *Mesosuchia*, *Sebecosuchia* и *Eusuchia*.

Историческое развитие

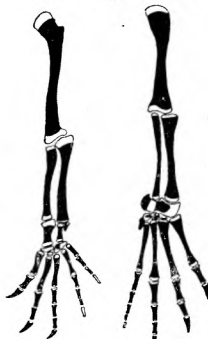
В настоящее время общепризнано, что крокодилы происходят от примитивных псевдозухий, приспособившихся до известной степени

к двуполому передвижению, и что их возврат к четвероногому передвижению связан с переходом к водному образу жизни. На вторичность четвероногого передвижения указывают трехлучевая форма таза и редукция наружного (V) пальца стопы крокодилов. С приспособлением к водному образу жизни связывают прогрессивное развитие вторичного неба, делающие возможным заглатывание крокодилами пищи в воде.

Древнейшие крокодилы — позднетриасовые *Protosuchia* еще сохраняют много общего с псевдозухиями и отличаются от них главным образом развитием вторичного неба и редукцией предглазничного отверстия. Особенно близ-



526



527a

527b

Рис. 526. Передние шейные позвонки *Crocodylus Laurenti* (Goodrich, 1930).

Рис. 527. Конечности *Alligator mississippiensis* Daudin:

а — передняя конечность; б — задняя конечность. Схема. Хрящ обозначен белым (Кэпп, 1955)

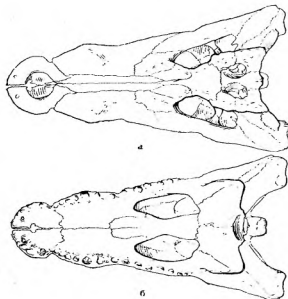


Рис. 525. Череп *Crocodylus niloticus* Laurenti:

а — сверху, б — снизу (Meek, 1921)

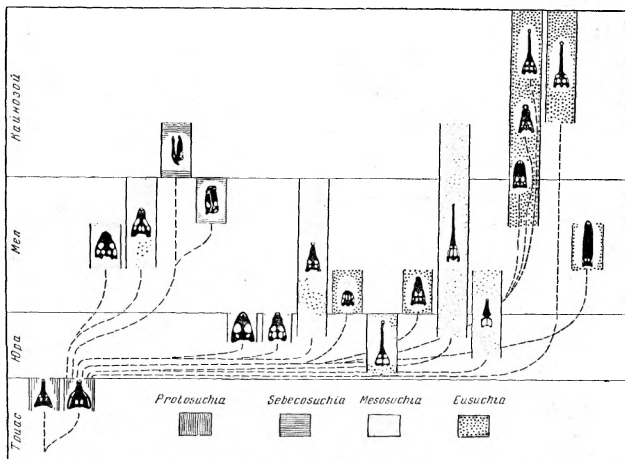


Рис. 528. Схема филогенеза крокодилов (Kälin, 1955)

ки к протоухам верхнетриасовые псевдохухи типа Spinosuchidae, у которых, как и у примитивных крокодилов, носовые кости вклиниваются между терминально расположенными носовыми отверстиями. Квадратно-скуловая кость очень невелика, в плечевом поясе утрачена ключица и имеются скульптурные пластинки спинного панциря. Протоухи стоят в основании филогенетического ствола крокодилов (рис. 528).

Для мезозухов, типичных для юры и мела, характерно сравнительно слабое развитие вторичного нёба, в образовании которого не участвуют крыловидные кости, и платицеальность позвонков. Наблюдается дифференцировка крокодилов на два главных экологических типа: сравнительно короткомордые формы с маленькой верхней височной ямой и сильными клыками, ведущие активно хищный образ жизни, и длинномордые формы с большой верхней височной ямой и сравнительно слабыми однородными зубами, питавшиеся преимущественно рыбами. Центральную группу корот-

комордых мезозухов образуют семейства Atryposauridae и Goniopholididae. Отдаленным родством с этой группой связаны, появившиеся уже в раннеюрскую эпоху морские длинномордые крокодилы Teleosauridae. Более высокая степень приспособления к жизни в морях характеризует сем. Metriorhynchidae, представители которого обладали ластовидными парными конечностями, гетероцеркальным хвостовым плавником и утратили панцирь. Обе группы морских крокодилов вымерли в раннемеловую эпоху. Параллельную ветвь морским крокодилам образуют длинномордые пресноводные мезозухи сем. Pholidosauridae.

Уклоняющиеся группы короткомордых мезозухов, характеризующиеся переходом до известной степени к наземной жизни, составляют семейства Libycosuchidae и Notosuchidae. Наиболее глубоким приспособлением к наземному образу жизни обладали короткомордые высокоголовые себекозухи, сохранявшие в строении много примитивных признаков, и происходящие или от ранних мезозухов, или даже от протоухов.

Крокодилы современного типа — эвзухии, появившиеся в позднемеловую эпоху, представляют собой группировку, выделенную по «горизонтальному» принципу. Их характеризует удлинение вторичного нёба, в состав которого вошли и крыловидные кости, и прочность позвонков. По-видимому, эвзухии

связаны в происхождении с мезозойскими гонофолидами. Наиболее уклоняющейся группой эвзухий являются позднемеловые *Stomatosuchidae* — гигантские крокодилы с крайне уплощенным черепом и редуцированными зубами.

ОТРЯД PROTOSUCHIA. ПЕРВИЧНЫЕ КРОКОДИЛЫ

Примитивные крокодилы со сравнительно высоким черепом и умеренно удлиненной мордой. Ноздри более или менее разделены. Предглазничного отверстия нет; глазницы обращены более латерально, чем у большинства других крокодилов. Верхняя височная яма невелика, и лобная кость не достигает ее края. Вторичное нёбо короткое. Позвонки амфицельные. Лобковая кость входит в вертлужную впадину. Панцирь хорошо развит. В. триас. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО NOTOSUCHIADAE HAUGHTON, 1924

Лобные кости широкие, и крыша черепа между глазницами уплощена. Заглазничная дуга расположена под кожей, невогнутая. Квадратная кость вертикальная. В нижней челюсти имеется боковое отверстие. Коракоид короткий. Седлистые кости разрастаются вперед, но лобковые все же достигают края вертлужной впадины. Спинной панцирь из парного ряда прямоугольных пластин. В. триас.

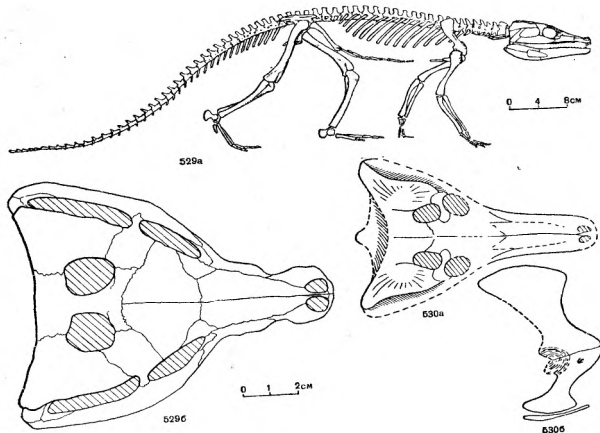


Рис. 529. *Protosuchus richardsoni* Brown:

а — реконструкция; б — череп, сверху. В. триас С. Америки (Colbert, Mock, 1951)

Рис. 530. *Notosuchus istedana* Broom:

а — череп сверху; б — плечевой пояс (уменьшено). В. триас Ю. Америки (Huene, 1933)

Protosuchus Brown, 1934 (= *Archaeosuchus* Brown, 1933). Тип рода — *Archaeosuchus richardsoni* Brown, 1933; в. триас, США (Аризона). Череп широкий, с уплощенной крышей. Глазницы больше верхних височных ям. В предчелюстной кости четыре зуба, в челюстной — 13; предчелюстные зубы отделены от челюстных. В нижней челюсти 17 зубов. Предкрестцовых позвонков 24, крестцовых два, хвостовых — около 35. Тела позвонков удлинены; остистые отростки прямые, невысокие. Подвздошные кости с передним отростком; седилишные кости велики, соединены вентраль-

но в длинном симфизе. Плечевая кость тонкая, немного длиннее лучевой и локтевой. В кисти пять пальцев. Бедро длинное, слегка изогнутое. Проксимальные косточки стопы большие. Сохраняется рудимент пальца стопы. На спине срединный ряд из парных больших прямоугольных пластин; на брюхе и хвосте панцирь из прямоугольных маленьких пластин. Общие размеры — менее 1 м (рис. 529). Один вид.

Notochamps Broom, 1904 (= *Erythochamps* Haughton, 1924) (рис. 530); ? *Pedetico*saurus van Hoepen, 1915 — оба из в. триаса Ю. Африки.

ОТРЯД MESOSUCHIA. МЕЗОСУХИИ

Вторичное небо образовано предчелюстными, челюстными и небными костями и внутренними ноздями обычно расположены между

небными и крыловидными костями. Челюстные кости иногда соединяются дорсально и оттесняют носовые кости от предчелюстных. Наружные ноздри обычно сливаются. Предглазничное отверстие почти всегда утрачено. Верхняя височная яма большая, и лобная кость достигает ее края. Заглазничная дуга часто расположена непосредственно под кожей. Позвонки платиельные или слегка амфицельные. Лобковая кость не входит в вертлужную впадину. Панцирь обычно хорошо развит. Восемь семейств. Юра — эоцен.

СЕМЕЙСТВО TELEOSAURIDAE DESLONGCHAMPS, 1863

Морские панцирные крокодилы со слабоспециализированными конечностями. Морда длинная и тонкая, резко обособленная от остальной части черепа. Челюстные кости соприкасаются дорсально и оттесняют носовые от предчелюстных. Наружная ноздря непарная. Иногда сохраняется маленькое предглазничное отверстие. Глазницы округлые и обычно обращены вверх; верхние височные ямы прямоугольные и намного превышают размеры глазниц. Пластиначная кость входит в нижнечелюстной симфиз. Зубы многочисленные, тонкие, тесно посаженные. Позвонки слегка амфицельные. Передние конечности примерно вдвое короче задних. Спина панцирь из парного ряда широких пластин,

Рис. 532. *Stenoeosaurus lorteti* Deslongchamps

Череп: а — сверху, б — снизу. В. юра
3. Европы (Deslongchamps, 1870).

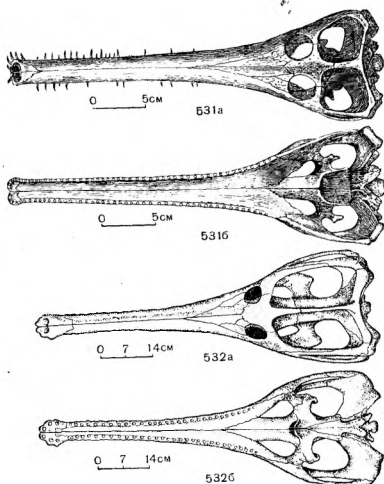


Рис. 531. *Teleosaurus cadomensis* Geoffroy.

Череп: а — сверху, б — снизу. Н. юра 3. Европы (Deslongchamps, 1870)

брюшной — из соединенных швами неправильно расположенных пластин. Юра — н. мел.

Teleosaurus Geoffroy, 1825 (= *Theleosaurus* Cuvier, 1829). Тип рода — *Teleosaurus cadomensis* Geoffroy, 1825; н. юра, Франция. Морда весьма длинная и узкая, уплощенная. Ноздри очень велики; глазницы круглые, обращенные вверх; имеется маленькое предглазничное отверстие. Верхние височные ямы широкие. Зубы многочисленные (их общее число достигает 200), отогнутые наружу; в предчелюстной кости пять зубов. Спинные щетки в крестцовом и хвостовом отделах с киями; брюшной панцирь из многоугольных пластин (рис. 531). Несколько видов. Юра З. Европы и Китая.

Stenosaurus Geoffroy, 1825 (= *Stenosaurus* Wagner, 1830; = *Streptospondylus* Meyer, 1830; = *Leptocranius* Bronn, 1837; = *Sericodon* Meyer, 1845; = *Sericosaurus* Leonhardt et Bronn, 1845). Тип рода — *Stenosaurus leedsi* Andrews, 1907; ср. юра, З. Европа. Верхние височные ямы очень велики и удлинены. Хоаны маленькие, округлые. Зубы с двумя продольными гребнями. В предчелюстной кости четыре зуба. Длина черепа более 80 см (рис. 532). Несколько видов. Юра З. Европы; ср. юра Мадагаскара; юра Ю. Америки.

Mystrisaurus Kaup, 1835 (= *Macrospondylus* Meyer, 1831). Тип рода — *Mystrisaurus bollenis* Jaeger, 1828; н. юра, З. Европа. Очень близок к *Stenosaurus*. Длина черепа до 1 м. Несколько видов. Н. юра З. Европы.

Aelodon Meyer, 1830 (= *Palaeosaurus* Geoffroy, 1833; = *Palaeosaurus* Geoffroy, 1833; = *Aelodon de la Beche*, 1834; = *Engyomasaurus* Kaup et Scholl, 1834; = *Glaphyrorhynchus* Meyer, 1842; = *Engyonimasaurus* Agassiz, 1844; = *Aeolodon* Agassiz, 1846; = *Pelagosaurus* Bronn, 1841 (= *Mosellaesaurus* Monard, 1846; = *Mosellosaurus* Monard, 1847); *Platysuchus* Westphal, 1961 — все из н. юры З. Европы. *Teleidosaurus* Deslongchamps, 1869; ср. юра З. Европы. ? *Gavialinum* Lortet, 1892; ? *Gnathosaurus* Meyer, 1833; ? *Haematosaurus* Sauvage, 1874; *Myclerosuchus* Andrews, 1913 — все из в. юры З. Европы. ? *Heterosaurus* Cornuel, 1953; н. мел З. Европы.

СЕМЕЙСТВО METRIORHYNCHIDAE ZITTEL, 1890 (= *Thalattosuchia* Fraas, 1902)

Морские крокодилы с резко специализированными ластовидными парными конечностями и гетероцеркальным хвостовым плавником. Череп удлиненный, слабо скульптурированный. Морда не отделена резким сужением от задней части черепа. Предлобные кости

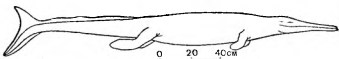


Рис. 533. *Metriorhynchus joehli* Schmidt.
Реконструкция. В. юра З. Европы (Abel, 1907)

велики и обычно образуют надглазничные выросты. Заглазничная дуга тонкая, слегка вогнутая. Пластинчатая кость входит в симфиз. Имеется кольцо склеротики. Хвостовой отдел позвоночника изогнут вниз. Передние конечности намного короче задних. Кожного панциря нет (рис. 533). Ср. юра — н. мел.

Metriorhynchus Meyer, 1830 (= *Rhacheosaurus* Meyer, 1838; = *Metriorhynchus* Pictet, 1845; = *Metriorrhynchus* Sauvage, 1874; = *Suchodus* Lydekker, 1890; ? = *Purranisaurus* Rusconi, 1948). Тип рода — *Metriorhynchus superciliosus* Blainville, 1867; в. юра, Франция. Морда на конце не расширена. Три предчелюстных

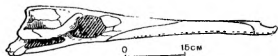


Рис. 534. *Metriorhynchus* Meyer
Череп сбоку. В. юра З. Европы (Nopcea 1928)

зуба, из них второй и третий увеличены. Конечности сравнительно мало изменены, и голень сравнительно длинная (рис. 534). Несколько видов. Ср. — в. юра З. Европы; юра Ю. Америки.

Geosaurus Cuvier, 1824 (= *Halilimnosaurus* Ritgen, 1826). Тип рода — *Lacerta gigantea* Sömmerring, 1816; в. юра, Германия. Морда умеренной длины, очень узкая. Наружные ноздри разделены. Верхние височные ямы сильно удлинены. Передние конечности специализированные; лучевая и локтевая кости превращены в многоугольные пластины (рис. 535). Несколько видов. В. юра — н. мел. З. Европы.

Dakosaurus Quenstedt, 1856 (= *Cricosaurus* Wagner, 1858; = *Dacosaurus* Sauvage, 1873; = *Plesiosuchus* Owen, 1884; ? = *Brachytacius* Meyer, 1842). Тип рода — *Crocodylus maximus* Plönniger, 1846; в. юра, Германия. Морда относительно короткая. Выросты над глазами, образованные предлобными костями, очень велики, с закругленным краем; верхние височные ямы необычайно велики. Несколько видов. В. юра З. Европы.

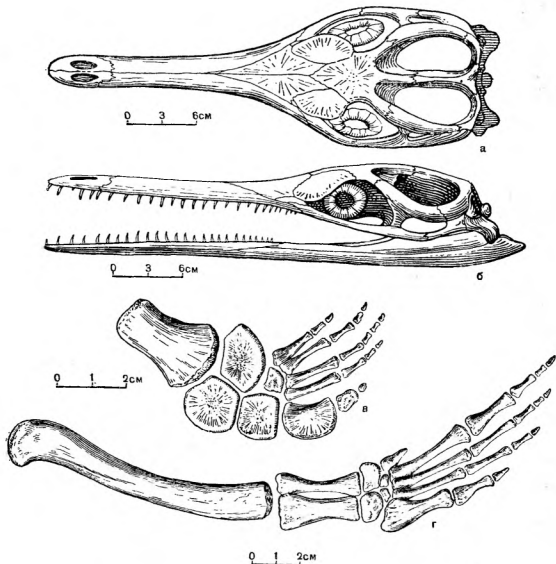


Рис. 535. *Geosaurus suevicus* Fraas.

Череп: а — сверху, б — сбоку; в — передняя конечность; г — задняя конечность. В. юра Германии (Fraas, 1902)

Capellinosuchus Simonelli, 1896; *Enaliosuchus* Koken, 1883; *Neustosaurus* Raspail, 1842 — все из н. мела 3. Европы.

СЕМЕЙСТВО PHOLIDOSAURIDAE MEYER, 1841

Морда удлиненная и тонкая. Носовые кости длинные, широкие, достигают ноздри и могут разделять ее, смыкаясь с предчелюстными. Верхние височные ямы могут резко превышать по размерам глазницы. Позвонки плащичельные или амфицельные, панцирь почти полный. В. юра — эоцен.

Pholidosaurus Meyer, 1841 (= *Macrorhynchus* Dunker, 1843). Тип рода — *Pholidosaurus*

schaumburgensis Meyer, 1941; н. мел (вельд), Германия. Верхние височные ямы довольно большие, четырехугольные, с закругленными краями, почти равные по величине глазницам; последние обращены наружу. Заглазничная перегородка в своей верхней части вогнутая. Спинной щит образован двумя рядами прямоугольных пластин, брюшной — из восьми рядов многоугольных пластин, соединенных швами. Позвонки амфицельные (рис. 536). Несколько видов. В. юра — н. мел. 3. Европы.

Dyrosaurus Pomel, 1894. Тип рода — *D. phosphaticus* (Thomas), 1893; палеоцен, Африка (Тунис). Морда исключительно длинная

и узкая. Ноздря непарная. Заглазничная перегородка на одном уровне с поверхностью черепа. Верхние височные ямы очень велики (рис. 537). Несколько видов. В. мел — эоцен Африки.

Crocodylemus Jourdan, 1870 (= *Chaetosaurus* Jourdan, 1862). Тип рода — *Crocodylemus robustus* Jourdan, 1870; в. юра, Франция. Голова составляет 0,2 общей длины тела. Зубы очень длинные, притупленные, в верхней челюсти их 24, в нижней — 20. Позвонки амфицельные. Хвост короткий. Сильно развит брюшной панцирь, состоящий из очень массивных многоугольных пластин. По положению внутренних ноздрей, полностью расположенных в птеригоидах и разделенных срединной перегородкой, приближаются к *Eusuchia* (рис. 538). Один вид.

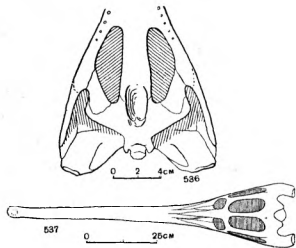


Рис. 536. *Pholidosaurus decipiens* Andrews.

1860. В. юра З. Европы (Andrews, 1913)

Рис. 537. *Dyrosaurus phosphaticus* Thomas.

Череп сверху. Палеоцен С. Африки (Kälin, 1956)

Anglosuchus Mook, 1942; ср. и в. юра Англии, *Petrosuchus* Owen, 1878; в. юра Англии. *Peipehsuchus* Young, 1948; ? *Sunosuchus* Young, 1948 — оба из в. юры Китая. *Suchosaurus* Owen, 1842; н. мел Англии. ? *Teleorhinus* Osborn, 1904 (= *Terminonaris* Osborn, 1904); в. мел США (Монтана). ? *Congosaurus* Dollo, 1914; палеоцен Африки (Ангола). ? *Wurnosaurus* Swinton, 1930; ? *Rhabdognathus* Swinton, 1930; ? *Rhabdosaurus* Bergougnoux, 1955; ? *Sokotosaurus* Swinton, 1930; *Phosphatosaurus* Bergougnoux, 1955 — все из н. эоцена Африки.

СЕМЕЙСТВО NOTOSUCHIDAE NOPSCA, 1928

Череп высокий, морда очень короткая. Может сохраняться предглазничное отверстие. Верхние височные ямы намного меньше глазниц, лобные кости не достигают их края; квадратная кость лишь слегка наклонена назад. Заглазничная дуга слегка вогнутая. Нижняя челюсть с очень большим боковым отверстием, пластинчатая кость входит в симфиз. В. мел.

Notosuchus Woodward, 1896; *Uruguaysuchus* Rusconi, 1933; ? *Brasilosaurus* Huene, 1931; ? *Sphagesaurus* Price, 1950 — все из в. мела Ю. Америки.

СЕМЕЙСТВО GONIOPHOLIDAE LYDEKKER, 1887

Череп с короткой или умеренно удлиненной мордой. Ноздря непарная, носовые кости обычно достигают ее края, а иногда почти полностью подразделяют ее (*Theriosuchus*). Иногда сохраняется предглазничное отверстие. Верхние височные ямы обычно сравнительно большие и зачастую превышают размеры глазниц. Затлазничная дуга обычно вогнутая. Нижняя челюсть иногда без бокового отверстия (*Shamosuchus*). Зубы сильно дифференцированы по длине, частью превращены в клыки. Позвонки амфицельные или почти плательные. Спинальный панцирь из двух или большего числа рядов пластин, брюшной панцирь из многоугольных пластин, соединенных швами. В. юра — мел.

Goniopholis Owen, 1841 (= *Hyposaurus* Owen, 1849; = *Diplosaurus* Marsh, 1877; ? = *Amphicotylus* Cope, 1878). Тип рода — *Goniopholis crassidens* Owen, 1841; н. мел (вельд), Англия. Морда резко расширена на конце. Имеются большие предглазничные отверстия. Носовые кости достигают ноздри, но не разделяют ее. Глазницы небольшие, в 2 раза уступают по размерам верхним височным ямам. Лобные кости достигают края верхних височных ям. Покровные кости черепа резко скульптурированы. Внутренние ноздри большие. Пластинчатая кость входит в симфиз нижней челюсти. Зубы крупные, бороздчатые, с киллями, в каждой челюсти 16—18 зубов. Для передних нижнечелюстных зубов имеются ямки в верхней челюсти (рис. 539). Несколько видов. В. юра З. Европы и С. Америки, н. мел З. Европы, С. и Ю. Америки, в. мел Ю. Америки.

Nannosuchus Owen, 1879; *Oweniasuchus* Woodward, 1855 (= *Brachidectes* Owen, 1879); *Theriosuchus* Owen, 1879 — все из в. юры

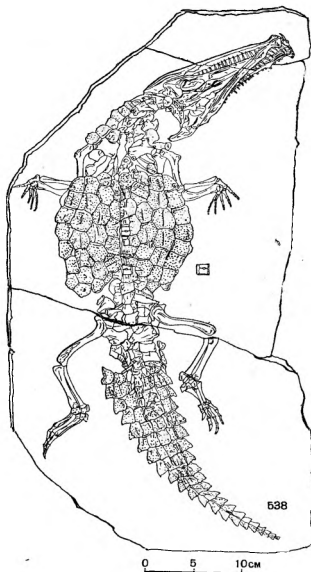


Рис. 538. *Crocodileinus robustus* Jourdan.
Скелет снизу. Юра Франция (Lortet, 1892)

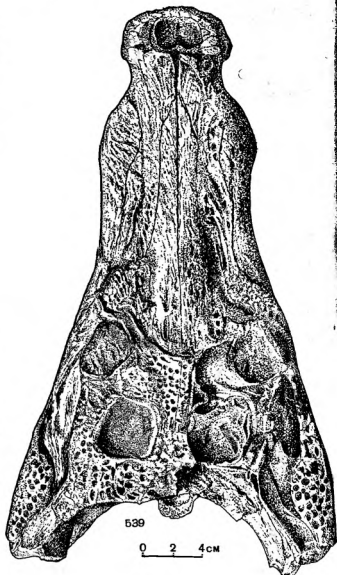


Рис. 539. *Goniopholis simus* Owen.
Череп сверху. В. юра 3. Европы (Owen, 1878)

3. Европы. *Machimosaurus* Meyer, 1837 (= *Machimasaurus* Meyer, 1837; = *Machinosaurus* Meyer, 1838); в. юра — н. мел. 3. Европы. *Shamosuchus* Mook, 1924; мел Монголии. *Doratodon* Seeley, 1881 (? = *Rhadinosaurus* Seeley, 1881); в. мел 3. Европы. ? *Chiayüsuchus* Bohlin, 1953; в. мел Китая; *Baharijodon* Kuhn, 1936; в. мел. Египта. *Coelosuchus* Williston, 1906; *Dakotasuchus* Mehl, 1941; *Pinacosuchus* Gilmore, 1942; *Pliogonodon* Leidy, 1857; *Polydectes* Cope, 1870 — все из в. мела С. Америки. *Microsuchus* Saez, 1928; *Symptosuchus* Ameghino, 1899 — оба из в. мела Ю. Америки.

СЕМЕЙСТВО АТОПОСАУРИДАЕ GERVAIS, 1871

Очень мелкие крокодилы с широкой головой и короткой, заостренной кпереди мордой. Носовые кости выступают в носовое отверстие, но обычно не разделяют его полностью. Задглазничные дуги более или менее вогнутые. Верхние височные ямы меньше глазниц. Боковое отверстие нижней челюсти маленькое. Позвонки платицельные. Конечности длинные, тонкие. Спинной панцирь из двух узких прямоугольных пластин, брюшного панциря нет. В. юра.

Atoposaurus Meyer, 1850. Тип рода — *A. jourdani* Meyer, 1850; в юра (литографский сланец), Германия. Маленькое ящерцеобразное животное с длинным хвостом, более 50 позвонков. Глазницы очень крупные. Остистые отростки позвонков с уплощенными трехраздельными верхними краями. В кисти пять пальцев, в стопе — четыре (рис. 540). Один вид.

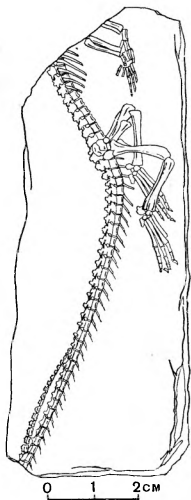


Рис. 540. *Atoposaurus jourdani* Meyer.

Посткраниальный скелет сбоку. В. юра 3. Европы (Lortet, 1892)

Alligatorellus Gervais, 1871; *Alligatorium* Jourdan, 1862 — оба из в. юры 3. Европы; *Hoplosuchus* Gilmore, 1926; в. юра США; *Shantungosuchus* Young, 1961; в. юра Китая.

СЕМЕЙСТВО LIBYCOSUCHIDAE STROMER, 1915

Морда короткая, высокая и широкая. Носовые кости разделяют ноздрию; заглазничные дуги на уровне поверхности черепа. Верхние височные ямы намного меньше глазниц. Нижнечелюстной симфиз очень короткий и низкий. Зубы дифференцированные. Позвонки платицельные. В. мел.

Libycosuchus Stromer, 1915. Тип рода — *L. brevirostris* Stromer, 1915; в. мел (сеноман) Египта.

СЕМЕЙСТВО PARALLIGATORIDAE KONZHUKOVA, 1954

Морда короткая и широкая. Носовые кости входят в ноздри, разделяя их. Верхние височные ямы намного меньше глазниц. Заглазничная перегородка массивная, лобные кости не входят в их край. Бокового отверстия нижней челюсти нет. Нижнечелюстной симфиз короткий; пластинчатая кость достигает симфиза, но не входит в него. Зубы разной величины; при закрывании рта нижнечелюстные зубы располагаются кнутри от верхнечелюстных. Позвонки амфицельные; щитки спинного панциря образуют более двух рядов. В. мел.

Paralligator Konzhukova, 1954. Тип рода — *P. gradilifrons* Konzhukova, 1954; в. мел, Монголия (Ширэгин-Гашун). Череп сравнительно короткий и широкий. Лицевая часть черепа уплощена. Лобные кости с медиальным гребнем. Край верхней челюсти фестончатый. Нижняя челюсть очень массивная, уплощенная снизу. В каждой челюсти 20 зубов, первый, четвертый и шестнадцатый нижнечелюстные зубы входят в ямки на верхней челюсти (рис. 541). Три вида. В. мел Монголии и Китая.

ОТРЯД SEBECOSUCHIA. СЕБЕКОЗУХИИ

Крокодилы с необычайно высоким и узким черепом и латерально обращенными глазницами. Вторичное нёбо короткое, образованное предчелюстными, челюстными и небными костями. Лицевая часть черепа очень узкая, с продольным гребнем на дорсальной поверхности. Ноздри разделены отростками носовых

костей. Предглазничного отверстия нет; верхняя височная яма невелика, и лобная кость не входит в ее край. Хоаны очень широкие. Зубы сильные, немногочисленные, сжатые с боков и зазубренные по переднему и заднему краям. Позвонки платицельные или слегка амфицельные. Два семейства. В. мел — миоцен.

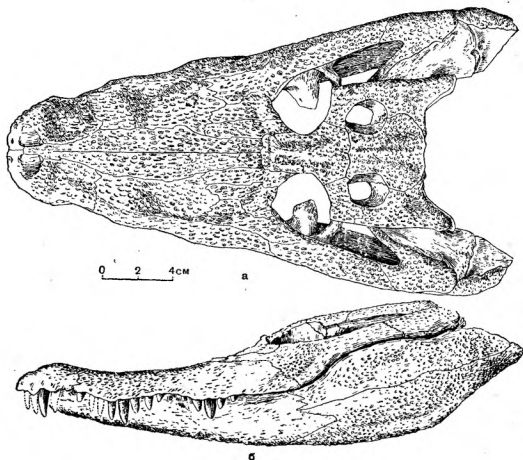


Рис. 541. *Paralligator gradilifrons* Konzukova.

Череп: а — сверху, б — сбоку. В. мел Монголии (Конжукова, 1954)

СЕМЕЙСТВО SEBECIDAE SIMPSON, 1937

Внутренние ноздри необычайно велики и ограничены небными и крыловидными костями. Лицевая часть черепа сравнительно удлиненная. Имеется дополнительная надглазничная кость (*os palpebrale*). Квадратная кость наклонена назад. Зубы слабо дифференцированные по длине. В. мел — миоцен.

Sebecus Simpson, 1937. Тип рода — *S. isaeorhinus* Simpson, 1937; эоцен, Аргентина (Патагония). Скульптура поверхности черепа очень резко выраженная, неправильная. В задней части лобных костей медиальный гребень. Теменные кости образуют поперечный гребень. В формировании челюстного сочленения участвуют квадратноскуловая и надугловая кости. В верхней челюсти 14 зубов, в нижней — 13. Имеются ямки для второго, третьего и четвертого нижнечелюстных зубов. Самые крупные зубы расположены в средней части че-

люстной кости (рис. 542). Один-два вида. Палеоцен — миоцен Аргентины.

СЕМЕЙСТВО BAURUSUCHIDAE PRICE, 1945

Внутренние ноздри ограничены крыловидными и наружными крыловидными костями. Лицевая часть черепа укорочена. Верхние височные ямы небольшие. Небные кости трубчатые. Квадратная кость почти вертикальная. Зубы в небольшом числе, частью превращенные в клыки. В. мел.

Baurusuchus Price, 1945. Тип рода — *B. pachecoi* Price, 1945; в. мел (свита бауру), Бразилия. Один предчелюстной и два верхнечелюстных зуба превращены в клыки. Между предчелюстной и челюстной костями глубокая вырезка для нижнечелюстного клыка (рис. 543). Один вид.

Cynodontosuchus Woodward, 1896; в. мел Аргентины.

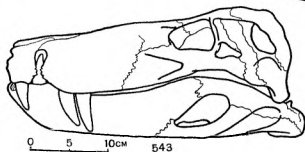
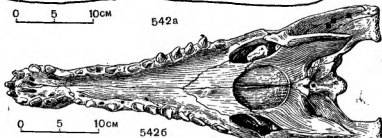
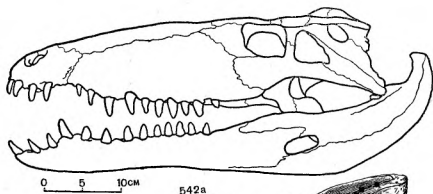


Рис. 542. *Sebecus icaeorhinus* Simpson.

Череп; а — сбоку, б — снизу. Эоцен Ю. Америки (Colbert, 1940)

Рис. 543. *Baurusuchus pachecoi* Price.

Череп сбоку. В. мел Бразилии (Golbert, 1946)

ОТРЯД EUSUCHIA. НАСТОЯЩИЕ КРОКОДИЛЫ

Вторичное нёбо образовано предчелюстными, челюстными, небными и крыловидными костями, и внутренние ноздри полностью окружены последними. Наружные ноздри обычно сливаются, иногда остаются подразделенными тонкой перегородкой. Предглазничное отверстие сохраняется лишь в редких случаях. Лобные кости обычно не входят в край верхних височных ям; последние по размерам обычно уступают глазницам, а в некоторых случаях перекрываются снаружи. Евстахиевы трубы открываются непарным отверстием в базисфеноиде. Иногда развивается дополнительная кожная кость в верхнем крае глазницы (palpebrale), но кольцо склеротики отсутствует.

Боковое отверстие в нижней челюсти хорошо развито. Предкрестцовые позвонки процельные, на шейных позвонках обычно гипапофизы. Спинной панцирь в большинстве случаев хорошо развит, брюшной часто отсутствует (рис. 544). Мел — ныне. Пять семейств.

Сем. Bernissartidae обычно относят к подотряду Mesosuchia.

СЕМЕЙСТВО HYLAECHAMPSIDAE WILLISTON, 1925

Череп короткий и широкий, верхние височные ямы сравнительно большие, почти равные глазницам. На нёбе, кроме обычных отверстий

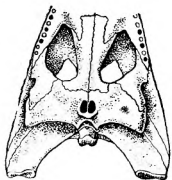


Рис. 544. *Crocodilus Laurenti*.
НБ60, уменьшено. Соцен С. Аме-
рики (Mook, 1921)

между небными, крыловидными и наружными крыловидными костями, имеются отверстия между наружными крыловидными, челюстными и скуловыми костями. Н. мел.

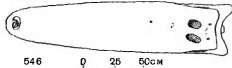
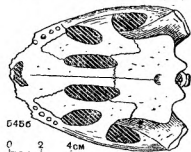
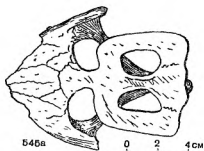


Рис. 545. *Hylaeochampsia vectiana* Owen.
Череп: а — сверху, б — снизу. В. юра
Англия (Andrews, 1913)

Рис. 546. *Stomatosuchus inermis* Stromer.
Череп сверху. В. мел Египта (Huelsen-
berg, 1956)

Hylaeochampsia Owen, 1874 (? = *Heterosuchus* Seeley, 1887); в. юра (?) — н. мел (вельд) Англии (рис. 545).

СЕМЕЙСТВО BERNISSARTIDAE ZITTEL, 1890

Наружные ноздри разделены. Верхние височные ямы namного меньше глазниц. Заглазничная дуга сильно возгута. Нижняя челюсть без бокового отверстия. Спинной и брюшной панцири состоят из продольных рядов более или менее прямоугольных пластин. Н. мел.

Bernissartia Dollo, 1883. Тип рода — *B. fagesi* Dollo, 1883; н. мел (вельд), Бельгия. Характерна уплощенность задних зубов, имеющих закругленные вершинки. Один вид.

СЕМЕЙСТВО STOMATOSUCHIDAE STROMER, 1925

Череп широкий и плоский, с сильно удлиненным предглазничным отделом. Верхние височные отверстия крайне малы. Глазницы обрамлены вверх. Нижняя челюсть без бокового отверстия, тонкая, со слабым симфизом и выступающим вниз гребнем, который, возможно, поддерживал горловой мешок. Верхнечелюстные зубы маленькие, нижнечелюстные отсутствуют. Шейные позвонки без гипапофизов. Панциря нет. В. мел.

Stomatosuchus Stromer, 1925. Тип рода — *S. inermis* Stromer, 1925; в. мел (сеноман), Египет. Череп длинный (2 м) (рис. 546). Два вида. В. мел Африки.

Условно к этому же семейству относят роды *Aegyptosuchus* Stromer, 1933 (= *Stromerosuchus* Kuhn, 1936); в. мел Египта.

СЕМЕЙСТВО GAVIALIDAE ADAMS, 1854

Морда очень удлиненная и узкая, резко ограниченная от остальной части черепа. Ноздри окружены предчелюстной костью. Челюстные кости смыкаются дорсально, отделяя носовые кости от предчелюстных. Верхние височные ямы большие. Нижнечелюстной симфиз удлиненный, в его образовании участвует пластинчатая кость. Зубы сравнительно слабые и многочисленные. На спине развит парный продольный ряд костных щитков; брюшного панциря нет. Плиоцен (?) эоцен) — ныне. В ископаемом состоянии два рода.

Gavialis Oppel, 1811 (= *Gavial* Okén, 1817; = *Gaviala* Fleming, 1822; = *Gavialis* Rafinesque, 1815; = *Charialis* Theobald, 1876; = *Garialis* Lydekker, 1888; = *Leptorhynchus* Clift, 1828; = *Rhamphostoma* Wagler, 1830; = *Rhamphognathus* Vogt, 1856; = *Ramphostoma* Wag-

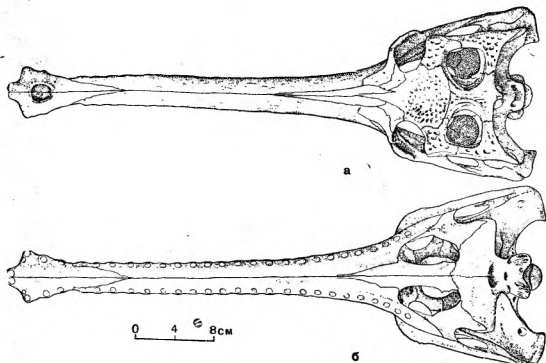


Рис. 547. *Gavialis gangeticus* Gmelin.

Череп: а — сверху, б — снизу. Современный, Индия (Kälin, 1965)

ler, 1830). Тип рода — *Lacerta gangetica*, Gmelin, 1789; современный, Индия и Бирма. Передние зубы несколько удлинены, остальные однородны, сжаты с боков. В каждой ветви челюсти 25–30 зубов (рис. 547). Несколько видов. Эоцен Англии (?); плиоцен — ныне, Ю. Азия.

Rhampbosuchus Lydekker, 1886. Тип рода — *Crocodylus crassidens* Falconer et Cautley, 1840; плиоцен Индии. Гигантская форма (длиной около 17 м). Один вид.

СЕМЕЙСТВО CROCODYLIDAE CUVIER, 1807

Морда короткая или удлиненная, но никогда не ограниченная резко от остальной части черепа. Носовые кости всегда соприкасаются с предчелюстными и обычно достигают наружных ноздрей. Верхние височные ямы почти всегда меньше глазниц. Заглазничная дуга вогнутая. Четвертый или пятый зуб челюстной кости обычно усилен и превращен в клык. Спина покрыта многими рядами костных щитков. В. мел — ныне. Три подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО CUVIER, 1807

Морда короткая, большей частью широкая. Нижняя височная яма очень маленькая, иногда закрытая снаружи (у *Palaeosuchus*). Внутрен-

ние ноздри со срединной перегородкой и гребнем на заднем крае. Верхняя челюсть без вырезки между предчелюстной и челюстной костями. Обычно четвертый зуб челюстной кости превращен в клык. При закрывании рта нижнечелюстные зубы ложатся внутрь от верхнечелюстных, для четвертого нижнечелюстного зуба имеется ямка (или отверстие) в верхней челюсти. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии более 20 родов.

Alligator Cuvier, 1817 (= *Cayman* Graves, 1821; = *Alligator* Gray, 1825; = *Champsia* Wagner, 1830; = *Champa* Agassiz, 1846; = *Caimanoida* Mehl, 1916; = *Caimanoidea* Mehl, 1916; = *Caimanoideus* Mehl, 1916; = *Caigator* Deraniyagala, 1947). Тип рода — *Crocodylus mississippiensis* Daudin, 1802; современный, США. Морда сильно уплощена и закруглена спереди. Ноздря разделена отростками предчелюстных и носовых костей. Глазница очень большая. Челюстная кость соприкасается с предлобной. Слезная кость намного меньше предлобной. На небе большое предчелюстное отверстие (рис. 548). Много видов. Оligоцен Казахстана; олигоцен — ныне, С. Америка; современный, Китай.

Brachychampsia Gilmore, 1911. Тип рода — *B. montana* Gilmore, 1911; в. мел (свита хелл-

крик), США (Монтана). Ноздря непарная, с расширенным передним краем. Пятый зуб челюстной кости превращен в клык. Один вид.

Allognathosuchus Mook, 1921. Тип рода — *Alligator heterodon* Cope, 1872; эоцен, США. Зубной ряд резко укорочен, задние зубы сильно уплощены (рис. 549). Один-два вида. Палеоцен и эоцен США.

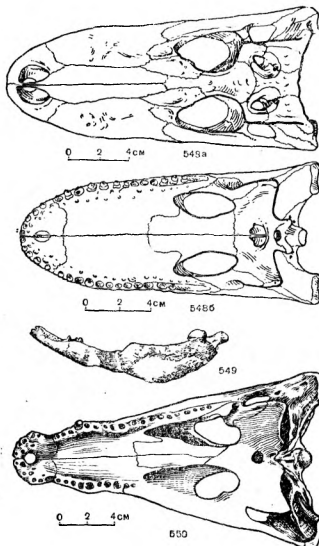


Рис. 548. *Alligator mississippiensis* Daudin.

Череп а — сверху, б — снизу. Современный, С. Америка (Mook, 1921)

Рис. 549. *Allognathosuchus polyodon* Moor.

Нижняя челюсть сбоку, уменьшено. Эоцен С. Америки (Ниепе, 1956)

Рис. 550. *Leidyosuchus sternbergi* Gilmore.

Череп снизу. В. мел С. Америки (Gilmore, 1910)

Arambourgia Kälin, 1939. Тип рода — *Alligator gaudryi* de Stefano, 1904; эоцен, Франция (фосфориты кэрсн). Морда широкая и короткая, заостренная впереди. Ноздря разделена срединной перегородкой. Второй и третий зубы челюстной кости превращены в клыки. Один — два вида. Эоцен З. Европы.

Hassiacosuchus Weitzel, 1935. Тип рода — *H. haupti* Weitzel, 1935; ср. эоцен, Германия. Морда необычно короткая, Глазницы очень велики. Задние зубы резко увеличены и уплощены (? черепахоед). Один вид.

Bottosaurus Agassiz, 1849; в. мел США. *Cerathosuchus* Schmidt, 1938; *Navajosuchus* Mook, 1924 — оба из палеоцена США. *Notocaiman* Rusconi, 1937; палеоцен Аргентины. *Orthogenysuchus* Mook, 1924; *Procaimanoides* Gilmore, 1946 — оба из эоцена США. *Eocaiman* Simpson, 1933; эоцен Аргентины. *Boverisuchus* Kuhn, 1938; *Caimanosuchus* Kuhn, 1938; *Eocenosuchus* Kuhn, 1938; *Menatalligator* Piton, 1937 — все из эоцена З. Европы. *Hispanochamps* Kälin, 1936; олигоцен Испании. *Brachygnathosuchus* Mook, 1921; *Proalligator* Ambrosetti, 1890 — оба из плиоцена Ю. Америки. *Colossoemys* Rodrigues, 1892 (= *Emysuchus* Nopce, 1924); третьичные отложения (или плейстоцен ?) Ю. Америки. *Caiman* Spix, 1825; (= *Iacarelinga* Spix, 1829; = *Iacare* Gray, 1844; = *Aromosuchus* Gray, 1862; = *Cynosuchus* Gray, 1862; = *Perosuchus* Cope, 1868; = *Purussaurus* Rodrigues, 1892; = *Xenosuchus* Rusconi, 1933; ? = *Dinosuchus* Gervais, 1876); *Paleosuchus* Gray, 1862 — оба из плиоцена Ю. Америки, современный, Ю. и Центр. Америка. *Melanosuchus* Gray, 1862; современный, Ю. Америка.

ПОДСЕМЕЙСТВО CROCODYLINAE CUVIER, 1807

Морда умеренно удлинённая и тонкая. Верхние височные ямы малы, всегда меньше глазниц. Внутренние ноздри без гребня на заднем крае. Рыло обычно сужено на границе предчелюстных и челюстных костей; в эту вырезку при закрывании рта входит четвертый нижнечелюстной зуб. Обычно пятый зуб челюстной кости превращен в клык. При закрывании рта нижнечелюстные зубы ложатся не внутрь от верхнечелюстных, а между ними. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии около 20 родов.

Crocodylus Laurenti, 1768 (= *Crocodylus* Scopoli, 1777; = *Crocodylus* Gmelin, 1789; = *Champse* Merrem, 1820; = *Mecistops* Gray, 1844; = *Motinia* Gray, 1844; = *Oopholis* Gray, 1844; = *Palinia* Gray, 1844; = *Enneodon* Pranger, 1845; = *Bombifrons* Gray, 1862; = *Molina* Gray, 1862; = *Temsacus* Gray, 1862; = *Theca-*

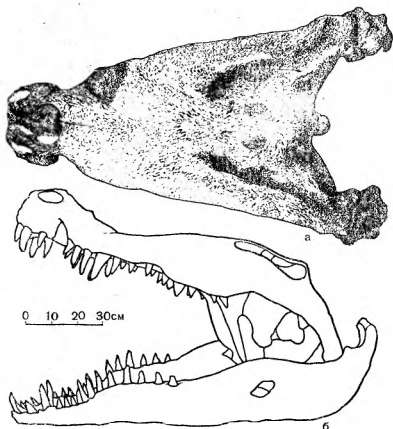


Рис. 551. *Deiniosuchus riograndensis* (Colbert et Bird).

Череп: а — сверху, б — сбоку. В. мел С. Америки (Colbert а. Bird, 1954)

champsas Cope, 1867; = *Ichthyosuchus* Cope, 1872; = *Philas* Gray, 1874). Тип рода — *Crocodylus niloticus* Laurenti, 1768; современный, Африка. Наружная ноздря непарная. Для переднего нижнечелюстного зуба имеется вырезка (или отверстие) в предчелюстной кости. Пластинчатые кости не входят в нижнечелюстной симфиз. Много видов. В. мел — миоцен З. Европы; эоцен Африки и С. Америки; миоцен Ю. Америки; плиоцен Азии и плейстоцен Австралии; современный, на всех континентах, кроме Европы, в тропических и субтропических областях.

Leidyosuchus Lamb e, 1908. Тип рода — *L. canadensis* Lamb e, 1908; в. мел, Канада. Короткохвостый крокодил с большим отверстием в предчелюстных костях. Лобная кость участвует в образовании края верхней височной ямы. Пластинчатые кости входят в нижнечелюстной симфиз. В вырезку в верхней челюсти входят четвертый и пятый нижнечелюстные зубы. Внутренние ноздри расположены посредине крыловидных костей (рис. 550). Несколько видов. В. мел — палеоцен С. Америки.

Deiniosuchus Holland, 1909 (= *Phobosuchus* Nopcsa, 1924). Тип рода — *Deiniosuchus hatcheri* Holland, 1909; в. мел, США (Монтана). Один из наиболее крупных крокодилов. Длина черепа около 2 м, общая длина тела около 16 м, высота позвонков более 30 см; поперечные отростки позвонков очень длинные. Спинальный панцирь очень толстый (рис. 551). Два-три вида. В. мел С. Америки и З. Европы.

Necrosuchus Simpson, 1937. Тип рода — *N. ionensis* Simpson, 1937; в. мел или палеоцен, Аргентина. Рыло короткое, нижнечелюстной симфиз достигает урона четвертого зуба; в его образовании участвует пластинчатая кость. Один вид.

Allodaposuchus Nopcsa, 1928; в. мел З. Европы. *Asiatosuchus* Mook, 1940; *Liangosuchus* Young, 1948 — оба из эоцена Китая. *Weigeltisuchus* Kuhn, 1938; эоцен Германии. *Brachyuranochampsas* Zangerl, 1944; *Megadontosuchus* Mook, 1955; *Prodiplocynodon* Mook, 1941; *Kentisuchus* Mook, 1955; *Limnosaurus* Marsh, 1872 — все из эоцена США. *Diplocynodon* Pomel, 1847; (= *Diplocynodus* Pomel,

1853;? = *Orthosaurus* Geotroy, 1835;? = *Plerodon* Meyer, 1839;? = *Pleurodon* Meyer, 1839;? = = *Saurocainus* Gervais, 1852); эоцен — миоцен З. Европы, эоцен С. Америки, неоген Африки. *Ichunaia* Rusconi, 1946; *Oxydonsaurus* Ambrosetti, 1890 (= *Oxydonsaurus* Mook, 1934) — оба из олигоцена Ю. Америки. *Pallimnarchus* de Vis, 1886; алейстоцен Австралии. *Osteoleamus* Cope, 1860 (= *Halcorsia* Gray, 1862; = *Osteoblepharon* Schmidt, 1919); современный, Африка.

ПОДСЕМЕЙСТВО ТОМИСТОМИНОВЫХ WOODWARD, 1932

Морда очень длинная и тонкая. Носовые кости длинные и узкие; они могут вклиниваться между предчелюстными костями, но никогда не достигают наружных ноздрей. Предлобные кости намного меньше слезных. Глазницы одного размера с верхними височными ямами или больше их. Пластинчатые кости входят в нижнечелюстной симфиз. В. мел — ныне. В ископаемом состоянии более 10 родов.

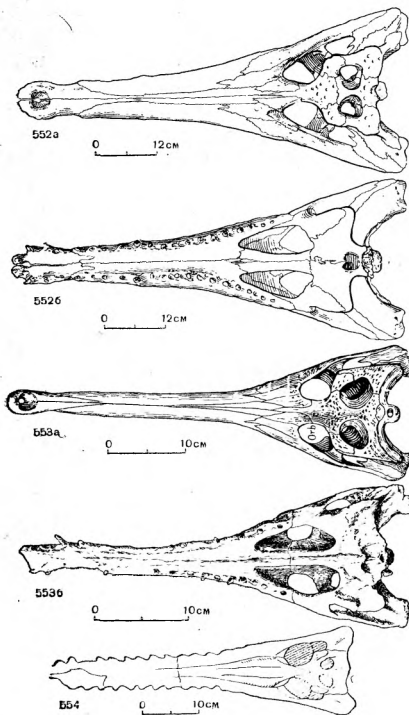


Рис. 552. *Tomistoma schlegeli* Müller.
Череп а — сверху, б — снизу. Современный, Индонезия (Mook, 1921)

Рис. 553. *Thoracosaurus* Leidy:
а — череп *T. scaricus* Troedsson сверху. В. мел Европы; б — череп *Thoracosaurus* sp. снизу. В. мел СССР (Крым (а — Troedsson, 1924; б — Ворсиак, 1913)

Рис. 554. *Euthecodon nutriae* Fourteau.
Череп сверху. Палеоцен Египта (Köhlin, 1955)

Tomistoma Müller, 1846
(= *Rhynchosuchus* Huxley, 1859; ? = *Pyrenodon* Dujardin, 1843; ? = *Melitosaurus* Owen, 1871; ? = *Atacisaurus* Astre, 1931). Тип рода — *Crocodylus schlegeli* Müller, 1838; современный, Малайя и Индонезия. Глазницы почти вдвое больше верхних височных впадин. Внутренние ноздри круглые. Нижнечелюстной симфиз достигает уровня четырнадцатого или пятнадцатого зуба. В каждой челюсти около 20 зубов. Второй предчелюстной зуб обычно выпадает в юном возрасте, и взрослое животное имеет четыре предчелюстных зуба (рис. 552). Несколько видов. Эоцен — плиоцен Африки; эоцен — миоцен З. Европы; современный, Малайя и Индонезия.

Thoracosaurus Leidy, 1852
(= *Sphenosaurus* Agassiz, 1849). Тип рода — *Crocodylus neocesariensis* de Kail, 1842; в. мел, З. Европа. Передняя часть морды слегка расширена, имеются небольшие предглазничные отверстия. Слезная кость необычайно велика по сравнению с предлобной; лобная образует край верхней височной впадины (рис. 553). Несколько видов. В. мел С. Америки, З. Европы, С. Африки и СССР (Крым).

Euthecodon Fourteau, 1920. Тип рода — *Gavialis brumpti* Joleaud, 1920; плиоцен, Египет. Предчелюстные кости необычайно длинные. Верхние височные ямы сближены. На слезных костях резко выраженный продольный гребень. Края альвеол выступают наружу; между соседними альвеолами глубокие вырезки (рис. 554). Два вида. Плиоцен и плейстоцен Африки.

Holops Cope, 1869; в. мел США. *Dollosuchus* Swinton, 1937; *Pristichampsus* Gerwais, 1853 (= *Pristichampsus* Lydekker, 1888); *Eosuchus* Dollo,

1907 — все из эоцена З. Европы. *Tienosuchus* Young, 1948; эоцен Китая. *Gavialosuchus* Toulou et Kail, 1885 (= *Garialosuchus* Boulenger, 1886); миоцен З. Европы; миоцен и плиоцен

С. Америки. *Leptorhamphus* Ambrosetti, 1890; *Rhamphostomopsis* Rusconi, 1933 — оба из плиоцена Ю. Америки. *Gryposuchus* Gürlich, 1912, «плейстоцен» Бразилии.

НАДОТЯД DINOSAURIA. ДИНОЗАВРЫ

История изучения

Впервые остатки динозавров были открыты в вельде Англии. Их первое описание относится к 1824 г. (Buckland, 1824). Оуэн (Owen, 1841) выделил динозавров в качестве отряда. Начиная со второй половины XIX столетия, после открытия крупных местонахождений динозавров в С. Америке, эта группа стала широко известной. Постепенно остатки динозавров были открыты на всех континентах. В настоящее время описано несколько сотен видов динозавров, и по своему объему эта группа является одной из самых больших среди пресмыкающихся. Многие в изучении динозавров сделали американские палеонтологи Коп (Cope, 1866—1892) и Марш (Marsh, 1872—1898), а позднее Осборн (Osborn, 1898—1932), Гилмор (Gilmore, 1905—1946), Лалл (Lull, 1907—1949), Браун (Brown, 1908—1943), Штернберг (Sternberg, 1925—1955), Кольберт (Colbert, 1945—1961) и др. Из европейских палеонтологов следует упомянуть прежде всего Долло (Dollo, 1882—1923), а затем Нопчу (Nopsca, 1899—1933) и Хюне (Huene, 1901—1958), в Китае — Янга (Young, 1931—1959). В СССР из-за отсутствия хороших материалов динозавры длительное время изучались недостаточно. Отдельные статьи были посвящены описанию разрозненных фрагментарных остатков (Рябинин, 1915—1945) и условиям их захоронения (Ефремов, 1932—1944). Систематическое изучение динозавров началось после богатых сборов Монгольской палеонтологической экспедиции АН СССР 1946—1949 гг.: И. А. Ефремовым (1949—1955), Е. А. Малеевым (1952—1956) и А. К. Рождественским (1952—1963) опубликован ряд работ.

Общая характеристика и морфология

Динозавры в большинстве своем крупные животные, иногда достигающие гигантских размеров — 30 м длины (зауроподы). Как правило, примитивные представители любой из групп динозавров имели небольшие размеры — около 1 м или немногим более, и лишь впоследствии, при процветании группы, достигали значительных размеров. Первично все

динозавры были двуногими по способу передвижения: наиболее древние представители любой из групп, даже если она со временем перешла к четвероному хождению, сохраняют признаки двуногости (бипедализма).

Череп (рис. 555) бипедалных динозавров большой, особенно велик он у карнозавров — настоящих хищных динозавров — и образует прямой угол с позвоночником. Из четвероногих динозавров череп велик только у тератопсов — и то за счет разрастания «воротника» над затылочным мыщелком. В черепе, кроме височных, имеются также предглазничные впадины. Межчелюстные кости хорошо развиты и либо несут зубы, либо совместно с предзубной костью на нижней челюсти образуют беззубый клюв (птицетазовые динозавры). Небных зубов нет. Теменное отверстие сохраняется лишь в рудиментарном виде у прозауропод. Шейные, туловищные и передние хвостовые позвонки обычно опистоцельные, средние и задние хвостовые — почти платицельные либо амфицельные. Крестец, особенно у бипедалных форм, сильно развит. У ящеротазовых сохраняются брюшные ребра. Ключица отсутствует. За исключением орнитопод, лопатка срастается с коракоидом. Таз (рис. 556) хорошо развит: у ящеротазовых обычно лобковые, а у птицетазовых — сидиальные кости образуют симфиз. Задние конечности (рис. 557—558) в целом у хищных динозавров сходны с ногами птиц, у растительноядных они подобны конечностям массивных млекопитающих (слонов, носорогов, бегемотов). У бипедалных форм сильно развит четвертый трохантер бедренной кости, а на большой берцовой — кнемидальный гребень. Число карпальных и тарзальных костей сильно уменьшено — до двух-трех. Число пальцев на передних конечностях (рис. 557, 558) у четвероногих — пять, у орнитопод — четыре, у хищных динозавров редуцируется до трех; задние конечности у четвероногих — пятипалые, у двуногих — трехпалые (иногда с рудиментами I и V пальцев).

По образу жизни — сухопутные (хищники и четвероногие птицетазовые) и амфибиотические (зауроподы и орнитоподы). У сухопутных птицетазовых динозавров сильно развит наружный костный покров — в виде панциря,

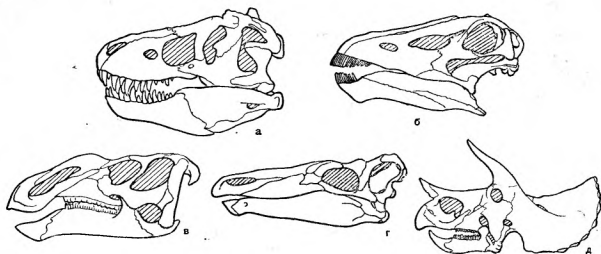


Рис 555. Черепы различных динозавров:

а — хищного *Tyrannosaurus*, б — зауроподы *Diplodocus*, в — орнитомиды *Kritosaurus*, г — стегозава *Stegosaurus*, д — рогатого динозавра *Triceratops* (а — в и д — Williston, 1925; г — Romer, 1945)

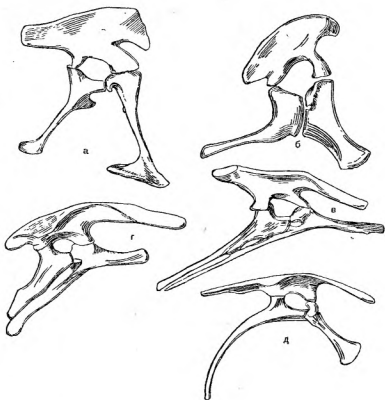


Рис. 556. Тазовые пояса динозавров:

в — хищного *Allosaurus*, б — зауроподы *Camarasaurus*, в — орнитомиды *Thecosaurus*, г — стегозава *Stegosaurus*, д — рогатого динозавра *Monoclonius* (Romer, 1945)

различных шипов, рогов и других средств защиты от хищников; у водных форм подобные средства защиты отсутствовали.

Крупнейшие местонахождения динозавров (по типу образования, главным образом дельтовые) находятся в Китае и Ю. Америке (триас), в В. Африке (верхняя юра — нижний мел), в С. Америке (юра — мел), на юге Монгольской Народной Республики и в Китае (мел).

Историческое развитие

Наиболее ранние динозавры — тероподы (верхний триас) — являются прямыми потомками хищных двуногих псевдозухий. Уже в конце триаса тероподы разделились на три группы: на мелких, с легко построенным скелетом хищников — целурозавров (*Coelurosauria*), более крупных хищников с массивным скелетом — карнозавров (*Carnosauria*) и прозаурупод (*Prosauropoda*), начавших приспосабливаться к питанию растительной пищей. В конце же триаса, вероятно, от основного ствола отделилась и ветвь птицетазовых динозавров, также перешедших на питание растительной пищей.

Ранние целурозавры (комисогнаты и др.) обнаруживают большое сходство не только с текодонтами, но и с прозауруподами, подтверждая общность происхождения. В процессе эволюции целурозавры увеличились в размерах — от 1 до 5 м, но сохранили легко построенный скелет. У верхнемеловых орнитомимид отмечается сильно выраженная пустотелость костей. Череп у целурозавров уменьшился по сравнению с текодонтами, а у наиболее поздних — верхнемеловых орнитомимид — утрачены зубы. Возможно, целурозавры перестали быть настоящими хищниками и могли питаться не только мелкими животными или яйцами других динозавров и птиц, но и различными плодами. Внешне орнитомимиды были очень похожи на крупных бегущих птиц типа страусов благодаря наличию длинной и гибкой шеи и построенных совершенно по типу трехпалых задних конечностей, в которых метатарзальные кости срастались друг

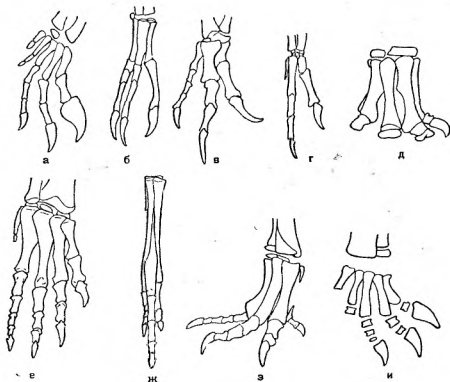


Рис. 557. Парные конечности ящеротазовых динозавров

Вверху — передние конечности: а — *Anchisaurus*, б — *Struthiomimus*, в — *Allosaurus*, г — *Gorgosaurus*, д — *Diplodocus*. Внизу — задние конечности: е — *Anchisaurus*, ж — *Struthiomimus*, з — *Allosaurus*, и — *Camarasaurus* [Marsh, Osborn и Gilmore (Romer, 1955)]

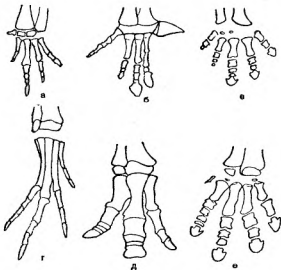


Рис. 558. Парные конечности птицетазовых динозавров

Вверху — передние конечности: а — *Hypsilophodon*, б — *Iguanodon*, в — *Monoclonius*. Внизу — задние конечности: г — *Hypsilophodon*, д — *Analisaurus*, е — *Monoclonius* [Hulke, Abel, Dollo и Brown (Romer, 1955)]

с другом, образуя цевку. Как и все динозавры, орнитомимиды сохраняли длинный хвост использовавшийся ими в качестве балансира при беге и, возможно, необходимый также в качестве противовеса передних конечностей; последние были необычайно длинными для двуногих динозавров. Кисть была хватательного типа и могла использоваться для удержания пищи (возможно, что орнитомимиды с помощью передних конечностей ловили мелких животных).

Совершенно отличio от целурозавров развивались карнозавры, превратившиеся в крупнейших за всю историю Земли наземных хищников. Увеличение размеров карнозавров с одновременным усилением орудий нападения (зубов и когтей), вероятно, связано прежде всего с увеличением размеров их жертв — растительноядных птицеобразных динозавров, защищенных к тому же панцирем, шипами, рогами и т. д. Увеличение зубов у хищников до размера, необходимого для закалывания крупных жертв, должно было вызывать увеличение размеров и всего черепа (а следовательно, и тела). Его большая тяжесть обусловила развитие шейных позвонков с короткими, но широкими телами. Все-таки нужно отметить, что череп развивался по отношению к туловищу непропорционально быстро. Поэтому должна была быть какая-то компенсация для сохранения равновесия передней части тела при двуногом хождении хищников, наиболее выгодном для высматривания жертвы издалека с высокого наблюдательного пункта. Правда, череп несколько облегчался за счет развития предглазничных впадин, а его эффективность увеличивалась также за счет редукции венечного отростка нижней челюсти, что способствовало ее большей подвижности и, стало быть, давало возможность заглатывать более крупную добычу. Все же этого было недостаточно, и компенсацией развития большого черепа являлась редукция передних конечностей, в которых, по-видимому, не было большой необходимости при сильно развитых зубах и мощных когтях задних лап. Задние членики задних карнозавров отличаются значительной массивностью — на них опирался тяжелый таз, поддерживавший огромное тело животного — высотой до 10 м у таких верхнемеловых гигантов, как тираннозавр и др. Характерно, что на задних лапах произошла редукция боковых пальцев, свойственная и другим бипедальным динозаврам — орнитоподам. По-видимому, это давало преимущества для более быстрого передвижения и вместе с тем создавало большую конструктивную прочность и экономичность. Большое значение для быстроты бега карно-

завров имел и хвост — балансир. У карнозавров, как и у орнитопода, был сильно развит четвертый трохантер бедренной кости, к которому прикреплялась мощная бедренно-хвостовая мускулатура, игравшая важную роль в движении задних конечностей.

Прозауруподы занимают промежуточное положение между хищными динозаврами — тероподами и растительноядными — зауроподами. Две основные группы прозаурупод — текодонтозавры и платезавры, скорее всего, являются не продолжением одна другой, а параллельными ветвями. По строению черепа и зубов платезавры более близки к примитивным зауроподам, чем текодонтозавры, но по строению конечностей они оставались более двуногими формами, чем последние, и тем самым более близкими к тероподам.

Прозауруподы сохраняли еще двуногое передвижение своих предков-хищников, но начали приспосабливаться к питанию растительной пищей, что отразилось прежде всего на строении зубного аппарата. Зубы прозаурупод, обладающие уплощенными коронками с характерной пыльюостью краев, внешне еще похожи на зубы хищников, но размеры их небольшие и число увеличено. Возможно, что переход к растительной пище происходил через стадию всеядности. В соответствии с уменьшением зубов наблюдается и уменьшение размеров черепа, что сближает прозаурупод с зауроподами. Так же как и у последних, у прозаурупод начинается удлинение шеи и хвоста. Наиболее поздние прозауруподы достигают уже значительного размера — около 6 м. У ряда прозаурупод хвостовые позвонки становятся амфицельными, что свидетельствует об ослаблении опорной функции хвоста; по-видимому, эти прозауруподы начали переход к четвероному хождению.

Зауроподы развивались как животные, приспособившиеся к питанию растительной пищей и обитанию в воде. Вполне возможно, что переход на растительную пищу послужил толчком к обитанию в водных бассейнах, где зауроподам, лишенным защитных средств, легче было спастись от карнозавров. Жили зауроподы, скорее всего, в достаточно больших водоемах — в крупных озерах и даже в прибрежной зоне внутриконтинентальных морей. Они достигали гигантских размеров, мыслимых только в воде. Их огромный размер мог служить защитой от водных хищников (кродилов и др.) и вместе с тем давал возможность беспрепятственного существования в водноприбрежной зоне. Зауроподы перешли к четвероному хождению: поддерживать многотонное тело на двух ногах, вероятно,

было бы слишком тяжело даже в воде. Гидрофильный облик зауропод хорошо выражен в строении их конечностей, эпифизы костей которых плохо оформлены и были покрыты хрящом; между тем даже у более мелких наземных динозавров эпифизы костей хорошо окостеневают. По-видимому, зауроподы были отличными пловцами, причем главным органом плавания служил длинный хвост, состоявший из двух третей длины тела животного. Длинная и гибкая шея позволяла зауроподам питаться водной растительностью на больших участках, не сходя с места, что существенно для гигантских животных, тратящих много энергии на передвижение.

Наиболее древние и примитивные зауроподы из группы цетиозавров имеют много сходства в строении черепа и зубов с платеоэврами. Они были еще сравнительно некрупными животными с уплощенными лоджечковидными зубами. В дальнейшем эволюция зауропод пошла по двум направлениям. Одни зауроподы — цетиозавры — отличались более легко построенным скелетом и вместе с тем более крупными размерами (до 30 м в длину). Облегченная передняя (с полыми костями) и массивная задняя половины тела цетиозавров позволяла им в воде приподниматься на задних ногах и, таким образом, набирать воздух в легкие, даже заходя на значительную глубину. Другая группа зауропод — брахиозавры, отделившаяся от цетиозавров, вероятно, в среднеюрскую эпоху, характеризуется более массивным скелетом, хотя по размерам они явно уступали цетиозаврам. По сравнению с цетиозаврами брахиозавры были «более четвероногими», поскольку передние конечности у них равнялись задним, а у некоторых даже несколько превышали последние. Это при наличии длинной шеи придавало брахиозаврам жирафоподобный облик, что, по-видимому, явилось иной формой приспособления, нежели у цетиозавров, для возможности заходить на большую глубину.

Своего расцвета зауроподы достигли к концу юрского периода, и уже в середине мела численность их резко падает. Возможно, они были вытеснены другой водной группой динозавров — орнитоподами, достигшими своего расцвета в позднемеловую эпоху.

Если вопрос о происхождении птицевидных динозавров пока остается спорным, то родственные связи между отдельными подотрядами птицевидных динозавров прослеживаются более четко. По-видимому, еще в конце триаса произошло разделение ствола птицевидных динозавров на две ветви: на орнитопод и стегозавров. В конце юрского периода от орни-

топод отделились панцирные динозавры (анкилозавры) и, возможно, несколько позднее — рогатые динозавры (цератопсы).

Основной орнитоподовый ствол составляют игуанодонты и утконосные динозавры (гадрозавры), различные же мелкие орнитоподы юры и мела — тисилофодонты, пситтакозавры, лаозавры и тесцелозавры — являются, по-видимому, короткими боковыми ответвлениями этого ствола. Из них особый интерес представляют тисилофодонты и пситтакозавры, по строению зубов очень сходные с анкилозаврами. Пситтакозавры, кроме того, напоминают по строению черепа примитивных рогатых динозавров, и поэтому раньше их часто считали прямыми предками анкилозавров или цератопсов. Лаозавры, обладавшие огромными глазницами и пустотелыми костями конечностей, возможно, приспособились к древесному образу жизни, являясь наиболее отклонившейся от других орнитопод группой.

Эволюция основного ствола орнитопод шла в направлении увеличения абсолютных размеров тела, совершенствования приспособления к двуголому передвижению, улучшения конструкции зубного аппарата и приспособления к обитанию в воде. Гигантские утконосные динозавры, достигавшие 10—12 м в высоту (при их bipedalной позе), были самыми крупными двуголыми животными, когда-либо существовавшими на Земле. Их колоссальный размер, безусловно, облегчал им защиту от хищников. Утконосные динозавры по сравнению с игуанодонтами имеют более резко выраженный «двухногий облик»: у них значительно диспропорция между передними и задними конечностями, закончена редукция боковых пальцев задних ног (у игуанодонтов они четырехпалые, у гадрозавров — трехпалые) и усилен крестец с четырех — шести до восьми позвонков. Интересно совершенствование конструкции зубного аппарата. У игуанодонтов зубы крупные, многочисленные и двухъярусные, т. е. в вертикальном ряду одновременно находятся два зуба. У примитивных гадрозавров зубы тоже еще немногочисленные, но более мелкие, и начинается переход к трехъярусному расположению; у позднемеловых гадрозавров число зубных вертикальных рядов увеличивается до 50 в каждой челюсти, а число зубов в одном ряду — от трех до пяти — шести. Все зубы тесно прилегали друг к другу, образуя единую «зубную батарею», и располагались в шахматном порядке; при этом молодые зубы располагались на более низком уровне, образуя совместно с функционирующими зубами вертикальные зубные ряды. Такое устройство зубного аппарата обеспечивало не только его

конструктивную прочность, но и функциональную гипсодонтность, свойственную животным, питающимся травой, вместе с которой падают земляные частицы, постепенно стирающие коронки. Это было важным приспособлением гадрозавров, питавшихся прибрежной болотной растительностью и, вероятно, клубнями некоторых растений.

Очень ярко выражено у гадрозавров приспособление к обитанию в водоемах, начавшееся еще у игуанодонтов, которые, вероятно, были обитателями прибрежных зарослей. В связи с хождением по мягкому грунту у них, по-видимому, началось уплотнение когтевых фаланг и их превращение в копытные, полностью завершившееся у утконосных динозавров. Многочисленные отпечатки следов игуанодонтов, известные в ископаемом состоянии, указывают на постоянное или, во всяком случае, частое пребывание этих динозавров на мягкой влажной почве близ воды.

Гадрозавры — уже типично водные животные, обитавшие в громадных болотах или озерах, дельтах рек и, возможно, мелководных участках морских побережий. Утинообразный клюв служил для «щипания» растительности и процеживания воды с питательными частями. Такой способ питания, когда конец морды постоянно опущен в воду, вызвал отодвижение чюздрей от конца морды назад; в глазницах развились склеротические пластинки, защищавшие глаза от давления воды. Передние конечности, сравнительно хорошо развитые для двуногих динозавров, служили дополнительными органами опоры при питании, когда животное опускалось на все четыре ноги, и помогали при плавании — форма наружных пальцев кисти свидетельствует о наличии между ними плавательной перепонки. Главным органом плавания был хвост, очень длинный и высокий у основания. Копытные фаланги задних ног и гипсодонтность зубов делают гадрозавров до известной степени сходными с некоторыми копытными млекопитающими. Биологически гадрозавры были подобны бегемотам.

Остальные группы птицетазовых динозавров были наземными травоядными животными, перешедшими к четверноному хождению и приобретшими мощные оборонительные средства. У стегозавров связь с двуногими динозаврами еще ясно выражена. Начали переход к четверноному хождению нижнеюрские скелидозавры, достигшие уже довольно крупных размеров (до 4 м в длину). На спине у них появились защитные образования — шипы. Вероятно, скелидозавры, судя по их строению, передвигались на задних конеч-

стях, но при нападении хищника опускались на четыре ноги, подставляя ему защищенную спину. У настоящих стегозавров (верхняя юра — нижний мел) основным способом передвижения было хождение уже на четырех ногах, хотя резкая диспропорция в длине передних и задних конечностей указывает на то, что эти животные могли приподниматься на задние ноги, например, при питании листовой деревьев. Стегозавры достигали значительных размеров — 6 м; на спине у них развились два ряда громадных костных треугольных пластин (*Stegosaurus*) или длинных и мощных острых шипов (*Kentrosaurus*). Имелись шипы и на подвижном хвосте.

Более надежно защищенными от хищников оказались сменявшие стегозавров в конце раннемеловой — начале поздне меловой эпохи другие птицетазовые динозавры, также жители суши, — анкилозавры и цератопсы.

Примитивные анкилозавры — акантофолды — еще сохраняли признаки происхождения от двуногих предков (диспропорция конечностей). Тело их было покрыто отдельными мелкими костными шипами и пластинами кожного происхождения. У настоящих анкилозавров, достигавших иногда громадных размеров (8—9 м в длину), костные щитки срастались между собой, образуя кольца, опоясывавшие сверху спину. У некоторых анкилозавров эти кольца могли сливаться в единый панцирь, напоминающий панцирь черепах или глиптодонтов. Нередко в коже дополнительно развивались еще мелкие трехгранные шипы. Тяжелая броня, особенно мощная в крестцовой области (как наиболее высокой и, стало быть, легче всего доступной для карнозавров), вызвала укрепление позвоночника путем слияния между собой предкрестцовых позвонков и срастания их с крестцом. На конце хвоста у ряда форм развивается диск с громадными шипами — колючками, а сухожилия хвостовых мышц окостеневали. Такой хвост, равный по длине туловищу животного, представлял собой мощное защитное оружие.

К четверноному хождению перешли и рогатые динозавры, являющие пример удивительной конвергенции с носорогами. Основными защитными средствами цератопсов были рога, а также «воротник», развившийся за счет разрастания назад темных и чешуйчатых костей и служивший для прикрытия шеи. Огромная тяжесть головы, составляющей у поздних форм около трети длины туловища, вызвала слияние передних шейных позвонков.

Архаические рогатые динозавры — протоцератопсы (начало верхнего мела) — еще не

имели рогов, или они были в зачаточном состоянии; «воротник» был мал, и слияние шейных позвонков только начиналось. Протоцератопсы еще сохраняют ярко выраженные признаки происхождения от двуногих предков: диспропорция конечностей, длинные метатарзальные кости и хорошо развитый четвертый трохантер бедра. Как и у орнитопод, задний отросток лобковой кости еще значительной длины.

У настоящих цератопсов, достигавших огромных размеров (до 8 м), на носовых и лобных костях развились громадные рога (от одного до трех) до полутора метров длины, служившие мощным оборонительным оружием даже против гигантских хищников. У некоторых цератопсов, помимо рогов, развивались

еще громадные острые шипы на скуловых костях (*Pentaceratops*) или по краям «воротника» (*Styracosaurus*). Настоящие цератопсы — «наиболее четвероногие» из всех динозавров, если не считать своеобразных брахиозавров. Задние конечности по длине почти равны передним, четвертый трохантер бедра и задняя ветвь лобковой кости редуцируются, пальцы оканчиваются широкими копытными фалангами. По-видимому, цератопсы обитали вместе с анкилозаврами в густых зарослях вокруг различных водоемов.

Наибольшего расцвета птицератопсы достигли в конце позднемеловой эпохи, заканчивающей историю всех динозавров.

Два отряда: *Saurischia* и *Ornithischia*.

ОТРЯД SAURISCHIA. ЯЩЕРОТАЗОВЫЕ ДИНОЗАВРЫ

Череп сравнительно высокий, рыло не расширяется, ростральная и предзубная кости нет. Предчелюстная кость недлинная, и челюстная достигает края ноздри. У хищных динозавров ноздри расположены у переднего края морды, но у амфибиотических зауропод смещаются далеко назад. Предгазничная впадина большая; впереди нее часто образуются дополнительные отверстия. Нижняя челюсть с хорошо развитым засочленовым отростком, венечный отросток не выражен (рис. 555а, б). Зубы немногочисленные, не образующие многорядности по вертикали, и либо ножевидные и мелкопильчатые с боков (у хищников), либо ложечковидные (у растительноядных). Обычно имеется 9—10 шейных, около 15 спинных и три—шесть крестцовых позвонков. Сочленение позвонков не только при помощи зигапофизов, но и посредством дополнительного сочленового отростка — гиосфена, отходящего от задней поверхности невральных дуг ниже зигапофизов и входящего в ямку (гипантрум) на передней поверхности следующего за ним позвонка. Обязательных сухожилий вдоль позвоночника, за исключением орнитоимид, обычно нет. Тазовый пояс трехлучевого типа (рис. 556а, б). Лобковые кости расширены на конце, образуя симфиз. Заднелобковый отросток (*postpubis*) отсутствует; имеются брюшные ребра. Конечные фаланги на передних и задних ногах острые, когтевидные (рис. 557).

По образу жизни ящеротазовые динозавры ясно разделяются на наземных двуногих (тероподы и прозауроподы) и амфибиотических

четвероногих (зауроподы). Среди двуногих выделяется группа активных гигантских хищников (карнозавры), сравнительно легко построенных животнойядных форм (целурозавры) и переходящих к растительноядности (прозауроподы). Все амфибиотические четвероногие (зауроподы) питались растительностью. В триас — мел. Сомнительные остатки описаны из ср. триаса. Три подотряда.

ПОДОТРЯД THEROPODA. ХИЩНЫЕ ДИНОЗАВРЫ

Двуногие хищные динозавры размером от 25 см до 12—15 м. Череп сравнительно крупный, с хорошо развитой затылочной частью. Ноздри расположены на конце морды. Квадратная кость обычно вертикальная. Иногда сохраняется верхняя крыловидная кость. Нижняя челюсть высокая и длинная, с большим боковым отверстием. Зубы острые, сжатые с боков, зазубренные по краям, обычно несколько загнутые назад; как исключение зубы могут замещаться роговым клювом (*Ornithomimidae*). Позвонки латилельные, шейные и реже спинные позвонки могут становиться опистцельными. Обычно имеется около 10 шейных, 15 спинных и трех — пяти крестцовых позвонков. Шея сравнительно короткая (всегда короче туловища), хвост длинный. Лопатка длинная и узкая. Тазовый пояс массивный; симфиз образован одними лобковыми костями, часто расширенными на конце. Передние конечности значительно короче задних, с реду-

цированными наружными пальцами; у специализированных форм кисть становится трехпалой или даже двупалой. Стопа четырехпалая, с обычно резко укороченным и обращенным назад I пальцем. Ср. триас — мел. Два надсемейства.

НАДСЕМЕЙСТВО COELUROIDEA. ЦЕЛУРОЗАВРЫ

(= Coelurosauria)

Сравнительно мелкие (от 25 см до 5 м) хищные динозавры с небольшим, относительно низким черепом. Глазницы большие, округлые; дополнительных предглазничных отверстий обычно не бывает. Зубы в большинстве случаев некрупные, и клыки слабо выражены или не дифференцированы совсем; иногда зубы утрачиваются. Шея и туловище сравнительно длинные. Обычно имеется 9—10 шейных, 14 спинных, три крестцовых позвонка; у специализированных форм число крестцовых позвонков может увеличиваться до пяти. Позвонки обычно платицельные, но шейные и (реже) спинные позвонки иногда становятся опистоцельными. Конечности сравнительно длинные и тонкие. Передние конечности у примитивных форм пятипалые, у специализированных же IV и V пальцы могут утрачиваться. Бедренная кость обычно изогнутая и более короткая, чем большая берцовая. Стопа, как правило, четырехпалая, с укороченным I пальцем; от V пальца обычно сохраняется лишь метатарзальная косточка. Ср. триас — мел. Семь семейств.

СЕМЕЙСТВО AMMOSAURIDAE HUENE, 1914

Мелкие примитивные целурозавры с относительно большим черепом, примерно равным по длине плечу. Зубы слабые, тесно посаженные. Спинные позвонки сильно удлиненные, крестцовые и хвостовые — укороченные. В крестце три позвонка. Лобковая кость широкая и



Рис. 559. *Ammosaurus major* Marsh.

Реконструкция: В. триас С. Америки (Huene, 1956)

короткая. Предплечье короткое. Голень короткая. Стопа не имеет «птичьего» строения, характерного для других целурозавров. Пястные кости короткие, I палец стопы развит нормально, но V представлен лишь короткой пястной костью и зачаточной фалангой. Плохо известны. В. триас.

Ammosaurus Marsh, 1891. Тип рода — *A. major* Marsh, 1891; в. триас США (рис. 559).

СЕМЕЙСТВО HALOPODIDAE MARSH, 1881 (= PROCOEMPSOGNATHIDAE HUENE, 1914)

Примитивные целурозавры с удлиненным, низким черепом и сильными зубами. Шея относительно длинная; хвостовые позвонки короткие. В крестце три позвонка. Передние конечности укороченные, кисть несколько редуцирована. Задние конечности длинные и стройные, голень по длине не уступает бедру, пястные кости умеренно удлиненные, но стопа уже приобретает характерное «птичье» строение. Пяточная кость иногда с бугром. В. триас — н. юра.

Procompsognathus Fraas, 1914 (? = *Pterospondylus* Jaekel, 1913); в. триас 3. Европы (рис. 560). *Hallopod* Marsh, 1881; в. триас (? н. юра) США. ? *Halticosaurus* Huene, 1908; в. триас 3. Европы.

СЕМЕЙСТВО PODOKESAURIDAE HUENE, 1914

Целурозавры с удлиненным черепом и слабыми зубами, разделенными небольшими промежутками. Шейные и задние хвостовые позвонки удлиненные. В крестце три позвонка. Лобковая кость очень длинная. Предплечье и кость удлиненные. Голень и плюсневые кости очень длинные; стопа имеет типичное для целурозавров «птичье» строение. Пяточная кость иногда с бугром. Ср. — в. триас.

Triassolestes Reig, 1961; ср. триас Аргентина. *Saltopus* Huene, 1910 (рис. 561); *Avipes* Huene, 1932; *Dolichosuchus* Huene, 1932; *Velocipes* Huene, 1932 — все из в. триаса 3. Европы. *Coelophys* Cope, 1889; *Podokesaurus* Talbot, 1911; *Spinosuchus* Huene, 1932; ? *Gwyneddosaurus* Bock, 1945 — все из в. триаса С. Америки. ? *Lukousaurus* Young, 1948; в. триас Китая.

СЕМЕЙСТВО SEGISAURIDAE CAMP, 1936

Тяжело построенные целурозавры. Позвонки без полостей. Ключицы сохраняются. Седалищная кость с отверстием. Голень слегка

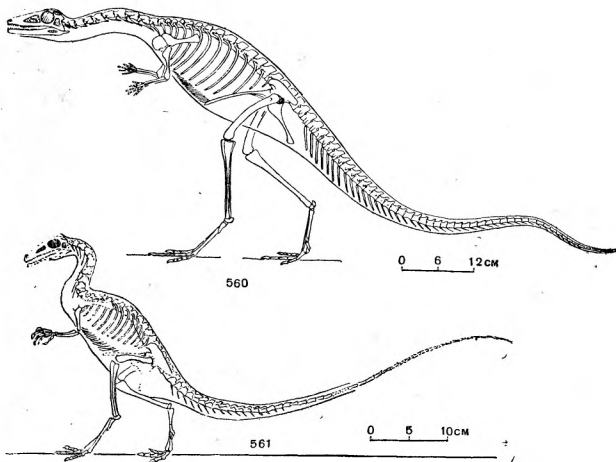


Рис. 560. *Procompsognathus triassicus* Fraas.
Реконструкция. Триас Германии (Zittel, 1932)

Рис. 561. *Saltopus Huenei*.
Реконструкция. Ср. триас З. Европы (Huene, 1956)

длиннее бедра. Кисть трехпалая, с удлинненными пальцами. Стопа имеет «птичье» строение, V палец редуцирован, I укорочен. Пяточная кость с бугром. Н. юра (? в. триас). Плохо известны.

Segisaurus Camp, 1936; н. юра (? в. триас) С. Америки.

СЕМЕЙСТВО COMPSOGNATHIDAE HUXLEY, 1870

Длина до 1 м. Обычно имеется дополнительное предглазничное отверстие, расположенное в челюстной кости впереди главного. Зубы острые. Шея длинная, гибкая; в ее состав входит 9—10 опистоцельных позвонков. Спинных позвонков 13, они слегка опистоцельные или платицельные. Крестцовых позвонков пять. Лобковые кости более длинные, чем седалищные, расширенные на конце. Кисть трехпалая, ее IV палец редуцирован, V утрачен полностью. Стопа четырехпалая, с рудиментарной

метатарзальной костью V пальца. I палец стопы резко укорочен и повернут назад. В. юра — мел.

Compsognathus Wagner, 1859. Тип рода — *C. longipes* Wagner, 1859; в. юра (портланд), Бавария. Череп длиной около 7,5 см. Имеется дополнительное предглазничное отверстие. Длинная ось черепа направлена под прямым углом к шее. Зубы маленькие, конические. Передние конечности вдвое короче задних. Проксимальные кости стопы уплощены и плотно прилегают к большой берцовой кости (рис. 562). Один вид.

Velociraptor Osborn, 1924. Тип рода — *V. mongoliensis* Osborn, 1924; в. мел, Монголия (Шабарак-Усу) и С. Китай. Череп маленький, низкий, с удлинненной лицевой частью. Имеется дополнительное предглазничное отверстие. Зубы редко посаженные. Предчелюстная кость несет три зуба, челюстная — девять, в нижней

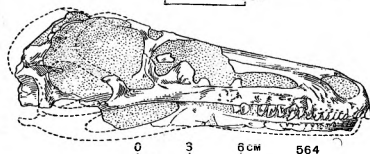
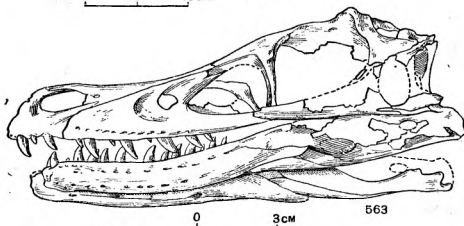
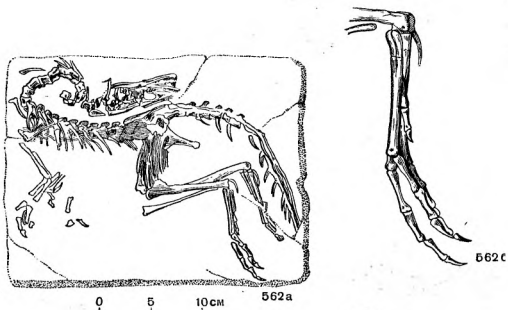


Рис. 562. *Compsognathus longipes* Wagner:

а — скелет; б — задняя конечность (x1). В. юра Германии (Zittel, 1932)

Рис. 563. *Velociraptor mongoliensis* Osborn.

Череп сбоку. В. мел Монголии (Osborn, 1924)

Рис. 564. *Saurornithoides mongoliensis* Osborn.

Череп сбоку. В. мел Монголии (Osborn, 1924)

челюсти 14 зубов. Котевые фаланги кисти длинные, сильно загнутые и сжатые с боков (рис. 563). Один вид.

Saurornithoides Osborn, 1924. Тип рода — *S. mongoliensis* Osborn, 1924; в. мел. Монголия (Шабарак-Усу). Череп низкий и удлинённый, но несколько более крупный, чем у *Velociraptor*; дополнительное предглазничное отверстие крупное. Зубы широкие, густо посаженные. Предчелюстная кость несет четыре зуба, челюстная — 15. Средний палец стопы сравнительно короткий (рис. 564). Один вид.

Elaphrosaurus Janensch, 1920; в. юра и в. мел Африки. *Aristosuchus* Seeley, 1887; *Thecospondylus* Seeley, 1882 — оба из н. мела Англии. *Composuchus* Huene, 1932; в. мел Индии. *Raptor* Huene, 1932; в. мел Австралии. *Dromaeosaurus* Matthew et Brown, 1922; в. мел С. Америки.

СЕМЕЙСТВО COELURIDAE MARSH, 1881

(= Coelurosauridae Cope, 1882)

Очень близки к *Compsognathidae*. Длина до 2 м. Череп с большим предглазничным отверстием, впереди него обычно имеется маленькое дополнительное предглазничное отверстие. Зубы острые, небольшие, передние несколько редуцированы. Шея длинная, гибкая, в состав ее входит 9—10 опистocoelальных позвонков. Спинных позвонков 13, они слегка амфицельные или опистocoelальные; тела спинных позвонков удлинены. Крестцовых позвонков пять. Задние хвостовые позвонки с очень длинными передними загалофизами. Лобковая кость утолщенная, но не расширенная на конце. Передние конечности сравнительно длинные, кисть трехпалая, с сильными когтевыми фалангами. Стопа четырехпалая, с рудиментарной метатарзальной костью V пальца и резко укороченным I пальцем. Юра — н. мел.

Ornitholestes Osborn, 1903. Тип рода — *O. hermani* Osborn, 1903; в. юра (свита моррисон), США (Вайоминг). Череп с двумя предглазничными отверстиями. Шейных позвонков 10. Кисть удлинённая, с очень сильными, сжатыми с боков и резко изогнутыми когтевыми фалангами. Седлищная кость не утолщенная на конце. Когтевые фаланги пальцев стопы изогнутые широкие (рис. 565). Один вид.

Agrosaurus Seeley, 1891; юра Австралии. *Sinocoelurus* Young, 1942; юра Китая. *Caudocoelurus* Huene, 1932; в. юра З. Европы. *Coelurus* Marsh, 1879; в. юра и н. мел С. Америки. *Calamospondylus* Lydekker, 1889; (= *Calamosaurus*

Lydekker, 1891); *Thecoocoelurus* Huene, 1926 — оба из н. мела З. Европы. *Chirostenotes* Gilmore, 1924; *Coelosaurus* Leidy, 1865 — оба из в. мела С. Америки. *Coeluroides* Huene et Matley, 1932; *Jubbulpuria* Huene et Matley, 1932; *Laevisuchus* Huene et Matley, 1932 — все из в. мела Индии.

Условно к этому же семейству отнесены роды: *Sarcosaurus* Huene, 1932; н. юра З. Европы. *Walgettosuchus* Huene, 1932; *Fulgurotherium* Huene, 1932 — оба из н. мела Австралии. Род *Sarcosaurus* часто относят к сем. Megalosauridae, а род *Walgettosuchus* — к сем. Ornithomimidae.

СЕМЕЙСТВО ORNITHOMIMIDAE MARSH, 1890

Размеры до 3,5—5,0 м. Череп маленький, легкий, предглазничное отверстие большое, впереди него в челюстной кости имеется маленькое дополнительное предглазничное отверстие. Квадратная кость наклонена вперед и вниз. Челюсти тонкие. Зубы отсутствуют. Шея длинная, тонкая. Предкрестцовые позвонки опистocoelальные или слегка гетероцельные. Шейных позвонков 10, спинных 13, крестцовых — пять. Шейные ребра прирастают к позвонкам. Подвздошная кость широко разрастается вдоль крестца. Лобковая и седлищная кости на конце расширены. Передние конечности сравнительно очень длинные. Кисть трехпалая, хватательная; IV и V пальцы отсутствуют. Стопа трехпалая, с обычно сохраняющимся рудиментом метатарзальной кости V пальца. Плюсна длинная; метатарзальная кость III пальца сужена в проксимальной части. Пальцы стопы длинные, тонкие. В. мел.

Ornithomimus Marsh, 1890 (= *Struthiomimus* Osborn, 1917). Тип рода — *Ornithomimus velox* Marsh, 1890; в. мел С. Америки (Колорадо). Череп похож на птичий, с очень короткой заглазничной частью и длинной и низкой предглазничной. Передняя лопасть подвздошной кости загибается вниз. Седлищная кость изогнутая. Рудимент пятой метатарзальной кости сохраняется (рис. 566). Около 10 видов. В. мел С. Америки и Китая (Внутренняя Монголия). *O. altus* Osborn, 1902 и близкие к нему виды, ранее выделявшиеся в особый род *Struthiomimus*, отличаются от типичных видов *Ornithomimus* лишь меньшими размерами, более короткими кистью и плюсной и отсутствием рудимента метатарзальной кости V пальца.

Oviraptor Osborn, 1924. Тип рода — *O. philoceraptos* Osborn, 1924; в. мел Монголии

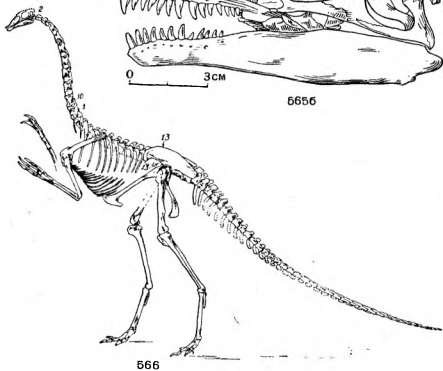
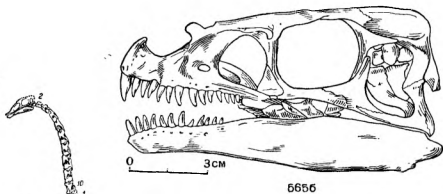
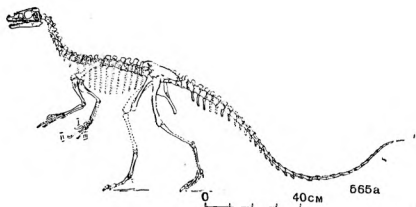


Рис. 565. *Ornitholestes hermani* Osborn:

а — реконструкция; б — череп сбоку. В. мел. Монголия (Osborn, 1917)

Рис. 566. *Ornithomimus altus* Osborn.

Реконструкция ($\times \frac{1}{10}$) В. мел. Канады (Osborn, 1917)

(Шабарак-Усу). Череп очень короткий и высокий, его лицевая часть совершенно не понижается спереди. Череп значительно короче,

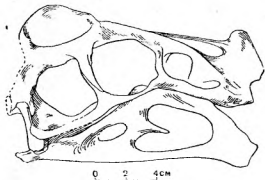


Рис. 567. *Oviraptor philoceratops* Osborn.
Череп сбоку. В. мел Монголии (Osborn, 1924)

чем у *Ornithomimus*. Височные ямы большие. Челюсти полностью лишены зубов. Нижняя челюсть очень высокая в передней половине, с двумя боковыми отверстиями. По-видимому, сохраняется межключица (рис. 567). Один вид.

Macrophalangia Sternberg, 1932; в. мел Канады. *Betasuchus* Huene, 1932; в. мел З. Европы. *Ornithomimoides* Huene et Mathley, 1932; в. мел Индии.

НАДСЕМЕЙСТВО DEINODONTOIDEA.

КАРНОЗАВРЫ

(= Carnosauria)

Крупные и гигантские (5—15 м) хищные динозавры с большим, массивным и высоким черепом. Глазницы удлиненные дорсентрально. Обычно имеется дополнительное предглазничное отверстие. Между теменными и верхней затылочной костями остается неокостеневшее пространство. Зубы обычно очень крупные, передние зубы челюстной кости несколько увеличены. Шея и туловище несколько укорочены. Шейных позвонков 8—10, спинных 13—15. В крестце обычно пять позвонков, но у примитивных карнозавров имеется только три. Шейные и туловищные позвонки обычно опистоцельные, хвостовые — платицельные. Передние конечности резко укорочены, задние — массивные. Кисть обычно с редуцированными IV и V пальцами, у специализированных форм — двупалая. Бедренная кость обычно прямая и более длинная, чем большая берцовая. Стопа четырехпалая, с укороченным и обращенным назад I пальцем; V палец обычно представлен лишь рудиментом метатарзаль-

ной косточки. Плюсна несколько короче и массивнее, чем у целурозавров, II—IV метатарзальные кости часто срastaются, III метатарзальная всегда длиннее боковых. Ср. триас — в. мел. Шесть семейств.

СЕМЕЙСТВО GRYPONICHIDAE BROOM, 1911

(= Palaeosauridae Huene, 1926)

Мелкие карнозавры со сравнительно длинными передними конечностями. Череп сравнительно небольшой. Шея и туловище относительно удлиненные. В крестце три позвонка. Остистые отростки шейных позвонков низкие. Позвонки платицельные. Лобковая кость длинная и узкая; длина передних конечностей составляет не менее двух третей длины задних. Кисть пятипалая, но ее IV и V пальцы лишены ногтей. Возможно, еще сохраняли известную способность к опоре на передние конечности. Ср. — в. триас.

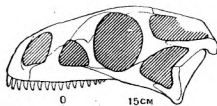


Рис. 568. *Palaeosaurus* Kuhn, 1959
Череп сбоку. В. триас З. Европы

Herrerasaurus Reig, 1963; *Ischisaurus* Reig, 1963 — оба из ср. триаса Аргентины. *Palaeosaurus* Kuhn, 1959 (= *Palaeosaurus* Riley et Stutchbury, 1836); в. триас З. Европы (рис. 568). *Aetonyx* Broom, 1911; *Gryponyx* Broom, 1911 — оба из в. триаса Ю. Африки.

СЕМЕЙСТВО TERATOSAURIDAE HUENE, 1932

Средней величины карнозавры с большим, но еще сравнительно низким черепом. Зубы сравнительно тонкие, изогнутые. Шейные и спинные позвонки умеренно удлиненные. В крестце три позвонка. Позвонки платицельные. Лобковая кость длинная, узкая. Передние конечности сравнительно массивные и составляют по длине около двух третей от задних. Наружные (IV и V) пальцы кисти редуцированы. Стопа четырехпалая, с пястной костью V пальца. Пястные кости I—III пальцев разделены (рис. 569). Ср. (?) — в. триас.

Teratosaurus Meyer, 1881 (= *Smilodon* Plieninger, 1846; = *Avalonia* Seeley, 1898; = *Zanclodon* in errore); ср. (?) — в. триас

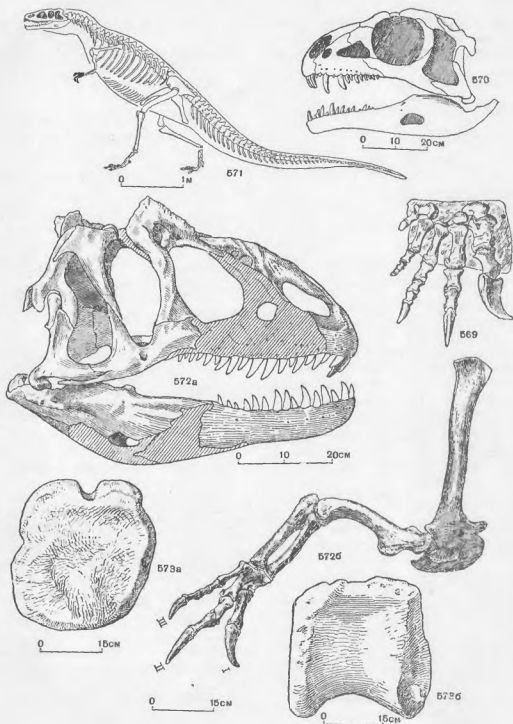


Рис. 569. *Crona Gresslyosaurus* Rütimeyer
В. триас З. Европы (Huene, 1956)

Рис. 570. *Teratosaurus* Meyer.

Череп сбоку. В. триас З. Европы (Huene, 1956)

Рис. 571. *Megalosaurus bucklandi* Meyer.

Реконструкция. В. юра Англии (Huene, 1956)

Рис. 572. *Antrodemus fragilis* (Marsh):
а — череп сбоку; б — правая передняя конечность.
В. юра США (Gilmore, 1920)

Рис. 573. *Embasaurus minax* Riabinin.

а, б — позвонки. Н. мел СССР (Кавказстан) (Рябинин, 1931)

3. Европы (рис. 570). *Cladeiodon* Owen, 1841 (= *Cladyodon* Owen, 1842; = *Claderodon* Agassiz, 1846; = *Kladeisteriodon* Plieninger, 1846; = *Kladyodon* Plieninger, 1846); *Gresslyosaurus* Rüttimeyer, 1857 (= *Dinosaurus* Rüttimeyer, 1856; = *Picrodon* Seeley, 1898; = *Pachysaurus* Huene, 1908) — оба из в. триаса 3. Европы. *Sinosaurus* Young, 1948; в. триас Китая. *Orosaurus* Huxley, 1867 (= *Orinosaurus* Lydekker, 1889; ? = *Basulodon* Huene, 1908); в. триас Ю. Африки. *Zatomus* Cope, 1871; в. триас С. Америки.

СЕМЕЙСТВО MEGALOSAURIDAE HUXLEY, 1870

Размеры от 5 до 10 м. Череп большой и массивный, с маленьким дополнительным предглазничным отверстием. Соединение лобных костей с теменными обычно рыхлое. Квадратная кость наклонена назад. Нижняя челюсть удлинённая. Шейные позвонки опистоцельные, спинные — платицельные или слегка опистоцельные. В крестце пять позвонков. Тазовый пояс массивный, подвздошная кость сравнительно низкая, с хорошо развитой передней лопастью и отростком для локтовой кости. Как лобковая, так и седалищная кости расширены на дистальном конце. Передние конечности короткие, трехпалые, с сохраняющимися иногда рудиментами IV и V пальцев. Таранная кость с восходящим отростком. Метатарзальные кости II—IV пальцев могут сливаться. Юра — мел.

Иногда из этого семейства выделяют особое семейство Allosauridae Huene, 1948, отличающееся от типичных мегалозаврид наличием выростов на предлобных костях. Хюне (Huene, 1956) выделяет в особое семейства также роды *Bachariasaurus* и *Erectopus*.

Megalosaurus Buckland, 1824 (= *Poecilopleuron* Eudes-Deslongchamps, 1838; = *Poecilopleuron* Owen, 1842; = *Poecilopleuron* Fitzgerald, 1843; = *Poecilopleuron* Agassiz, 1846; = *Nuthetes* Owen, 1854; = *Aggiosaurus* Ambayrac, 1913; = *Altispinax* Huene, 1923; = *Illosuchus* Huene, 1932; = *Magnosaurus* Huene, 1932). Тип рода — *M. bucklandi* Meyer, 1832; в. юра (оксфорд), Англия. Размеры до 8 м. Лобные кости плотно соединены с теменными. Выростов на предлобных костях нет. Предчелюстная кость несет четыре зуба. Кости таза несросшиеся. Сохраняются рудименты IV и V пальцев кисти (рис. 571). Несколько видов. Н. юра — н. мел 3. Европы; в. юра Африки. Сомнительные остатки указаны для н. юры С. Америки.

Anirodemus Leidy, 1870 (= *Allosaurus* Marsh, 1877; = *Creosaurus* Marsh, 1878; ? = *Labrosaurus* Marsh, 1879). Тип рода —

Anirodemus valens Leidy, 1870; в. юра (свита моррисон), США (Колорадо). Лобные кости рыхло соединены с теменными. Предлобные кости с бугристыми выростами. Предчелюстная кость несет пять зубов, челюстная 15—17, нижняя челюсть 15—16. IV и V пальцы кисти полностью утрачены; I палец кости с большим кривым когтем (рис. 572). Несколько видов. В. юра С. Америки и Африки; н. мел С. Америки. Сомнительные остатки (плоская кость) указаны для в. юры Забайкалья.

Macrodon Zborzevski, 1934; юра 3. Европы. *Chienkosaurus* Young, 1942; в. юра Китая. *Szechuanosaurus* Young, 1942; в. юра Китая. *Altispinax* Huene, 1923; н. мел 3. Европы. *Acrocanthosaurus* Stovall et Langston, 1950; н. мел С. Америки. *Carcharodontosaurus* Stromer, 1931; мел. С. Африки. *Inosaurus* Lapparent, 1957; н. мел С. Африки. *Indosaurus* Huene et Mathley, 1932; *Indosuchus* Huene et Mathley, 1932 — оба из в. мела Индии.

Условно к этому же семейству отнесены роды *Erectopus* Huene, 1923; н. мел 3. Европы. *Embassaurus* Riabinin, 1931; н. мел Казахстана (рис. 573). *Dryptosaurus* Marsh, 1877; (= *Laelaps* Cope, 1886); в. мел С. Америки. *Dryptosauroides* Huene, 1932; *Orthogoniosaurus* Das Gupta, 1931 — оба из в. мела Индии. *Bahariasaurus* Stromer, 1934; в. мел С. Африки. Роды *Dryptosaurus* и *Dryptosauroides* иногда относят к целурозаврам.

СЕМЕЙСТВО CERATOSAURIDAE MARSH, 1884

Очень близки к Megalosauridae, но отличаются наличием костного выроста (рога) на носовых костях. Кисть трехпалая, с рудиментами IV и V пальцев. В. юра.

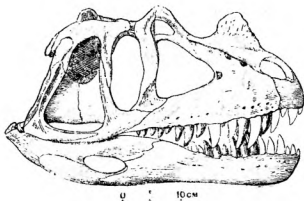


Рис. 574. *Ceratosaurs nasicornis* Marsh.
Череп сбоку. В. юра США (Gilmore, 1920)

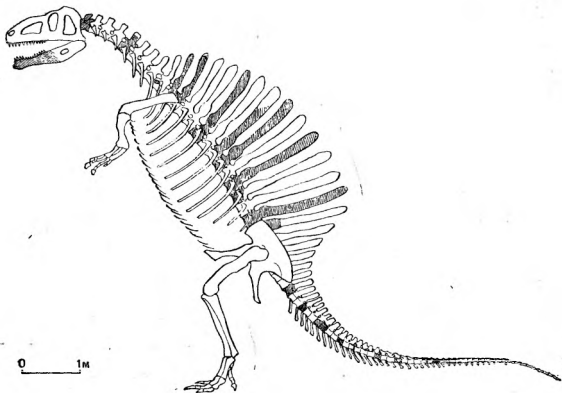


Рис. 575. *Spinosaurus aegypticus* Stromer.
Реконструкция. В. мел Египта (Lapparent, 1955)

Ceratosaurs Marsh, 1884. Тип рода — *C. nasicornis* Marsh, 1884; в. юра (свита моррисон), США (Колорадо). Череп массивный, с большим костным рогом на носовых костях и двумя рогами меньшего размера — на предлобных. В предчелюстной кости три зуба, в челюстной 15, в нижней челюсти 15 зубов. Рудимент IV пальца кисти развит очень хорошо, и кисть обычно считают четырехпалой. На спине имеется продольный ряд маленьких пластинок (рис. 574). Один вид.

Proceratosaurus Huene, 1926; в. юра З. Европы.

СЕМЕЙСТВО SPINOSAURIDAE STROMER, 1915

Длина до 10—12 м. Все предкрестцовые позвонки опистоцельные; остистые отростки спинных позвонков чрезвычайно длинные. В. мел.

Spinosaurus Stromer, 1915. Тип рода — *S. aegypticus* Stromer, 1915; в. мел, Египет. Зубная кость длиной до 80 см. Зубы большие, конические, почти прямые. Спинные позвонки массивные, хвостовые — короткие. Остистые отростки некоторых спинных позвонков достигают 1,7 м в длину (рис. 575). Один вид.

СЕМЕЙСТВО DEINODONTIDAE COPE, 1886 (=Tyrannosauridae Brown, 1914)

Хищные динозавры гигантской величины. Череп большой, массивный, с тремя предглазничными отверстиями, из которых передние два невелики. Лобные и теменные кости соединены неподвижным швом. Квадратная кость вертикальная; нижняя челюсть высокая, недлинная. Зубы большие, саблевидные. Шея (8—10 позвонков) и туловище (13—15 позвонков) укорочены. Шейные позвонки опистоцельные, спинные — платицельные. Тазовый пояс превышает размеры черепа. Подвздошные кости высокие, с длинной задней лопастью, лобковые — длинные, резко расширенные на кончике; седалищные кости направлены заостренным дистальным концом назад. Передние конечности сильно редуцированы. Кисть с двумя пальцами (I и II) и зачатком пястной кости III пальца; когтевые фаланги сильно изогнуты и резко сжаты с боков. Задние конечности длинные, массивные. Бедренная кость почти такой же длины, как и большая берцовая. Таранная кость массивная, с восходящим отростком. Метатарзальные кости массивные, умеренной длины; метатарзальная кость среднего (III) пальца редуцирована в

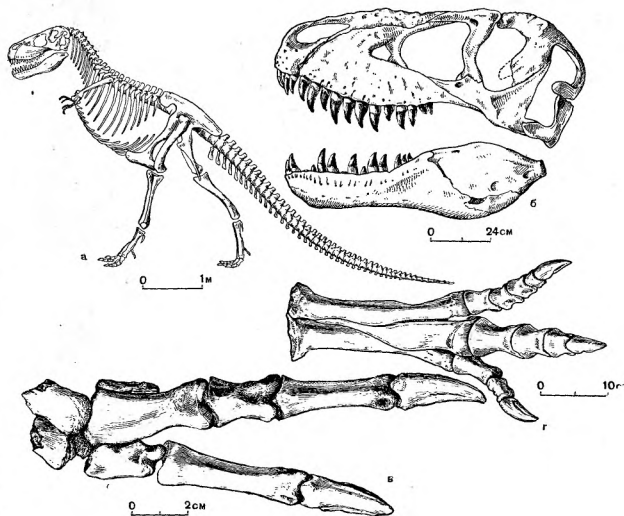


Рис. 576. *Tarbosaurus efremovi* Maleev:

а — реконструкция; б — череп сбоку; в — передняя лапа; г — левая задняя лапа. В. мел Монголии (а, б — Малеев, 1955)

проксимальной части и плотно соединена с метатарзальными костями II и IV пальцев. Фаланги пальцев стопы массивные, крепкие. Когти умеренно загнутые, широкие. В. мел.

Tarbosaurus Maleev, 1955. Тип рода — *T. efremovi* Maleev, 1955; в. мел. Монголия. Длина 10—12 м. Череп менее высокий, но более вытянутый, чем у *Tyrannosaurus*. Выросты на слезных костях отсутствуют. Зубы сильно сжаты с боков. Предчелюстная кость несет четыре зуба, челюстная 13, в нижней челюсти 15 зубов. Передний зуб челюстной кости значительно сильнее зубов предчелюстной кости. Плечевая кость более короткая, чем у *Tyrannosaurus* и *Gorgosaurus*; она втрое длиннее локтевой и вчетверо короче бедренной. Мета-

тарзальные кости более короткие, чем у *Tyrannosaurus* и *Gorgosaurus* (рис. 576). Один вид.

Tyrannosaurus Osborn, 1905 (= *Dinamosaurus* Osborn, 1905; ? = *Manospondylus* Cope, 1892). Тип рода — *Tyrannosaurus rex* Osborn, 1905; в. мел (свита хелл-крик), США (Монтана). Длина 12—14 м. Череп высокий, сжатый с боков, длиной до 1,3—1,5 м. Глазницы бобовидные. Слезная кость с бугристым утолщением. Предчелюстная кость несет четыре зуба, челюстная — 12 или 13, в нижней челюсти 14—15 зубов. В поперечном сечении зубы широкоовальные, слабее сжатые с боков, чем у *Tarbosaurus*, стенки альвеол между зубами поднимаются на 2—3 см в виде треугольных костных члустин. Лопатка длинная, узкая;

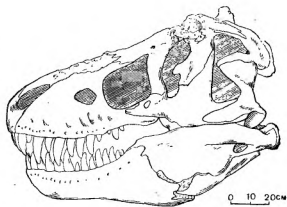


Рис. 577. *Tyrannosaurus rex* Osborn.
Череп сбоку. В. мел. США (Osborn, 1912)

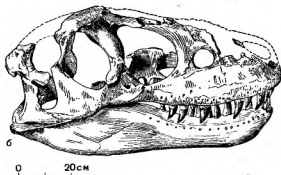
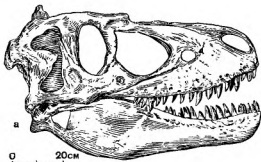


Рис. 578. *Deinodon* Leidy:
а — череп *D. libratus* (Lambe); в. мел. США; б — череп *D. longirostris* (Macleay); в — правая задняя лапа *D. novojiltsi* (Macleay). В. мел. Монголии (а — Gilmore, 1946; б — Maceley, 1955)

плечевая кость почти втрое короче лопатки. Седалищные кости немного короче лобковых. Бедренная кость длиннее большой берцовой. Метатарзальные кости массивные (рис. 577). Три вида. В. мел. Азии и С. Америки.

Deinodon Leidy, 1868 (= *Dinodon* Cope, 1866; = *Aublysodon* Leidy, 1868; = *Teinurosaurus* Cope, 1869; = *Albertosaurus* Osborn, 1905; = *Gorgosaurus* Lambe, 1914). Тип рода — *Deinodon horridus* Leidy, 1868; в. мел. (свита белли — ривер), Канада (Альберта). Размеры варьируют в пределах 7—9 м. Череп узкий и более низкий, чем у *Tyrannosaurus* и *Tarbosaurus*. Глазницы большие, округлые. Слезные кости обычно с большими выростами. Зубы резко сжаты с боков, в поперечном сечении они овальные или чечевицеобразные. Предчелюстная кость несет четыре зуба, челюстная — 14, в нижней челюсти 14 зубов. Зубы предчелюстной кости короче передних челюстных. Лопатка длиннее передних конечностей. Плечевая кость вдвое короче локтевой. Бедренная кость почти такой же длины как и большая берцовая, или несколько короче последней. Метатарзальные кости длиннее, чем у *Tyrannosaurus* и *Tarbosaurus* (рис. 578). До 10 видов. Н. мел. Монголии и С. Америки.

Genyodectes Woodward, 1901 (? = *Clasmodosaurus* Ameghino, 1899; ? = *Loncosaurus* Ameghino, 1899); в. мел. Ю. Америки. *Alectrosaurus* Gilmore, 1933; *Prodeinodon* Osborn, 1924 — оба из в. мела Китая. *Majungasaurus* Depéret, 1955; в. мел. Мадагаскара.

Роды *Clasmodosaurus* и *Loncosaurus* иногда относят к целурозаврам.

ТHEROPODA INCERTAE SEDIS

Poposaurus Mehl, 1915; в. триас. США. *Paronychodon* Cope, 1876; *Pneumatoarthrus* Cope, 1870; (= *Pneumatarthrus* Cope, 1872); *Polyodontosaurus* Gilmore, 1932; *Stenonychosaurus* Sternberg, 1932; *Tichosteus* Cope, 1878; *Zapsalis* Cope, 1877 — все из в. мела США.

ПОДОТРЯД PROSAUROPODA. ПРОЗАУРОПОДЫ

От небольших до крупных размеров динозавры, преимущественно двуногие по способу передвижения, с переходом к четвероножному хождению. По своему строению занимают промежуточное положение между Theropoda и Sauropoda. Череп относительно небольшой, сильно суженный в рыльной части (рис. 579).

Верхняя челюсть может нависать над нижней. Ноздри расположены не на конце морды. Глазницы округлые; предглазничная впадина одна. Нижняя височная впадина трапецевидной формы. Нижняя челюсть с боковым отверстием. Зубы мелкие, конические, утолщенные посредине, более многочисленные, чем у теропод, но, как и у них, зазубренные спереди и сзади.

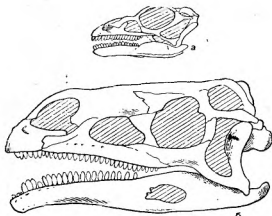


Рис. 579. Черепа прозаурупод:

а — *Anchisaurus*, б — *Plateosaurus* (Gregory no Piveteau, 1955)

Шея и хвост более удлиненные, чем у теропод, но значительно короче, чем у зауропод. Позвонки обычно амфицельные или платиамфицельные. Шейных позвонков обычно 9—10, спинных (несущих низкие невральные отростки) 14—15, крестцовых три—четыре, хвостовых—до 60. Шейные ребра тонкие и длинные. Коракоид большой, сливающийся с лопаткой в массивный скапулокоракоид; грудина изредка окостеневает. Плечевая кость с расширенными эпифизами, но сохраняет хорошо развитый крючкообразный отросток дельтовидного гребня. Подвздошная кость с короткой передней и большой задней лопастями. Седлающая кость массивная, широкая; лобковая—без молоткообразного выроста на конце. Передние конечности на треть или вдвое короче задних. Предплечье в полтора раза короче плеча; IV и V пальцы кисти укорочены и лишены когтей. Задняя конечность массивная; бедренная кость изогнута и длиннее большой берцовой; четвертый трохантер, как правило, хорошо развит. Таранная кость без восходящего отростка. Стопа с редуцированным V пальцем. Сохраняются брюшные ребра. В. триас. Сомнительные остатки указаны для ср. триаса Ю. Америки.

Четыре семейства: Thecodontosauridae, Plateosauridae, Plateosauravidae и Melanorosauridae. Два последних семейства, установ-

ленные по весьма фрагментарным материалам из в. триаса Ю. Африки, не рассматриваются.

СЕМЕЙСТВО THECODONTOSAURIDAE

Мелкие легкие динозавры. Голова относительно маленькая. Квадратная кость немного наклонена вперед и вниз. Зубы конические, с острыми, зазубренными краями. В каждой челюсти около 15 зубов. Крестцовых позвонков три—четыре. Лобковая кость палочкообразная. Передние конечности сравнительно длинные: лишь на треть короче задних. Метатарзальные кости удлиненные. В. триас.

Thecodontosaurus Riley et Stutchbury, 1836 (= *Megadactylus* Hitchcock, 1865; = *Amphisaurus* Marsh, 1877; = *Anchisaurus* Marsh, 1885). Тип рода — *Th. antiquus* Morris, 1843; в. триас, Ю. Англия. Полный череп и скелет неизвестны. Шейные позвонки относительно короткие. Передние конечности длинные. Проксимальный конец плечевой кости сильно расширен. Первая метатарзальная кость маленькая. Несколько видов. В. триас 3. Европы, Ю. Африки и С. Америки. Остатки текодонтосавров из н. триаса Вологодской и Оренбургской обл. (Ефремов, 1940; Юрьев, 1954), по-видимому, принадлежат текодонтам или другим пресмыкающимся (Ефремов и Вьюшков, 1955).

Anchisaurus Marsh, 1891 (= *Yaleosaurus* Huene, 1932). Тип рода — *Anchisaurus colurus* Marsh, 1891; в. триас, США (Коннектикут). Размер около 2 м. Очень большие глазницы. Позвонки удлиненные. Передние конечности короче, чем у *Thecodontosaurus*. От V пальца стопы сохраняется лишь рудимент *metatarsale* (рис. 579а). Несколько видов. В. триас США (Коннектикут и Массачусетс).

Gyposaurus Broom, 1911 (= *Aristosaurus* Hoesep, 1920; ? = *Hortalotarsus* Seeley, 1894). Тип рода — *Gyposaurus capensis* Broom, 1911; в. триас, Ю. Африка. Мелкие (около 1,5 м) прозауруподы. Шейные и средние спинные позвонки удлиненные. Крестцовых позвонков три. Лопатка сильно изогнута у основания. Передняя конечность относительно короткая. Подвздошная кость высокая. Четвертый трохантер бедра слабо развит. Четыре — пять видов. В. триас Ю. Африки.

Massospondylus Owen, 1854 (= *Leptospondylus* Owen, 1854; = *Pachyspondylus* Owen, 1854); в. триас Ю. Африки. *Dromicosaurus* Hoesep, 1920; в. триас Ю. Африки (близок к *Massospondylus*).

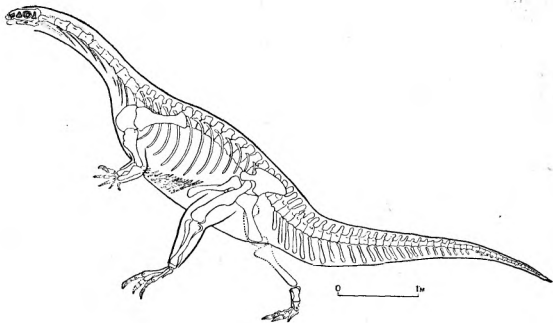


Рис. 580. *Plateosaurus quenstedti* Huene.

Скелет. В. триас. З. Европы (Huene, 1926)

Отнесение р. *Spondylosoma* Huene, 1942 из ср. триаса Ю. Америки к сем. *Thecodontosauridae*, по-видимому, ошибочно.

СЕМЕЙСТВО PLATEOSAURIDAE

Наиболее крупные прозауроподы, достигающие в длину 6 м и более. Зубы ложечковидные, сжатые в основании коронки; их число в каждой челюсти до 25. Крестцовых позвонков обычно четыре. Подвздошная кость короткая, лобковая и седалищная — узкие и длинные, пластинчатые. Передняя конечность приблизительно вдвое короче задней. Метатарзальные кости сравнительно короткие. В. триас.

Plateosaurus Meyer, 1837 (= *Platysaurus* Agassiz, 1846; ? = *Dimodonsaurus* Pidanchet et Chopard, 1863; ? = *Sellosaurus* Huene, 1908). Тип рода — *Plateosaurus engelhardti* Meyer, 1837; в. триас, Германия. Массивный (до 6 м длиной) динозавр. Череп маленький, но удлиненный и легко построенный, с большими отверстиями, разделенными узкими перемычками. Рыло узкое и заостренное, опущенное слегка вниз. Ноздря очень большая. Предглазничная впадина треугольная, большая. Глазница широкая и высокая, со склеротикальным кольцом. Верхняя височная впадина маленькая, нижняя — вытянутая вертикально. Нижняя челюсть очень узкая. Зубы ланцетовид-

ные. На верхней челюсти 33—35 зубов, на нижней — 27. Лопатка изогнутая и узкая. Лобковая кость длиннее седалищной. Бедренная кость значительно длиннее берцовой, очень легкая, изогнутая, с хорошо развитым четвертым трохантером посредине ствола (рис. 579б, 580). Несколько видов. В. триас З. Европы.



Рис. 581. *Lufengosaurus hueni* Young.

Стопа, уменьшено. В. триас Китая (Young, 1947)

Lufengosaurus Young, 1941 (= *Yunnanosaurus* Young, 1942). Тип рода — *L. hueni*

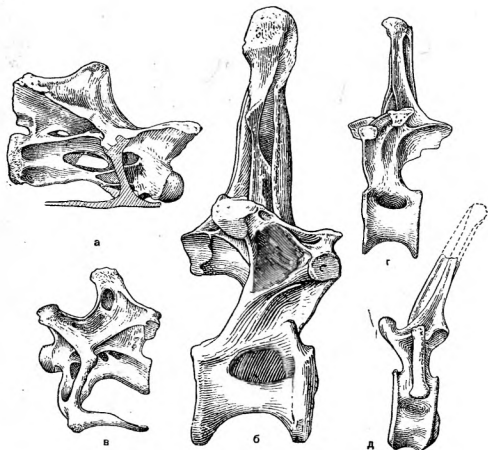


Рис. 582. Позвонки зауропод:

а, б — шейный и спинной позвонки *Diplodocus*; в, г, д — шейный, спинной и передний хвостовой позвонки *Apatosaurus* (а, б — Holland, 1906; в — д — Gilmore, 1936)

Young, 1941; в. триас, Китай (Юннань). Близок к *Plateosaurus*. Череп менее вытянут, его вентральная поверхность почти горизонтальная; рыло низкое. Нижняя височная впадина с передним и задним расширением вниз. В верхней челюсти около 25 зубов, в нижней, по-видимому, несколько меньше. Шея длинная, приблизительно в 2,5 раза короче хвоста. Проксимальный конец лопатки широкий, коракоид большой. Задняя лопасть подвздошной кости сильно вытянута, образуя острый угол. Лобковая и седалищная кости примерно одинаковой ширины. I палец на передней и задней конечностях особенно сильный (рис. 581). Один вид, к которому должны быть отнесены и описанные отсюда же: *L. magnus* Y., а также два вида *Yunnanosaurus* и *Gyposaurus sinensis* Y. (молодые особи *L. hueni*) и, наконец, посткраниальный скелет *Sinosaurus triassicus* Y. (очень крупная особь *L. hueni*). В. триас Китая (Юннань).

ПОДОТРЯД SAUROPODA. ЗАУРОПОДЫ

Очень крупные (до 30 м длиной) и массивные четвероногие динозавры с длинной шеей, весьма длинным хвостом и относительно коротким туловищем. Череп по отношению к телу чрезвычайно мал. Ноздри смещены назад и вверх к глазницам. Глазницы большие, со склеротикальными пластинками. Заглазничный отдел черепа укорочен. Нижняя челюсть обычно без бокового отверстия. Зубы однородные, маленькие, ложечко- или ланцетовидные. В верхней челюсти их 12—17, в нижней 10—16. Шейных позвонков 12—17, спинных 10—13, крестцовых три — шесть, хвостовых — до 80 и более. Тела позвонков (рис. 582) имеют боковые впадины. Шейные и первые спинные позвонки удлиненные и могут быть резко опистоцельными. Остистые отростки

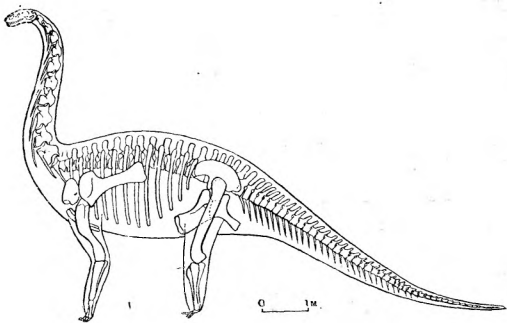


Рис. 583. *Cetiosaurus oxoniensis* Phillips.

Скелет. Ср. юра Англии (Huene, 1956)

стки задних шейных и передних спинных позвонков часто раздвоены; задние спинные позвонки с гипосфенами и типантрами. Все спинные позвонки несут свободные ребра; шейные ребра срастаются с позвонками. Последние хвостовые позвонки обычно палочковидные. Лопатка и коракоид широкие и массивные. Грудина парная, обычно хорошо окостеневаящая. Лобковая и седалищные кости расширенные и приблизительно одинаковой величины. Подвздошная кость с короткой задней лопастью. Конечности массивные, задние значительно длиннее передних, а иногда даже короче их. Суставные поверхности костей конечностей плохо выражены. Бедренная кость со слабо развитым четвертым трохантером и значительно длиннее костей голени. Астрagal (таранная кость) без восходящего отростка, метакарпальные и метатарзальные кости относительно короткие, первые длиннее вторых. И передние, и задние конечности пятипалые, но IV и V пальцы несколько редуцированы; обычно передняя конечность имеет формулу: 2, 2, 2, 1, I, задняя — 2, 3, 4, 2, 1. Первые три пальца кисти и стопы оканчиваются громадными, высокими и сильно сжатыми с боков когтями. Растительноядные, обитатели внутриматериковых водных бассейнов и, возможно, прибрежной части морей. Большая часть родов описана по фрагментарным остаткам. Юра — мел. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО CETIOSAURIDAE

Череп низкий, удлинённый, сходный с черепом Plateosauridae из подотряда Prosauropoda. Носовые отверстия могут сливаться в одно. Озубление слабое; зубы сосредоточены на передних концах челюстей и имеют острые передние и задние края с плоской лингвальной поверхностью. У древних форм невральные отростки позвонков простые, нерасчлененные, а предкрестцовые позвонки слабо опистоцельные. Лопатка, как правило, на проксимальном конце более широкая, чем на дистальном. Передняя конечность обычно значительно короче задней. Кости как передних, так и задних конечностей относительно тонкие и легкие. Лобковая кость не очень широкая. Юра — мел.

Rhoetosaurus Longman, 1926. Тип рода — *Rh. browni* Longman, 1926; н. юра, Австралия (Квинсленд). Наиболее примитивный из зауропод, по своему строению во многом близок к Plateosauridae. Известен по отдельным костям. На телах позвонков боковые впадины слабо выражены, невральные дуги высокие, неразделенные. Передние хвостовые позвонки короткие и высокие. Один вид.

Cetiosaurus Owen, 1841 (= *Cetiosauriscus* Huene, 1927; = *Cardiodon* Owen, 1841). Тип рода — *Cetiosaurus oxoniensis* Phillips, 1871;

ср. юра (бат), Англия. Крутиный (до 15 м длиной). Зубы широкие, лопатовидные. Шейные и спинные позвонки слабо опистоцельные, с простыми, неразделенными невральными отростками. Боковые впадины на спинных позвонках занимают высокое положение. Крестцовых позвонков пять-шесть. Передние конечности немного короче задних. Седланичная кость короткая и расширенная, но менее широкая, чем лобковая (рис. 583). Четыре вида. Ср.—в юра Европы; ср. юра С. Африки.

Diplodocus Marsh, 1878. Тип рода — *D. longus* Marsh, 1878; в юра (свита моррисон) США (Колорадо). Один из крупных (более 25 м длины) зауропод. Череп в задней части поднят и сужен, в лицевой — вытянут, а в глазничной области расширен поперечно. Наружные носовые отверстия невелики и слиты в одно, расположенное на вершине черепа, над глазами. Зубы узкие, цилиндрические, в каждой ветви челюсти их около 12. Шейных позвонков 15, спинных 11, крестцовых три — пять, хвостовых — более 70. Шейные позвонки сильно удлинненные, нерезко опистоцельные,

с разделенными надвое невральными отростками. Средние крестцовые позвонки сливаются между собой не только телами, но и невральными отростками. Гемальные отростки раздвоенные (рис. 584, 585). Несколько видов. В юра США.

Barosaurus Marsh, 1890. Тип рода — *B. lentus* Marsh, 1890; в юра США (Ю. Дакота). Отличается от *Diplodocus* более длинными шейными позвонками и более мощным тазом и задними конечностями. Два вида. В юра С. Америки и В. Африки (свита тендагуру).

Mongolosaurus Gilmore, 1933. Тип рода — *M. haplodon* Gilmore, 1933; н. мел, С. Китай. По строению зубов и шейных позвонков сходен с *Diplodocus*. Другие части скелета неизвестны. Один вид.

Mamenchisaurus Young, 1954. Тип рода — *M. constructus* Young, 1954; в юра, Китай (Сычуань). Череп неизвестен. Размер около 13 м. Шейные позвонки (15?) длинные и резко опистоцельные. Шейные ребра такой же длины, как тела позвонков. Гемальные отростки раздвоенные, как у *Diplodocus* (рис. 586). Один вид.

Dicraeosaurus Janensch, 1914. Тип рода — *D. hansemani* Janensch, 1914; в юра (свита тендагуру), Африка. По строению черепа сходен с *Diplodocus*, но отсутствует дополнительное предглазничное отверстие в челюстной кости; предчелюстная кость шире и зубной ряд длиннее. Шейных позвонков 12, спинных 12, крестцовых — пять. Шейные позвонки короче, чем у *Diplodocus*. По строению конечностей близок к *Diplodocus*. Два вида. В юра — мел (сеноман) Африки.

Antarctosaurus Huene, 1927. Тип рода — *A. wishmannianus* Huene, 1929; в мел, Ю. Америка (Патагония). Наиболее крупный представитель зауропод (длина бедра 2,3 м). По строению черепа напоминает *Diplodocus*, от которого отличается более высокой затылочной областью и не таким длинным, но расширенным рылом. Шея сравнительно короткая, задние шейные позвонки снизу плоские и широкие. Лопатка неширокая, с прямым задним краем. Конечности не очень массивные. Metacarpale V несколько короче, чем другие (рис. 587). Два вида. В мел Ю. Африки и Центр. Индии.

Titanosaurus Lydekker, 1877. Тип рода — *T. indicus* Lydekker, 1877; в мел, Центр. Индия. Размер средний для зауропод. По строению черепа, позвоночника и передних конечностей сходен с *Antarctosaurus*. Крестцовых

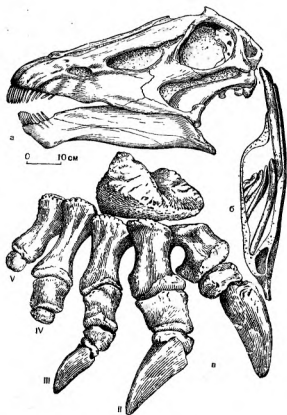


Рис. 584. *Diplodocus carnegii* Hatcher:

а — череп сбоку; б — зуб уменьшено; в — стопа, уменьшено
В. юра С. Америки (Holland, 1905)

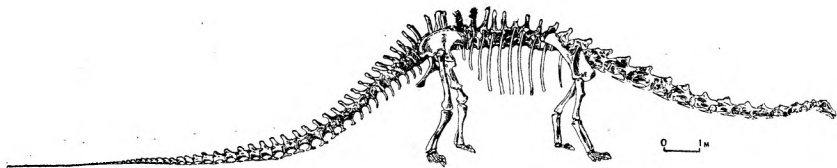


Рис. 585. *Diplodocus carnegii* Hatcher.
Скелет. В. юра С. Америки (Holland, 1905)

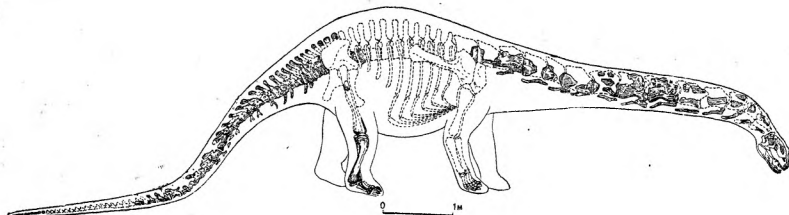


Рис. 586. *Mamenchisaurus constructus* Young.
Скелет. В. юра Китая (Сичуань) (Young, 1954)

позвонков шесть, задние конечности массивные. Несколько видов. В. мел Центр. Индии, Ю. Америки, Европы и Африки.

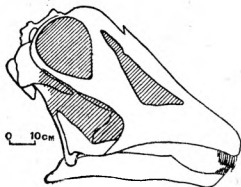


Рис. 587. *Antaretosaurus wichmannianus* Huene.
Череп сбоку. В. мел Ю. Африки (Huene, 1956)

Laplatasaurus Huene, 1929. Тип рода — *L. araucanicus* Huene, 1929; в. мел. Ю. Америка (Аргентина). Близок к *Titanosaurus*, но крупнее, а скелет построен более легко. Тела позвонков не уплощены снизу. Два вида. В. мел Ю. Америки (Аргентина), Мадагаскара и Индии.

СЕМЕЙСТВО BRACHIOSAURIDAE

Череп относительно короткий и высокий. Носовые отверстия парные, расположенные впереди глазниц. Зубной аппарат мощный, зубы ложечкообразные. Позвонки с большими боковыми впадинами. Шейные и спинные позвонки часто с раздвоенными остистыми отростками. Передние конечности такой же длины, как задние, или длиннее. Кости как задних, так и передних конечностей обычно массивные. Лопатка расширена обычно дистально. Лобковая кость очень широкая и массивная. Ср. юра — мел.

Bothriospondylus Owen, 1875. Тип рода — *B. suffosus* Owen, 1875; в. юра (кимеридж), Англия. Крупные зауроподы (15—20 м длиной), до известной степени промежуточные по строению между *Cetiosaurus* и *Brachiosaurus*. Шейных позвонков не менее 14. Невральные отростки нераздвоенные. Несколько видов. Ср. и в. юра Европы; ср. юра Мадагаскара.

Pelorosaurus Mantell, 1850 (= *Ornithopsis* Seeley, 1870; = *Eucamerotes* Hulke, 1872; = *Ischyrosaurus* Hulke, 1874; = *Chondrosteosaurus* Owen, 1876; = *Dinodocus* Owen, 1884; *Neosodon* Moussaye, 1885). Тип рода — *Pelorosaurus conybeari* Mantell, 1850; н. мел,

Англия. Известен по отдельным костям. Зубы широкие, ланцетовидные, как у *Bothriospondylus*. Невральные отростки неразделенные. Несколько видов. В. юра и н. мел Англии и Франции.

Apatosaurus Marsh, 1877 (= ? *Atlantosaurus* Marsh, 1877; = *Titanosaurus* Marsh, 1877; = *Brontosaurus* Marsh, 1879). Тип рода — *Apatosaurus ajax* Marsh, 1877; в. юра (свита моррисон), США (Колорадо). Череп недостаточно известен. Шейных позвонков 15, спинных 10, крестцовых четыре-пять, хвостовых — более 80. Шея не очень длинная. Шейные ребра массивные и изогнутые. Невральные отростки передних позвонков раздвоенные, а у остальных туловищных и первых хвостовых — узкие и длинные, как у *Diplodocus*. Лопатка на дистальном конце лишь слабо расширена (рис. 588, 589). Несколько видов В. юра С. Америки и Португалии.

Brachiosaurus Riggs, 1903. Тип рода — *B. altithorax* Riggs, 1903; в. юра (свита моррисон), США (Колорадо). Жирафоподобная форма. Череп относительно большой — около $\frac{1}{15}$ длины всего тела (более 20 м). Носовая область резко вздута, занимающая наиболее высокое положение в крыше черепа и образуя уступ приблизительно в 90° с челюстной костью. Зубы, как у *Bothriospondylus*. Шейных позвонков 13, спинных 11, крестцовых пять. Крестец весьма широкий; хвост умеренной длины. Невральные отростки нераздвоенные. Плечевая кость такой же длины, как бедренная, или несколько длиннее (рис. 590). Два вида. В. юра (свита тендагуру) В. Африки.

Camarasaurus Cope, 1877 (= *Morosaurus* Marsh, 1878). Тип рода — *Camarasaurus supremus* Cope, 1877; в. юра (свита моррисон), С. Америка (Колорадо). Сравнительно некрупный (длина до 12 м). Череп имеет высокое дугообразное поднятие в предглазничной области. Шея по отношению к туловищу довольно короткая. Шейных позвонков 12, спинных 12, крестцовых четыре-пять, хвостовых — 50. Шейные ребра очень тонкие и длинные, заходящие одно за другое. Невральные отростки спинных и крестцовых позвонков низкие и широкие; на передних позвонках они раздвоенные. Седлчатая кость узкая (рис. 591, 592). Три вида. В. юра (свита моррисон) США.

Сомнительные остатки описаны из н. мела Англии.

Uintasaurus Holland, 1919. Тип рода — *U. douglassi* Holland, 1919; в. юра (свита моррисон), США (Юта). Известен по позвонкам, характеризующимся очень большой шириной. Близок к *Camarasaurus*. Один вид.

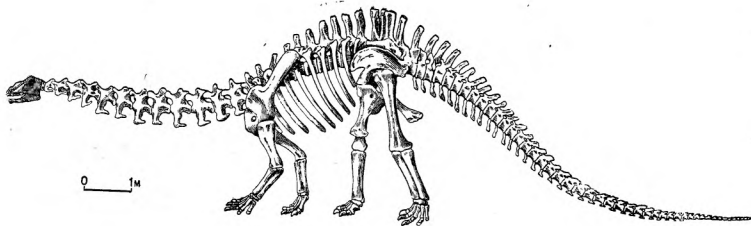


Рис. 588. *Apatosaurus excelsus* Marsh.
Скелет. В. юра США (Вайоминг) (Marsh, 1879)

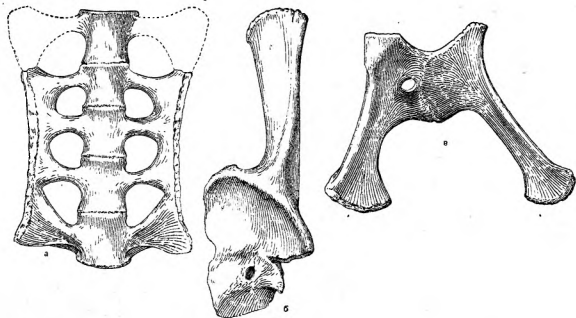


Рис. 589. *Apatosaurus lolsae* Holland'
а — крестец снизу; б — плечевой пояс; в — тазовый пояс (уменьшено). В. юра США (Юта) (Holland, 1915)

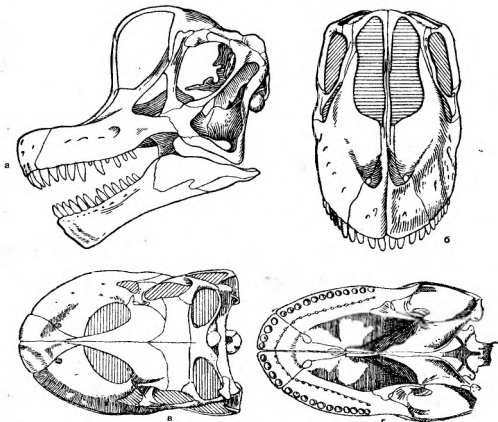


Рис. 590. *Brachiosaurus brancai* Janensch.

Череп: а — сбоку; б — спереди; в — сверху; г — снизу. В. юра (тендагуру) В. Африки (Janensch, 1936)

Astrodon Johnston, 1859 (= *Pleurocoelus* Marsh, 1888). Тип рода — *Astrodon johnstoni* Leidy, 1865; н. мел. С. Америка. Мелкие (около 4 м) зауроподы. По строению черепа занимает промежуточное положение между *Camarasaurus* и *Helopus*. Зубы высокие и узкие; в челюстной кости их 9—10, в зубной—13 (рис. 593). Несколько видов. В. юра и н. мел. С. Америки; н. мел Европы.

Euhelopus Romer, 1956 (= *Helopus* Wiman, 1929). Тип рода — *Helopus zdanskyi* Wiman, 1929; н. мел. Китай (Шаньдун). Длина скелета 10 м. Череп легко построен; верхняя и нижняя челюсти резко скошены вперед. Близок к *Camarasaurus*, но отличается слабым развитием отростков шейных и спинных позвонков. Шейных позвонков 17, спинных 15, крестцовых три. Шея чрезвычайно длинная. Лобковая и седлацильная кости широкие, уплощенные (рис. 594, 595, 596, а). Один вид.

Tienshanosaurus Young, 1937. Тип рода — *T. chitensis* Young, 1937; н. мел. Китай (Синьцзян). Известен по неполному скелету (рис. 596, б). Близок к *Euhelopus*. Один вид.

Omeisaurus Young, 1939. Тип рода — *O. junghsiensis* Young, 1939; н. мел. Китай (Сычуань). Известен по части скелета без черепа. Род, близкий к *Euhelopus* и *Tienshanosaurus*. Характеризуется укороченным коракоидом. Седлацильная и лобковая кости расширены, как у *Tienshanosaurus* (в отличие от *Euhelopus*). Четвертый трохантер бедра развит сильнее, чем у *Euhelopus* и *Tienshanosaurus* (рис. 596, в). Два вида. Н. мел Китая (Ганьсу и Сычуань).

SAUROPODA INCERTAE SEDIS

Amygdalodon Cabrera, 1947; н. юра Ю. Америки (Патагония). Зубы, как у *Apatosaurus*, но шейные позвонки очень длинные. *Amphicoelias* Cope, 1877; в. юра С. Америки (Колорадо). *Caulodon* Cope, 1877; в. юра С. Америки. *Dystrophaeus* Cope, 1877; в. юра С. Америки (Юта). *Elosaurus* Peterson et Gilmore, 1902; в. юра С. Америки (Вайоминг). Наименьший из зауропод (длина плечевой кости 22,5 см, бедренной — 33,5 см). Возможно, молодой экземпляр. *Epanterias* Cope, 1878; в. юра

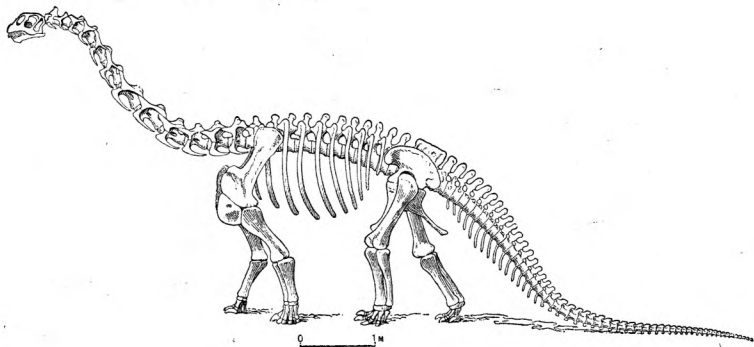


Рис. 591. *Camarasaurus supremus* Cope.
Скелет. В. юра США (Колорадо) (Osborn, Mook, 1921)

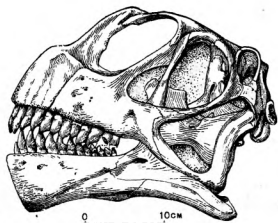


Рис. 592. *Camarasaurus lentus* (Marsh).
Череп сбоку. В. юра США (Юта) (Gilmore, 1925)

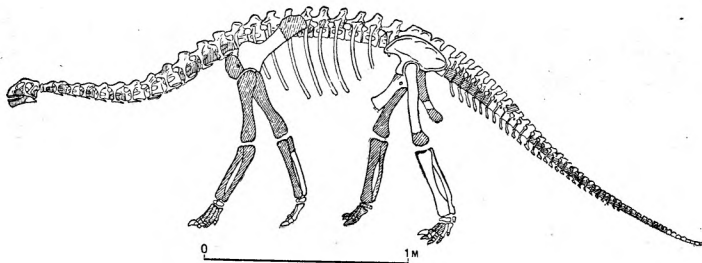


Рис. 593. *Astrodon nanus* Marsh.
Скелет. Н. мел С. Америки (Lull, 1911)

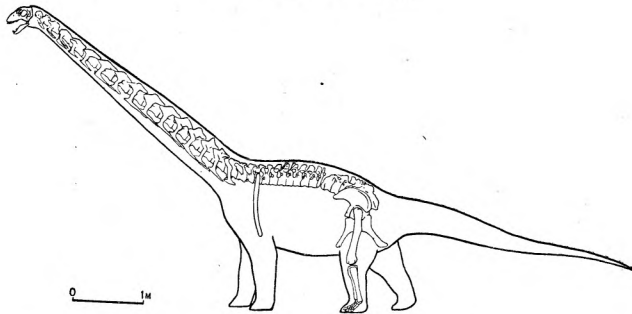


Рис. 594. *Euhelopus zdanskyi* (Wiman).
Скелет. Н. мел Китая Шаньдун (Wiman, 1929)

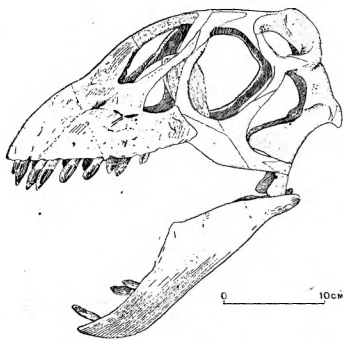


Рис. 595. *Euhelopus zdanskyi* (Wiman).
Череп сбоку. Н. мел Китая (Шаньдун)
(Wiman, 1929)

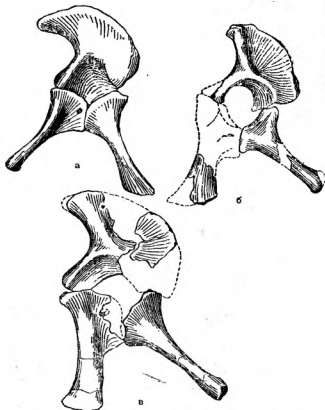


Рис. 596. Тазовые пояса зауропод из сем. Brachiosauridae:
а — *Euhelopus*; б — *Tienshanosaurus*; в — *Omisaurus*. Н. мел
Китая (Young, 1947)

С. Америки. *Haplocanthosaurus* Hatcher, 1903 (= *Haplocanthus* Hatcher 1903); в. юра С. Америки (Колорадо). *Sanpasaurus* Young, 1946; в. юра Китая (Сычуань). Мелкая или молодая форма, описанная (по разрозненным остаткам) ошибочно, как игуанодонт (отряд Ornithischia). *Symphrophorus* Cope, 1878; в. юра С. Америки. *Tornieria* Sternfeld, 1911 (= *Gigantosaurus* Fraas, 1908); в. юра В. Африки (Тендагур). *Aepisaurus* Gervais, 1853; н. мел Франции. *Algoasaurus* Broom, 1904; н. мел Ю. Африки. *Asiatosaurus* Osborn, 1924; н. мел Монголии. *Austrosaurus* Longman, 1933; н. мел Австралии. Гигантские зауроподы (с позвоноками более 1 м длины). *Macrurosaurus* Seeley,

1869; н. мел Англии. *Aegyptosaurus* Stromer, 1932; в. мел С. Африки. *Alamosaurus* Gilmore, 1922; в. мел С. Америки (Нью-Мексико). *Argyrosaurus* Lydekker, 1893; в. мел Ю. Америки. *Campylodon* Huene, 1929; в. мел Ю. Америки. *Microcoelus* Lydekker, 1894; в. мел Ю. Америки. *Chiayitarsus* Bohlin, 1953; в. мел Китая. *Hypselosaurus* Matheron, 1869 (? = *Magtirosaurus* Huene, 1932); в. мел Европы. *Microsaurus* Hatcher, 1900; в. мел Ю. Америки. *Parrosaurus* Gilmore, 1945 (= *Neosaurus* Gilmore et Stewart, 1945); в. мел С. Америки (Миссури). *Rebbachisaurus* Lavocat, 1951; в. мел С. Африки (Марокко). *Succinodon* Huene, 1941; в. мел Польши.

ОТРЯД ORNITHISCHIA. ПТИЦЕТАЗОВЫЕ ДИНОЗАВРЫ

Череп с несколько удлиненной рыльной частью (рис. 555в, г, д). Предчелюстные кости, удлиненные и обычно несколько расширенные, отделяют челюстные кости от ноздрей. Передняя часть челюстей лишена зубов и покрыта

роговым клювом; в нижней челюсти клюв обычно поддерживается дополнительной предзубной костью, в верхней иногда развивается дополнительная роstralная кость. Носовые кости удлиненные, достигающие уровня глаз-

ниг, у верхнего края которых обычно имеются верхнеглазничные (надглазничные) кости. Предглазничные отверстия маленькие или отсутствуют. Щечная область черепа вогнутая. Нижняя челюсть у некоторых групп с хорошо развитым вечным отростком.

Зубы сжаты с боков, с гребневидными коронками, зазубренными спереди и сзади. У некоторых групп замещающие зубы тесно объединяются со старыми, образуя сложные системы вертикальных зубных рядов, сливающихся между собой в единую «зубную батарею». В такой батарее одновременно функционируют только наружные зубы продольного ряда (вдоль челюсти). Шейных позвонков 9—15, спинных обычно около 17, крестцовых 3—10. Сухожилия вдоль позвоночника зачастую обвешены. Ключицы почти всегда отсутствуют. Таз имеет четырехлучевое строение, но у прогрессивных орнитопод и рогатых динозавров задняя ветвь лобковой кости редуцируется, а у панцирных недоразвивается передняя ветвь (рис. 556в, г, д). Подвздошная кость низкая и широкая. Лишь седлажные кости образуют симфиз, обычно слабый.

Концевые фаланги уплощенные, обычно копытовидные (рис. 558). У многих четвероногих птицетазовых динозавров развивается кожный панцирь. Брюшные ребра обычно отсутствуют.

Все птицетазовые динозавры — растительноядные формы. По образу жизни они разделяются на преимущественно амфибиотических орнитопод, передвигавшихся на двух ногах, и на наземных четвероногих стегозавров, анкилозавров и цератопсов, защищенных костными пластинками, массивным панцирем или рогами. Орнитоподы и цератопсы по образу жизни во многом напоминают современных млекопитающих. Распространены были птицетазовые динозавры на всех материках. Юра — мел. Спорные остатки описаны из в. триаса. Четыре подотряда.

ПОДОТРЯД ORNITHOPODA. ПТИЦЕНОГИЕ

Лишенные панциря и других защитных образований (рогов, шипов и т. д.) птицетазовые динозавры, двуногие по способу передвижения. Размеры — от 1 до 15 м; древние формы более мелкие, поздние — более крупные. Предчелюстные кости, как правило, беззубые, сильно удлиненные, достигают сзади слезных костей. Обе височные впадины хорошо развиты. У более древних орнитопод сохраняется верхнеглазничная кость и обычно имеется небольшое предглазничное отверстие, а скуло-

вая кость, как правило, соприкасается с чешуйчатой позади нижней височной впадины. Затылочный мыщелок обычно отогнут вниз. Нижняя челюсть с хорошо развитым высоким вечным отростком. Зубы с листовидной коронкой, имеющей один гребень (или несколько) на боковой поверхности. Зубы обычно многозубные; у высших орнитопод они образуют сложную систему из 40—50 вертикальных (поперечных) рядов, по несколько зубов в каждом. Передние позвонки могут быть опистоцельными. Число позвонков варьирует: шейных 9—15, спинных 15—19, крестцовых четыре — восемь, хвостовых — до 90 и более. Задняя ветвь лобковой кости у более поздних форм часто укорочена. Задние конечности, как правило, массивные, в полтора-два раза длиннее передних. На бедренной кости хорошо развит четвертый трохантер. В кисти и стопе обычно редуцируются (частично или полностью) I и V пальцы. По образу жизни преимущественно водные или полуводные. В. юра — мел. Сомнительные остатки описаны из в. триаса Африки. Шесть семейств: *Hypsilophodontidae*, *Laosauridae*, *Psittacosauridae*, *Iguanodontidae*, *Hadrosauridae* и *Thescelosauridae*. Выделение сем. *Camptosauridae* из состава сем. *Iguanodontidae* мало обосновано. Сем. *Pachycephalosauridae*, часто относимое к орнитоподам, главным образом из-за бипедальности, совершенно отлично по строению черепа, зубной системы и по другим признакам от всех орнитопод и рассматривается как *incertae sedis*.

СЕМЕЙСТВО HYPsilOPHODONTIDAE

Сравнительно небольшие орнитоподы (длиной до 3 м). Череп относительно короткий и высокий в затылочной области. Предчелюстная кость с зубами. Верхнеглазничные кости могут отсутствовать. Зубы со слабо выраженной двухзубностью, мелкие, трехдольчатые, с гребнем посредине, сходны с зубами стегозавров. В каждой челюсти 10—16 зубов. Шейных позвонков девять, спинных — 16, крестцовых три — шесть. Передние позвонки платицельные или слегка опистоцельные. Лопатка длинная, с умеренно расширяющимся дистальным концом. Передний отросток лобковой кости (*praepubis*) узкий, задний — приблизительно одинаковой длины с седлажной костью. Седлажная кость с обтураторным отростком посредине ствола. Кости конечностей пустотелые. Передняя конечность сравнительно длинная, плечевая кость лишь незначительно короче бедра. Бедренная кость изогнутая, четвертый трохантер ниже середины ствола. Метатарзальные кости длинные. Обе конечности

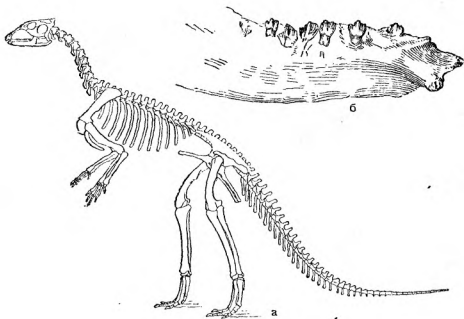


Рис. 597. *Hypsitophodon foxii* Huxley:

а — скелет ($\times 1/2$); б — нижняя челюсть. Н. мел Англия (а — Gilmore, 1909; б — Hulke 1882)

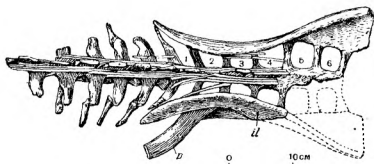


Рис. 598. Крестец Laosauridae (*Dryosaurus altus* Marsh.) сверху.

и — ilium, р — pubis; 1—6 — крестцовые позвонки (Gilmore, 1925)

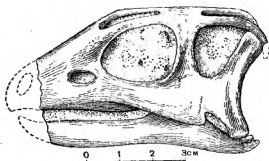


Рис. 599. *Laosaurus gracilis* Marsh.

Череп сбоку. В. юра С. Америки (Gilmore, 1925)

пятипалые, но в кисти начинается редукция IV и V пальцев, а в стопе почти полностью редуцирован V палец. Котгевые фаланги притупленные. Может присутствовать тонкий кожный панцирь. Н. мел.

Hypsilophodon Huxley, 1870. Тип рода — *H. foxii* Huxley, 1870; н. мел (вельд), Англия. Мелкие (около 1,5 м длиной), ориктоподы. Череп относительно короткий и высокий как в затылочной, так и в глазничной области. В челюстной кости пять зубов, в челюстной — 11, в нижней челюсти — 10. Крестцовых позвонков пять. V палец передней конечности редуцирован. Седалищная и лобковые кости прямые. Бедренная кость значительно короче большой берцовой. Спина была покрыта тонкими щитками кожного панциря (рис. 597). Один вид.

Stenopelix Meyer, 1857. Тип рода — *S. valdensis* Meyer, 1857; н. мел (вельд), Германия. Известна только задняя часть скелета, поэтому отнесение этого рода к сем. *Hypsilophodontidae* может быть ошибочным. Позвонки слабо амфицельные и слегка удлиненные; таз очень узкий; крестцовых позвонков три. Передние конечности вдвое короче задних. Зубы котгевидной формы, но не плоские, скорее пирамидальные. Один вид.

Geranosaurus Broom, 1911; описан по разрозненным фрагментарным остаткам из в. триаса Ю. Африки, и отнесение его к этому семейству не является достаточно обоснованным.

СЕМЕЙСТВО LAOSAURIDAE

Мелкие динозавры (длиной до 2 м). Череп умеренной длины, высокий в затылочной области и низкий впереди. Предчелюстные кости без зубов. Верхнеглазничная кость хорошо развита. Предглазничная впадина не очень большая. Теменные кости узкие. Глазница большая. Зубы однопалые, среднего размера. Шейные позвонки платицельные или амфицельные. В крестце шесть позвонков, но крестец немассивный, крестцовые ребра тонкие (рис. 598). Грудные кости неправильной пятиугольной формы. Подвздошная кость низкая, с узкой передней и задней лопастью. Седалищная кость и задняя ветвь лобковой кости слабо искривлены и имеют одинаковую длину. Кости конечностей пустелые. Плечевая кость довольно прямая со слабо расширенными эпифизами, лежащими в одной плоскости. Бедренная кость изогнутая. Метатарзальные кости длинные. Передние конечности пятипалые и очень маленькие, задние — очень длинные, четырехпалые, с рулиментом пятой метатарзальной кости. Первый палец в стопе хорошо развит. В. юра (свита моррисон).

Laosaurus Marsh, 1878. Тип рода — *L. seeler* Marsh, 1878; в. юра (свита моррисон), США (Юта). Череп сравнительно короткий, высокий не только в затылочной, но и в глазничной области. Нижняя височная впадина округлая, расположена непосредственно под верхней височной впадиной. Квадратная кость изогнутая. Шейные позвонки короткие и платицельные. Передний отросток лобковой кости короткий (рис. 599). Несколько видов. В. юра (свита моррисон) С. Америки.

Dryosaurus Marsh, 1894. Тип рода — *Laosaurus altus* Marsh, 1878; в. юра (свита моррисон), США (Вайоминг). Род, близкий к *Laosaurus*. Череп немного удлиненный. Нижняя височная впадина треугольная, верхняя височная впадина смещена вперед. Шейные позвонки длинные и амфицельные. Передний отросток лобковой кости длинный (рис. 598). Один вид.

К этому же семейству иногда относят *Nanosaurus* Marsh, 1877; из в. юры (свита моррисон) США. Эта очень мелкая форма, описанная по нижней челюсти (длиной 3,6 см), возможно, не принадлежит к птицазавым динозаврам.

СЕМЕЙСТВО PSITTACOSAURIDAE OSBORN, 1924.

ПТИЦАКЗАВРЫ

Мелкие ориктоподы (длиной около 1,5 — 2 м). Череп высокий и укороченный зади, а впереди образующий узкий беззубый клюв, как у попугая. Ноздри маленькие. Предглазничной впадины нет. Глазницы со склеротикальными кольцами; имеется верхнеглазничная кость. По общим очертаниям черепа напоминают примитивных рогатых динозавров (*Protoceratopsidae*). Зубы мелкие, трехлопастные, с низкой коронкой, сходные с зубами анкилозавров. В каждой челюсти семь — девять зубов, или вертикальных рядов, имеющих двухъярусное строение. Шейных позвонков шесть, спинных 15—16, крестцовых пять-шесть, хвостовых — 43. Имеется ключица. Подвздошная кость почти прямая, седалищная — уплощенная, без отбораторного отростка. Передний отросток лобковой кости узкий, задний — короткий, прилегающий к седалищной кости. Задние конечности немассивные, почти вдвое длиннее передних. Бедренная кость изогнутая, короче, чем большая берцовая. И передние и задние конечности четырехпалые. В кисти испытывает редукцию также IV палец. Котгевые фаланги полукопытные. Н. мел.

Пситтакозавры не являются типичными ориктоподами, и наличие у них признаков анкилозавров и цератопсов заставляет предпола-

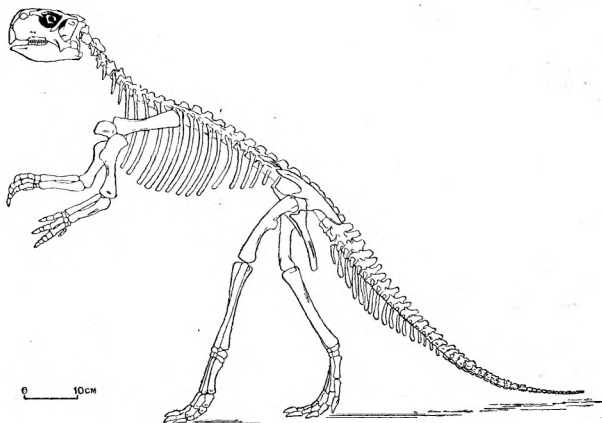


Рис. 600 *Psittacosaurus mongoliensis* Osborn.
Скелет. Н. мей Монголии (Osborn, 1924)

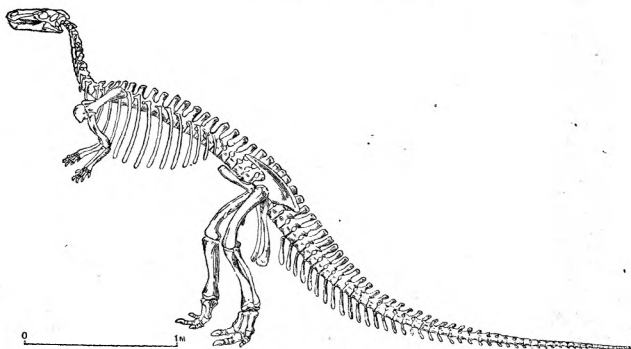


Рис. 601. *Camptosaurus dispar* Marsh.
Скелет. В. юра С. Америки (Gilmore, 1909)

гать, что, возможно, правильное их было бы выделить в самостоятельный подотряд.

Psittacosaurus Osborn, 1923 (? = *Protiguanodon* Osborn, 1923). Тип рода — *P. mongoliensis* Osborn, 1923; н. мел, Монголия. Череп сбоку имеет вид почти прямоугольника, а сверху — равнобедренного треугольника. Нижняя челюсть массивная. Скуловая кость с боковым выступом. Невральная дуга первого шейного позвонка сильно вытянута. Имеются свободные хвостовые ребра. Плечевая кость значительно длиннее, чем лучевая. Фаланги передних конечностей уплощенные. Большая берцовая кость мощная, малая берцовая — тонкая (рис. 600). Несколько видов. Н. мел Кузбасса, Монголии и Китая.

СЕМЕЙСТВО IGUANODONTIDAE. ИГУАНОДОНТЫ

Среднего и крупного размера орнитоподы. Череп удлиненный, резко суживающийся кпереди и расширенный в височной области. Предглазничная впадина маленькая. Верхние височные впадины разделены узкими теменными костями, образующими низкий гребень. Ноздри на конце морды. У переднего края орбиты имеется верхнеглазничная кость. Склеротикального кольца нет. Предчелюстные кости беззубые. Зубы крупные, шпательвидные, с одним или несколькими гребнями на плоской боковой поверхности коронки. Зубные ряды с двухъярусным расположением зубов. Число зубных рядов колеблется от 12 до 27 в каждой половине челюсти. Шейных позвонков около 10, спинных 16—18, крестцовых четыре — шесть, хвостовых — не менее 40—50. Шейные позвонки опистоцельные. Крестцовые позвонки срастаются, передние хвостовые могут нести ребра. Ключицы отсутствуют. Задняя ветвь лобковой кости может достигать длины седлашной; последняя изогнутая, с хорошо развитым обтураторным отростком. Задние конечности в полтора — два раза длиннее передних. Бедренная кость с сильно развитым четвертым трохантером посредине ствола и обычно несколько длиннее большой берцовой. Плечевая кость значительно длиннее лучевой. Кости кисти хорошо развиты. Передние конечности пятипалые, задние — четырехпалые, с редуцированным I пальцем. Концевые фаланги притупленные или копытовидные. В. юра — н. мел. Сомнительные остатки известны из в. мела.

Camptosaurus Marsh, 1885 (= *Camptonotus* Marsh, 1879; = *Camptonodus* Hoffmann, 1880; = *Cumnorina* Seeley, 1888; = *Cumnovia* Carus, 1888). Тип рода — *Camptonotus dispar* Marsh, 1879; в. юра (свита моррисон), США

(Вайоминг). Сравнительно небольшие игуанодонты (длиной от 2 до 5 м). Череп длинный и низкий. Нижняя височная впадина примерно равна глазнице. Квадратная кость изогнутая. Зубы с одним резко выраженным гребнем и несколькими второстепенными. В каждой половине челюсти по 14—16 зубных рядов. Шейных позвонков девять, спинных 16 (?), крестцовых четыре или пять (не считая двух переходных к спинным и хвостовым), хвостовых — более 44. Первые три шейных позвонка почти платицельные, остальные — опистоцельные. Подвздошная кость с расширенной задней лопастью. Задняя ветвь лобковой кости такой же длины, как седлашная кость. Передние конечности в полтора раза короче задних. Кисть довольно массивная. Фаланговая формула передней конечности: 2, 3, 3, 3, 2. Первые три пальца хорошо развиты и оканчиваются полукопытными фалангами, а IV и V редуцированы. Бедренная кость изогнутая. Фаланговая формула задней конечности: 2, 3, 4, 5, 0.

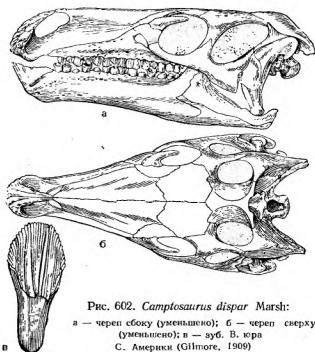


Рис. 602. *Camptosaurus dispar* Marsh:

а — череп сбоку (уменьшено); б — череп сверху (уменьшено); в — зуб. В. юра С. Америки (Gilmore, 1909)

I паястная кость слабо развита. Конечные фаланги полукопытные (рис. 601—603). Несколько видов. В. юра (свита моррисон) США (Вайоминг), в. юра (кимеридж) Англии и н. мел (свита дакота) США (Ю. Дакота). Сомнительные виды описаны из оксфорда и вельда Англии и в. мела Венгрии.

Dysalotosaurus Pomреcky, 1920. Тип рода — *D. lettow-vorbecki* Pomреcky, 1920;

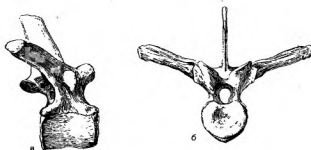


Рис. 603. *Camptosaurus dispar* Marsh:

а, б — спинной позвонок сбоку и спереди; в — кисть; г — стопа (уменьшено). В. юра С. Америки (Gilmore, 1909)

в. юра (кимеридж ?), В. Африка (Тендагуру). Медкий динозавр, размером с собаку, близкий к *Camptosaurus*, хотя по форме черепа, имеющего умеренную длину и довольно высокую затылочную область, сходен с *Hypsilophodon*. Глазницы очень большие. Квадратная кость слабо изогнутая. Зубы такого же типа, как у *Camptosaurus*. В верхней челюсти 13 зубов (или зубных рядов), в нижней 11—12. Шейных позвонков восемь-девять, спинных 16, крестцо-

вых пять-шесть, с большими крестцовыми ребрами. Подвздошная кость с очень длинным передним отростком. Передняя конечность короткая. Кисть очень слабая. Бедренная кость слабо изогнутая, с хорошо развитой головкой. Большая берцовая кость несколько длиннее бедренной. Стопа четырехпалая, но функционально — трехпалая: I палец сильно редуцирован (рис. 604). Один вид.

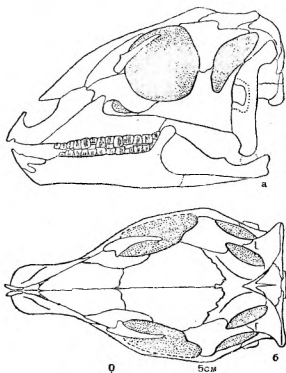


Рис. 604. *Dysalotosaurus lettow-vorbecki* Pompecky.

Череп: а — сбоку; б — сверху. В. юра В. Африки (Janensch, 1955)

Iguanodon Mantell, 1825 (= *Iguanosaurus* Rütgen, 1828; = *Therosaurus* Fitzinger, 1843; = *Sphenospondylus* Seeley, 1882). Тип рода — *Iguanodon mantelli* H. von Meyer, 1832; н. мел (вельд), Англия. Крупные (до 10 м длины) динозавры. Череп узкий, высокий в затылочной области. Нижняя височная впадина большие глазницы и имеет треугольную или овальную форму. Квадратная кость прямая. Зубы большие, с одним или несколькими гребнями на боковой поверхности. В верхней челюсти 21—27 зубных рядов, в нижней — 20—22 и более. Позвонков шейных 10—11, спинных 17—18, крестцовых шесть, хвостовых — более 50. Подвздошная кость высокая, с треугольной задней лопастью. Седалищная кость значительно длиннее задней

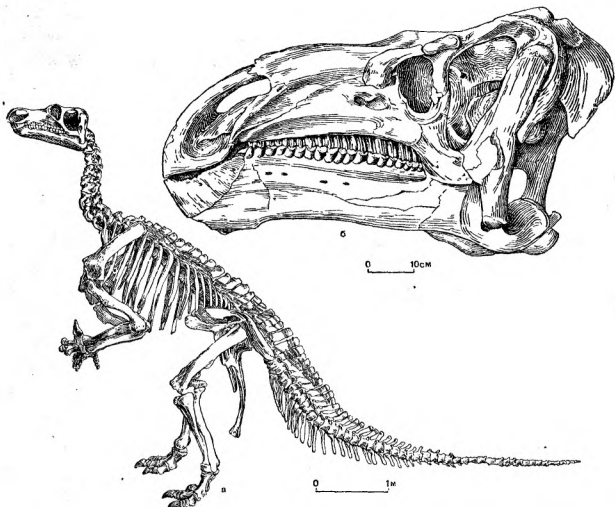


Рис. 605. *Iguanodon bernissartensis* Boulenger:
а — скелет; б — череп. Н. мел (бельд) Англии (Dollo, 1883)

ветви лобковой кости, передняя ветвь лобковой кости умеренной ширины. Фаланговая формула передней конечности: 1, 3, 3, 3, 4. Фаланга I пальца имеет вид острого шипа («шпоры»). Бедренная кость прямая. Первая метатарзальная кость рудиментарная. Фаланговая формула задней конечности: 0, 3, 4, 5, 0. Концевые фаланги копытовидные (рис. 605). Несколько видов. Н. мел Монголии, 3. Европы и С. Африки.

Условно к этому же семейству отнесены роды: *Cryptodraco* Lydekker, 1889 (= *Cryptosaurus* Seeley, 1875); *Anoplosaurus* Seeley, 1879; *Eucercosaurus* Seeley, 1879; мало отличим от *Anoplosaurus*. *Sphenospondylus* Seeley, 1883; *Syngonosaurus* Seeley, 1879, близок к *Anoplosaurus*. *Vectisaurus* Hulke, 1879; *Prionodontognathus* Seeley, 1875 — все из в. юры — н. мела Англии. *Kangnasaurus* Haughton, 1915; в. (?)

мел. Ю. Африки. *Craspedodon* Dollo, 1883; в. мел (сенон) Бельгии. *Rhabdodon* Matheron, 1869 (= *Mochlodon* Seeley, 1881; = *Ornithomerus* Nopcsa, 1926); в. мел Европы.

СЕМЕЙСТВО HADROSAURIDAE COPE, 1869.

ГАДРОЗАВРЫ (= ТРАХОДОНТЫ), ИЛИ УТКОНОСЫЕ ДИНОЗАВРЫ

(= Trachodontidae Marsh, 1890)

Наиболее крупные орнитоподы (длиной до 15 м). Передняя часть рыла образует за счет предчелюстных и предзубной костей более или менее широкий, утиноподобный клюв (рис. 606). Дорзальная поверхность черепа либо плоская, либо с гребнем различного типа, образованным разросшимися предчелюстными и носовыми, а иногда и лобными костями. Носовые отверстия очень большие и длинные, сообщающиеся посредством носовых каналов с

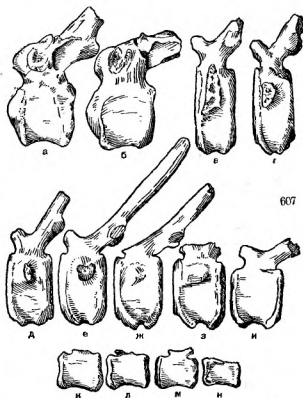
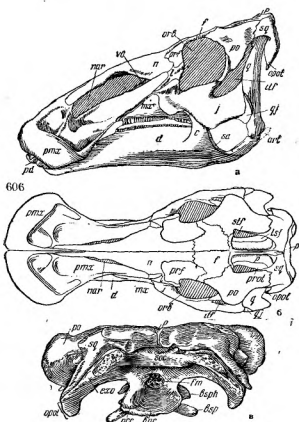


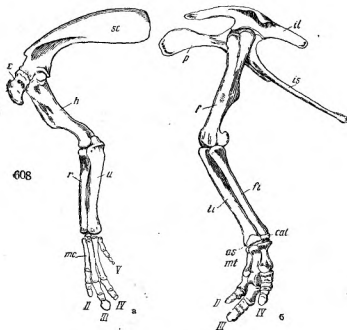
Рис. 606. Череп гадрозавра (*Edmontosaurus regalis* Lambe):

а — сбоку; б — сверху; в — снизу.
 Art — articulare, bas — basisphenoidale, bsp — basisphenoidale, bsp — отросок basisphenoidale, c — чечевичный отросок, d — dentale, e — exoccipitale, f — frontale, g — foramen magnum, h — нижняя височная яма, i — jugale, j — lacrimale, k — laterosphenoidale, l — maxillare, m — nasale, n — носовая полость, o — затылочный мыщелок, p — орлистотический (= парокципитальный отросок), q — orb — орбита, r — parietale, s — praedentale, t — pmx — praemaxillare, u — postorbitale, v — praefrontale, w — prot — prooticum, x — quadratum, y — quadratojugale, z — supraangulare, aa — supraoccipitale, ab — squamosum, ac — верхняя височная яма, ad — vomer, (Lull, Wright, 1942)

Рис. 607. Позвонки гадрозавра (*Hadrosaurus* Leidy): а, б — спинные; в, г — передние хвостовые; д, е — средние хвостовые, ж, з — задние хвостовые (Lull, Wright, 1942)

Рис. 608. Конечности гадрозавра (*Anatosaurus* Lull et Wright):

а — передняя; б — coracoidale, h — humerus, mc — metacarpalia, r — radius, sc — scapula, u — ulna, II — V — пальцы; в — задняя: as — astragalus, cal — calcaneus, f — femur, fi — fibula, il — ilium, is — ischium, mt — metatarsalia, p — pubis, ti — tibia, II — IV — пальцы (Lull, Wright, 1942)



полостью внутри гребня. Предглазничное отверстие отсутствует. В глазнице часто наблюдается склеротикальное кольцо. Верхнеглазничных костей нет. Нижняя челюсть с сильно развитым высоким венечным отростком. Зубная система сложная: замещающие зубы образуют совместно с функционирующими вертикальными зубными рядами, до пяти-шести зубов в одном ряду; всего в каждой ветви челюсти может иметься до 50 и более таких вертикальных зубных рядов, сливающихся между собой в единую «зубную батарею». Расположение зубов создает вид мозаики. Зубы имеют ланцетовидную коронку, покрытую эмалью только с одной стороны (в верхней челюсти — снаружи в нижней — с внутренней стороны). Шейные позвонки опистоцельные, число их около 15, спинных — около 20, крестцовых — обычно восемь, хвостовых — до 90 и более; их невральные и гемральные отростки высокие (рис. 607). Ключица отсутствует. Передний отросток лобковой кости расширенный, задний — короткий; не более половины длины седиальной кости. Седиальная кость с маленьким обтураторным отростком. Передняя конечность (рис. 608) четырехпалая, как правило, с копытами на II и III пальцах. Фаланговая формула: 0, 3, 3, 3. Карпальные кости рудиментарные. Задняя конечность примерно вдвое длиннее передней (рис. 608). Бедренная кость массивная и прямая, с хорошо развитым четвертым трохантером ниже середины ствола. Большая берцовая кость обычно короче бедренной. I и V пальцы стопы отсутствуют, остальные несут на конце копыта. Амфибиотические по образу жизни. В. мел. Три подсемейства (рис. 609).

ПОДСЕМЕЙСТВО HADROSAURINAE LAMBE, 1918

Череп длинный, чаще без гребня. Лицевая область сильно вытянута. Рыло у большинства опущено вниз и расширено. Беззубая часть челюстной и зубной костей обычно длинная. Носовые кости нормальной длины. Носовые отверстия большие, эллиптические. Носовой канал прямой. Лобные кости почти всегда участвуют в образовании глазницы, которая, как правило, больше, чем нижневисочная впадина. Заглазничная кость увеличенная и образует карманообразное расширение позади глазницы. Чешуйчатые кости разделены теменинами. Затылок низкий и широкий. Корень и коронка зубов образуют средний тупой угол между собой. Невральные отростки хвостовых позвонков относительно недлинные. Плечевая кость обычно длиннее лучевой. Подвздошная кость массивная, слабо изогнутая. Седиальная кость

длинная, прямая, с легким расширением на дистальном конце. В. мел.

Bactrosaurus Gilmore, 1933. Тип рода — *B. johnsoni* Gilmore, 1933; в. мел (свита ирен-дабасу), С. Китай. Череп и скелет известны по отдельным костям. Размер сравнительно небольшой. Нижняя челюсть у мелких особей (возможно, молодых) имеет 16—18 зубных рядов, а у более крупных 20—23 ряда; в верхней челюсти от 17—18 до 28 зубных рядов. Коронки зубов относительно велики. В вертикальном ряду не более трех зубов у более крупных экземпляров и не более двух — у мелких. Последние спинные позвонки характеризуются массивной вершиной. Крестец из семи слившихся позвонков, невральные отростки которых также сливаются у основания. Передняя ветвь лобковой кости очень короткая, с резким расширением лапости. Седиальная кость относительно короткая и довольно массивная, с частично или полностью замкнутым обтураторным отверстием. Копытные фаланги (у более крупных экземпляров) притуплены (рис. 610, 611). Один вид. Описанный из Ю. Казахстана вид относится, вероятно, к р. *Yaxartosaurus*.

Clasosaurus Marsh, 1890. Тип рода — *Trachodon agilis* Marsh, 1872; в. мел (морские отложения свиты ниобра), США (Канзас). Прimitивный гадрозавр сравнительно небольшого размера. Череп плохо известен. Зубы с широкой листообразной коронкой резко отличаются от зубов других гадрозавров. В крестце шесть слившихся позвонков, как у игуанодонтов. Имеется metatarsale I, отсутствующее у всех других гадрозавров. Один вид.

Hadrosaurus Leidy, 1859. Тип рода — *Trachodon foulkii* Leidy, 1858; морской в. мел (свита матаван), США (Нью-Джерси). Близок к *Anatosaurus*, от которого отличается более короткими телами хвостовых позвонков, большим наклоном невральных отростков спинных позвонков и более мощной и сильнее изогнутой передней лопастью подвздошной кости. Три вида, по из них два сомнительных. В. мел С. Америки.

Lophorhynchus Langston, 1960. Тип рода — *L. atopus* Langston, 1960; морской в. мел (свита селма) США (Алабама). Известен по неполному скелету. Близок к *Kritosaurus*, а также к *Brachylophosaurus* и *Prosaurolaphus* из подсем. *Saurolophinae*. Носовые кости несут небольшой пирамидальный гребень, расположенный впереди глазниц. Лобные кости участвуют в образовании глазниц. Крестцовых позвонков шесть (?), медиальная впадина на их

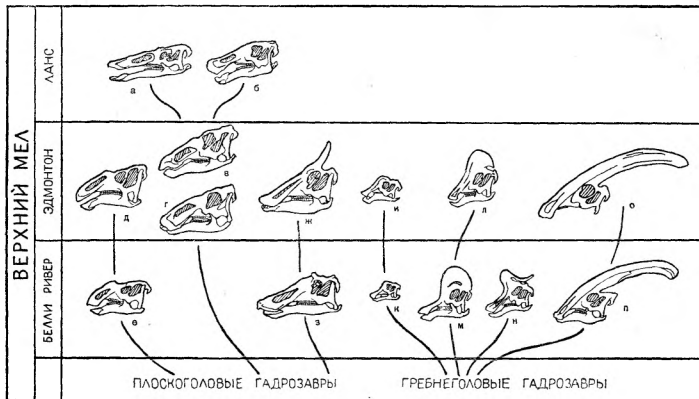


Рис. 609. Схема филогенеза гадрозавров:

а — *Anotosaurus copel* Lull et Wright; б — *Anotosaurus annectens* (Marsh); в — *Anotosaurus edmontoni* Gilmore; г — *Edmontosaurus* Lambe; д — *Kritosaurus nazajouvi* Brown; е — *Kritosaurus notabilis* (Lambe); ж — *Saurolophus* Brown; з — *Prosaurolophus* Brown; и — *Cheneosaurus* Lambe; к — *Prochenosaurus* Matthew; л — *Hypacrosaurus* Brown; м — *Corythosaurus* Brown; н — *Lambeosaurus* Parks; о — *Parasaurolophus tubicen* Wiman; п — *Parasaurolophus walkeri* Parks (Lull, Wright, 1942)

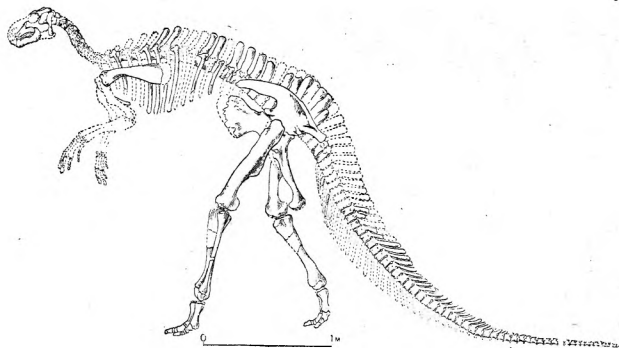


Рис. 610. *Bactrosaurus johnsoni* Gilmore.
Скелет. В. мел Монголии (Gilmore, 1933)

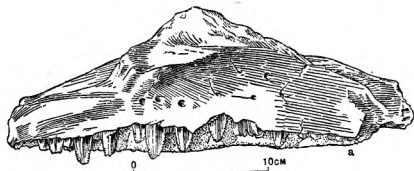


Рис. 611. *Bactrosaurus johnsoni* Gilmore (= *Mandschurosaurus mongoliensis* Gilmore):
а — верхняя челюсть; б — отдельный зуб из нее, увеличен. В. мел С. Китая (Gilmore, 1933)

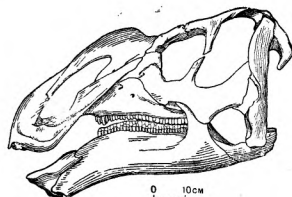


Рис. 612. *Kritosaurus notabilis* Lambe.
Череп, сбоку. В. мел (свята́ беля́-ривер) Канады (Lam. Wright, 1942)

вентральной стороне не выражена. Кнемальный гребень б. берцовой кости сравнительно небольшой, и фибулярный фланг дистального конца не сильно расширен. Один вид.

Kritosaurus Brown, 1910 (= *Gryposaurus* Lambe, 1914). Тип рода — *Kritosaurus navajovius* Brown, 1910; в мел (свита киртленд), США (Нью-Мехико). Размер 8—9 м. Череп большой и очень высокий — как в затылочной области, так и в носовой. Носовые кости дугообразно изогнуты. Носовые отверстия очень большие. Слезная кость сильно развита, неправильной пятиугольной формы; образует широкий контакт с челюстной костью. Лобные кости отделены от глазниц. Глазница неправильно овальная и гораздо меньше, чем нижневисочная впадина. Верхневисочная впадина очень большая. Заглазничная кость слабо вздута. Квадратная кость длинная, прямая. Квадратно-скуловая кость большая, почти или совсем отделившая скуловую от квадратной. Верхняя челюсть очень большая, беззубая часть челюстной кости короткая; нижняя челюсть массивная. Шейных позвонков 13, спинных 16, крестцовых — девять. Диапофизы передних спинных позвонков направлены вверх и назад; их дистальные концы достигают уровня вершины невральных отростков. Крестцовые позвонки сливаются между собой с частичным слиянием их невральных отростков. Антитрохантер массивный. Задняя ветвь лобковой кости маленькая (рис. 612). Три — четыре вида. В мел (свиты киртленд и белливер) С. Америки (Нью-Мехико, Альберта).

Edmontosaurus Lambe, 1917. Тип рода — *E. regalis* Lambe, 1917; в мел (свита эдмонтон), Канада (Альберта). Род, близкий к *Anatosaurus*. Размер крупный (до 13 м длины). Череп низкий впереди, но высокий и расширенный сзади, без лобного вздутья. Челюстная кость большая, зубная — высокая и массивная. Передний угол слезной кости вклинивается между скуловой и нижней ветвью предчелюстной, но не достигает челюстной кости. Лобная кость образует часть глазницы. Глазницы большие, угловатые, с несколько вытянутым передне-внутренним углом. Нижняя височная впадина значительно меньше глазницы, сжата и сильно сужена, особенно на верхнем конце. Заглазничная кость вздута. Квадратная кость длинная и слегка искривленная, отделяемая квадратноскуловой от скуловой. Теменные кости разделяют чешуйчатые, имея вид узкой полоски. Зубных рядов в челюстной кости 51—53, в зубной 48—49. Шейных позвонков 13, спинных 18, крестцовых девять. Поперечные отростки спинных позвонков невысокие. Невральные отростки крестцовых позвонков

так расширяются, что между ними не остается промежутков, однако слияния не наблюдается. Антитрохантер на подвздошной кости хорошо развит. Задняя ветвь лобковой кости составляет треть длины седалищной (рис. 606). Один вид.

Anatosaurus Lull et Wright, 1942. Тип рода — *Claosaurus annectens* Marsh, 1892; в мел (свита ланс), США (Вайоминг). Гадрозавры среднего размера (до 10 м длины). Череп средней высоты, сзади узкий, впереди с расширенным рылом. Область вокруг носовых отверстий сильно скульптурирована. Слезная кость среднего размера и субтреугольной формы. Лобная часть черепа вогнута и имеет небольшое вздутье. Лобная кость образует часть верхнего края глазницы. Глазницы широкие, субтреугольные, с вытянутым вперед нижним передним краем. Заглазничная кость чрезвычайно вздута, в нее входит в виде кармана задний угол глазницы. Квадратная кость почти прямая, средней длины и иногда полностью отделяется от скуловой посредством квадратноскуловой. Челюсти не массивные. Зубных

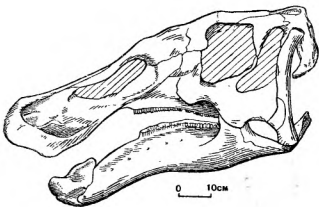


Рис. 613. *Anatosaurus annectens* (Marsh)

Череп сбоку. В мел (свита ланс) С. Америки (Lull a. Wright, 1942)

рядов в челюстной кости до 52, в зубной — 44. Шейных позвонков 12, спинных 20, крестцовых девять, хвостовых — до 78 (возможно, более). Невральные отростки спинных позвонков довольно низкие, передние поперечные отростки длинные. Шевроны (гемальные дуги) сравнительно короткие. Антитрохантер на подвздошной кости не очень массивен. Задняя ветвь лобковой кости достигает приблизительно половины длины седалищной (рис. 613). Четыре — пять видов. В мел (свита ланс) С. Америки.

ПОДСЕМЕЙСТВО SAUROLOPHINAE BROWN, 1914

Череп довольно длинный, умеренной высоты, с гребнем, образованным носовыми костями. Лицевая область удлинненная, рыло низкое, широкое, лопатообразное. Беззубая часть верхней и нижней челюстей длинная. Носовые отверстия больше и узкие, носовой канал не изогнутый и не заходящий в гребень. Лобная кость может участвовать в образовании глазницы; последняя меньше нижней височной впадины и имеет вид угловатого овала. Заглазничная кость небольшая, без карманообразного углубления. Квадратная кость длинная и почти прямая. Квадратноскуловая кость большая, почти полностью разделяющая квадратную и скуловую кости. Чешуйчатые кости не разделены теменными. Коронка зубов удлиненная, ланцетовидная, с низким медиальным гребнем; ее апикальная вершина умеренно округлая, а края без бугорков или латеральных углов. Поперечные отростки передних спинных позвонков заходят выше уровня нервных отростков. Спинные ребра характеризуются расширением бугорка. Плечевая кость может быть и длиннее, и несколько короче, чем лучевая. Подвздошная кость изогнутая. Седалищная кость с секирообразным выростом на дистальном конце или без него. В. мел.

Brachylophosaurus Sternberg, 1953. Тип рода — *B. canadensis* Sternberg, 1953; в. мел (свита белли-ривер), Канада (Альберта). Известна передняя часть скелета. По общим очертаниям черепа, высокого в затылочной и носовой областях, близок к *Kritosaurus*, от которого отличается наличием небольшого, нависающего над теменными костями гребня, образованного как у *Saurolophus*, носовыми костями. В челюстной кости около 50 зубных рядов, в зубной — около 40. Передние конечности относительно длинные. Один вид.

Prosaurolophus Brown, 1916. Тип рода — *P. maximus* Brown, 1916; в. мел (свита белли-ривер), Канада (Альберта). Череп с низким зачаточным гребнем, расположенным над передним краем глазницы. Верхняя ветвь предчелюстной кости достигает середины носового отверстия. Лобные кости не доходят до верхнего края глазницы. В верхней челюсти до 48 зубных рядов, в нижней — до 40. Шейных позвонков 13, спинных 18, крестцовых — 10. Передние гемальные отростки совсем маленькие. Плечевая кость длиннее, чем лучевая. Сигмоидная фривизна подвздошной кости выражена не сильно. Седалищная кость очень длинная и прямая, без секирообразного расширения на конце (рис. 614). Один вид.

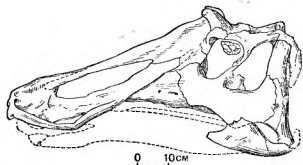


Рис. 614. *Prosaurolophus maximus* Brown.
Череп сбоку. В. мел (свита белли-ривер) Канады (Lull, Wright, 1942)

Saurolophus Brown, 1912. Тип рода — *S. osborni* Brown, 1912; в. мел (свита эдмонтон), Канада (Альберта). Череп более короткий и высокий, чем у *Prosaurolophus*, с длинным гребнем, идущим косо вверх и назад, за затылочную область. Гребень образован носовыми и, возможно, лобными костями. Верхняя ветвь предчелюстной кости достигает заднего конца носового отверстия. Верхний край глазницы образован лобной костью. Нижняя височная яма, как и глазница, более длинная и узкая, чем у *Prosaurolophus*. Число зубных рядов в верхней челюсти — до 60, в нижней — до 50. Позвонков шейных 12, спинных 20, крестцовых — восемь. Шевроны вдвое короче нервных отростков. Плечевая кость может быть и короче, и длиннее, чем лучевая. Подвздошная кость с заметно выраженной сигмоидной кривизной. Седалищная кость с секирообразным расширением или без него. Общаторный отросток седалищной кости замыкается, образуя округлое отверстие (рис. 615). Два вида. В. мел Монголии и в. мел (свита эдмонтон) Канады (Альберта).

Сомнительный вид (по обломку ischium) описан А. Н. Рябиным с Амура.

ПОДСЕМЕЙСТВО LAMBEOSURINAE PARKS, 1923

Череп небольшой, но высокий, с коротким, узким клювом. Предчелюстные и носовые кости, сильно разрастаясь, образуют обычно округлый или удлинненный гребень, пронизанный петлевидными носовыми каналами. Носовые отверстия узкие. Лобные кости отделены от глазниц и образуют небольшое вздутие. Глазница от овальной до округлой и приблизительно равна по размеру нижней височной впадине. Чешуйчатые кости не разделяются теменными. Беззубая часть верхней и нижней челюстей неудлиненная. Зубы длинные и

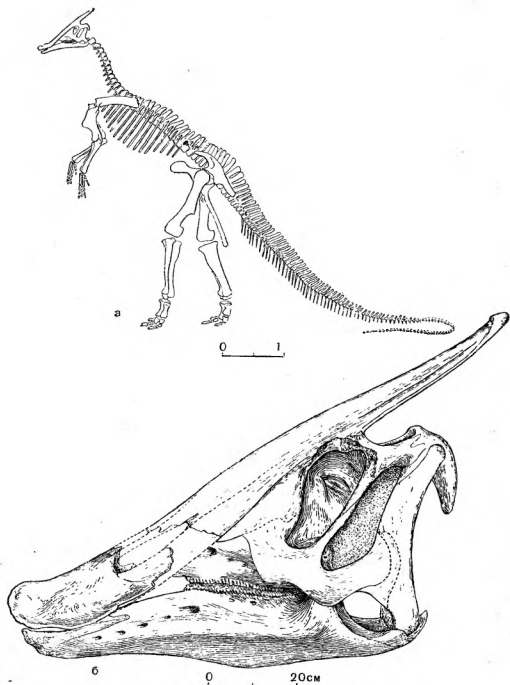


Рис. 615. *Saurolophus angustirostris* Rozhdestvensky:
 а — скелет; б — череп сбоку. В. мел Монголии (а — Рождественский, 1957; б — Рождественский, 1952)

мелкие. Корень и коронка зубов, образуя большой тупой угол, почти выравнены в одну линию. Хвостовые позвонки с длинными невральными отростками и частым окостенением сухожилий. Лучевая кость обычно длиннее, чем плечевая. Верхний край подвздошной кости с заметным искривлением. Передняя ветвь лобковой кости расширенная, задний отросток короткий и тонкий. Седалищная кость секирообразная на дистальном конце. В. мел.

Yuxartosaurus Riabinin, 1939. Тип рода — *Y. aralensis* Riabinin, 1929; в. мел. Ю. Казахстан. Описан по разрозненным костям черепа и скелета. Нижняя челюсть имеет 34—35 зубных рядов. Седалищная кость с замкнутым обтураторным отверстием. Плечевая кость с узким проксимальным концом (рис. 616). Один вид.

Procheneosaurus Matthew, 1920 (= *Danodon* Osborn, 1902; = *Tetragonosaurus* Parks, 1931). Тип рода — *Tetragonosaurus praeceps* Parks, 1931; в. мел (свита белли-ривер), Канада (Альберта). Сравнительно мелкие динозавры (менее 5 м длины). Носовой канал открытый. Слезная кость треугольной формы, от умеренного до большого размера, иногда достигает восходящего отростка челюстной кости; образует большую часть передней половины глазницы. Длина нижней височной впадины примерно в 2,5 раза больше ее ширины. В верхней челюсти 40 зубных рядов, в нижней — 33. В строении посткраниального скелета имеется большое сходство с р. *Corythosaurus* из подсем. *Lambeosaurinae*. Шейных позвонков 14, спинных 16, крестцовых 10. Поперечные отростки спинных позвонков направлены во вверх (как у большинства), а в стороны; их невральные отростки в 2—3 ра-

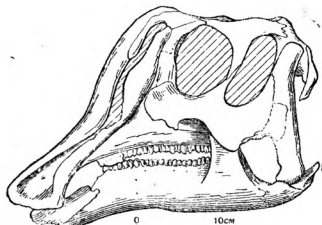


Рис. 617. *Procheneosaurus praeceps* (Parks).

Череп сбоку. В. мел (свита белли-ривер) С. Америки (Lull, Wright, 1942)

за более высоты тела позвонков. Шевроны тонкие, на 7—18 хвостовых позвонках такой же длины, как и невральные отростки, а далее быстро уменьшаются в размере. Антитрохантер небольшой. Задний отросток лобковой кости кривой и укороченный, составляя менее трети седалищной кости. Седалищная кость длинная, но очень тонкая, изогнутая; дистальный конец слегка расширен (рис. 617). Три вида. В. мел (свита белли-ривер) Канады (Альберта).

Cheneosaurus Lambe, 1917. Тип рода — *Ch. tolmanensis* Lambe, 1917; в. мел (свита эдмонтон), Канада (Альберта). Динозавры среднего размера. Носовой канал закрыт. Слезная кость квадратноуголоватая, маленькая и узкая, не достигающая восходящего отростка челюстной кости. Длина нижней височной впадины втрое больше ее ширины. Зубных рядов в верхней челюсти 35, в нижней — 33. В каждом ряду два функционирующих зуба. Посткраниальный скелет неизвестен. Один вид.

Nipponosaurus Nagao, 1936. Тип рода — *N. sachalinensis* Nagao, 1936; в. мел. Ю. Сахалин. Род, близкий к *Procheneosaurus*. Мелкие динозавры с высоким, довольно широким и коротким черепом. Лобная кость с низким вздутием. Гребень представлен зачаточным куполообразным поднятием. Тела спинных позвонков маленькие, но с хорошо развитыми невральными отростками. Седалищная кость с секирообразным расширением на конце. Бедренная кость немного длиннее большой берцовой. Метатарзальные кости довольно длинные и массивные. Один вид.

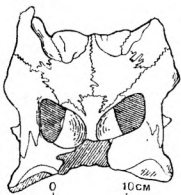


Рис. 616. *Yuxartosaurus aralensis* Riabinin.

Задняя часть черепа сверху. В. мел (гуров) СССР (Казахстан) (Рибагин, 1939)

Lambeosaurus Parks, 1923 (= *Stephanosaurus* Lambe, 1914). Тип рода — *Lambeosaurus lambei* Parks 1923; в. мел (свита белли-ривер), Канада (Альберта). Гребень черепа различной формы, у некоторых видов оканчивается сзади шиповидным отростком. Угол, образуемый рылом и гребнем, варьирует, но приближается к прямому. Вершина гребня — впереди глазницы. Предчелюстные кости образуют значительную часть дорзальной поверхности черепа; носовые кости идут до конца гребня. Нижняя ветвь предчелюстных костей

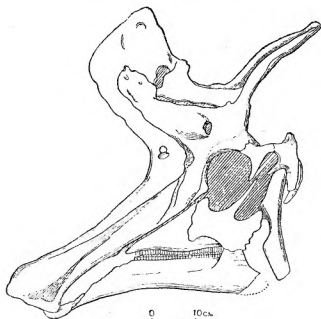


Рис. 618. *Lambeosaurus lambei* Parks.

Череп сбоку. В. мел (свита белли-ривер) С. Америки (Lull Wright 1942)

впереди резко расширена, верхние (восходящие) ветви разделены носовыми костями. Петля носового канала заходит в верхнюю ветвь предчелюстной кости. Слезная кость маленькая, треугольная. В верхней челюсти 30—40 зубных рядов, в нижней — 41. Из посткраниального скелета известны лишь отдельные кости. Подвздошная кость не сильно изогнута. Большая берцовая кость массивная, почти такой же длины, как бедренная (рис. 618). Три вида. В. мел (свита белли-ривер) Канады (Альберта).

Corythosaurus Brown, 1914. Тип рода — *C. casuarius* Brown, 1914; в. мел (свита белли-ривер), Канада (Альберта). Гребень черепа высокий, узкий, сжатый с боков, шлемоподобный; его наивысшая точка обычно непосред-

ственно над глазницей. Линия рыла и гребня образует угол около 115° . Носовые кости образуют вершину и конец гребня и разделяют ветви предчелюстных костей. Носовые каналы закрытые, за исключением боковых сторон гребня. Петля носового канала заходит в верхнюю ветвь предчелюстной кости; ее нижняя ветвь расширена незначительно. Слезная кость маленькая, треугольная. Зубных рядов в верхней челюсти 43, в нижней — 37. Шейных позвонков 15, спинных 19, крестцовых восемь, хвостовых — 61. Невральные отростки передних спинных позвонков маленькие. Поперечные отростки почти горизонтальные. Шевроны длиннее невральных отростков. Лопатка длинная. Подвздошная кость резко изогнута. Передняя ветвь лобковой кости короткая, тонкая, резко расширенная; задняя ветвь маленькая, палочкообразная (рис. 619). Шесть видов. В. мел (свита белли-ривер) Канады (Альберта).

Tanais Wiman, 1929 (= *Tsintaosaurus* Young, 1958). Тип рода — *Tanais sinensis* Wiman, 1929; в. мел, Китай (Шаньдун). Крупные гадрозавры. Череп известен неполностью; по-видимому, в передней части имелся очень высокий шлемоподобный гребень (от которого сохранилась лишь задняя стенка), не нависавший над глазницами. Задняя часть черепа относительно невысокая, нижняя челюсть удлиненная, с значительной беззубой частью, резко отгибающейся вниз. Предзубная кость большая. В верхней челюсти 40 зубных рядов, в нижней — 38. Шейных позвонков 12—14, спинных — около 20, крестцовых — восемь, хвостовых — не менее 60. Гемальные отростки передних хвостовых позвонков очень длинные. Верхний край подвздошной кости с заметным искривлением. Передняя ветвь лобковой кости очень широкая. Седлальная кость умеренной длины, слабо изогнутая, с небольшим секирообразным расширением дистального конца. Лучевая кость значительно длиннее плечевой, а большая берцовая несколько длиннее бедренной. Один вид. Описанный отсюда же *Tsintaosaurus spinorhinus* Young, 1958 является синонимом типа рода.

Hypacrosaurus Brown, 1913. Тип рода — *H. altispinus* Brown, 1913; в. мел (свита эдмонтон), Канада (Альберта). Род, близкий к *Corythosaurus*. Гребень высокий, шлемообразный, вздутый над глазницами и впереди них, менее сжат с боков, чем у *Corythosaurus*. Относительно большая часть гребня образована предчелюстными костями, а меньшая — носовыми, которые не разделяют ветвей предчелюстных костей. Рыло сравнительно более короткое, чем у *Corythosaurus*. Угол между

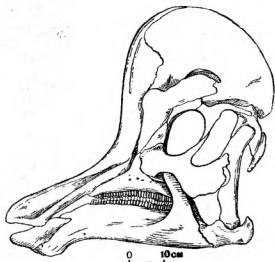


Рис. 619. *Corythosaurus excavatus* Gilmore.
Череп сбоку. В. мел (свита белли-ривер) Канады (Lull,
Wright, 1942)

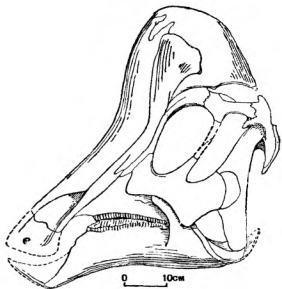


Рис. 620. *Hypacrosaurus altispinus* Brown.
Череп сбоку. В. мел (свита адмонтон) Канады (Lull,
Wright, 1942)

гребнем и рылом 140° . Носовые каналы закрыты полностью, без носовых полостей по бокам гребня. Нижняя ветвь предчелюстной кости значительно расширена. Слезная кость узкая и длинная. Зубных рядов в верхней челюсти 46—47, в нижней — 40. Невральные отростки спинных позвонков очень длинные (рис. 620). Один вид.

Parasaurolophus Parks, 1922. Тип рода — *P. walkeri* Parks, 1922; в. мел (свита белли-ривер), Канада (Альберта). Гребень вытянут далеко за череп, превышая всю длину последнего. Гребень несколько искривлен и состоит из двух парных полых труб. Весь верхний профиль черепа до конца гребня образован предчелюстными костями. Нижняя ветвь предчелюстных костей очень короткая и не расширяется поперечно. Рыло очень короткое. Носовые отверстия большие и находятся далеко впереди. Носовые кости смещены на вентральную поверхность гребня. Квадратноскуловая кость целиком разделяет скуловую и квадратную. Паракципитальный отросток длинный. Слезная кость почти прямоугольной формы. Лопатка очень большая. Передняя конечность короткая (рис. 621). Три вида. В. мел (свита оджоаламо и фрунтленд) США (Нью-Мехико); в. мел (свита белли-ривер) Канады (Альберта).

HADROSAURIDAE INCERTAE SEDIS

Trachodon Leidy, 1856. Тип рода — *T. mirabilis* Leidy, 1856; в. мел (свита юдиф-ри-

вер), США (Монтана). *Nomen dubium* (голотип представлен единственным зубом, который может быть отнесен к любому из родов).

Mandschurosaurus Riabinin, 1930. Тип рода — *Trachodon amurense* Riabinin, 1925; в. мел, С. Китай (р. Амур). Описан по разрозненным костям. Динозавры от мелкого до среднего размера. В верхней челюсти не менее 29 зубных рядов, в нижней 29—35. Вершина зубов довольно округлая, по краям коронки — мелкие зубчики. По строению скелета сходен с *Procheneosaurus* и *Bactrosaurus*. Один вид. Описанный из Внутренней Монголии *M. mongoliensis* является синонимом *Bactrosaurus johnsoni* (рис. 611). Сомнительные остатки указаны для Индокитая.

Orthomerus Seeley, 1883 (= *Limnosaurus* Nopcsa, 1899; = *Telmatosaurus* Nopcsa, 1903; = *Hecatosaurus* Brown, 1910). Тип рода — *Orthomerus dolloi* Seeley, 1883; в. мел, Голландия. Мелкий гадрозавр со сравнительно короткой предглазничной областью. Зубы узкие, сжатые. Плечевая кость искривленная, узкая. Нижняя часть передней конечности сильно удлинена. Три вида. В. мел СССР (Крым), Голландии и Румынии.

Ornithotarsus Cope, 1869; *Thespesius* Leidy, 1856 (= *Cionodon* Cope, 1874; = *Cinodon* Cope, 1875; = *Diclonius* Cope, 1876; = *Pteropelyx* Cope, 1889); *Claorhynchus* Cope, 1872; *Dysganus* Cope, 1877; *Hypsibema* Cope, 1870 — все из в. мела США.

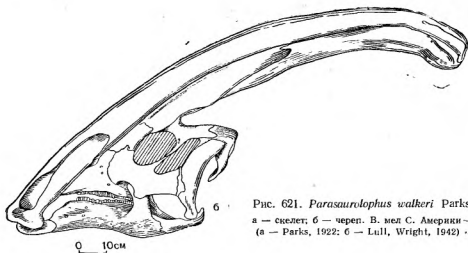
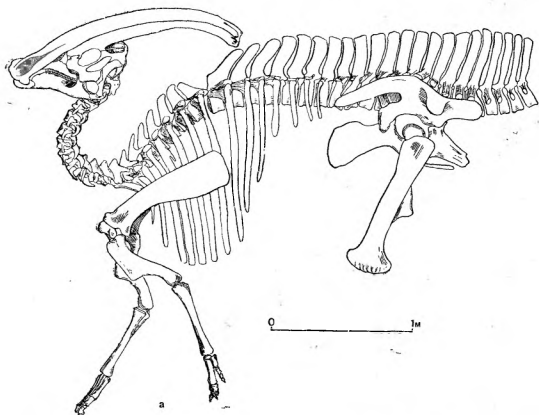


Рис. 621. *Parasauroplophus walkeri* Parks:
а — скелет; б — череп. В. мел С. Америки
(а — Parks, 1922; б — Lull, Wright, 1942).

СЕМЕЙСТВО THESCELOSAURIDAE STERNBERG, 1936

Небольшие (до 3 м длиной) орнитоподы. Череп с большими глазницами, более короткий и высокий, чем у *Hypsilophodontidae*. Зубы мелкие, многодольчатые; в каждой ветви челюсти около 20 зубов. Позвонки такого же типа, как у *Hypsilophodontidae*. Верхний юзнец лопатки расширен умеренно или сильно.

Задняя ветвь лобковой кости длинная. Плечо длиннее предплечья, а бедро длиннее голени. Метатарзальные кости умеренной длины, или укороченные. Конечные фаланги когтевидные. Хвост, как у *Ankylosauria*, с обызвествленными сухожилиями. В. мел.

Thescelosaurus Gilmore, 1913 (? = *Parkosaurus* Sternberg, 1937). Тип рода — *Th. neglectus* Gilmore, 1913; в. мел (свита. ланс).

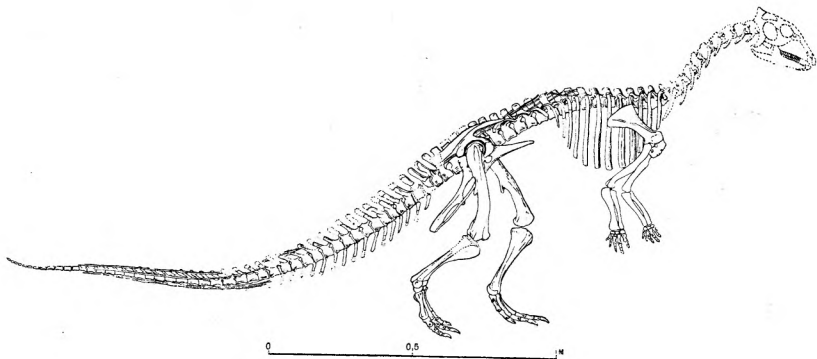


Рис. 622. *Thescelosaurus neglectus* Gilmore.
Скелет. В мел. С. Америки (Gilmore, 1916)

США (Вайоминг). Зубы, не сливающиеся между собой, с продольными гребнями и бороздами (8—10). В верхней челюсти 22 зуба, в нижней — 18. Шейные позвонки неизвестны, спинных 16, крестцовых шесть, хвостовых — более 40. Седлациная кость заметно уплощена; ее дистальный конец расширен в тонкую лопасть (рис. 622). Один-два вида. В. мел. Канады (Альберта) и США (Вайоминг).

ПОДОТРЯД STEGOSAURIA. СТЕГОЗАВРЫ

Растительноядные четвероногие динозавры, достигающие 6—9 м длины. Череп маленький, очень низкий и узкий, с удлиненной лицевой областью. Носовые отверстия удлиненные. Предглазничные впадины отсутствуют, верхние височные ямы узкие, нижние височные ямы большие. Верхний край глазницы образован дополнительными надглазничными костями. Предчелюстная кость длинная, полностью отделяет челюстную кость от ноздри, но не достигает слезной кости. Нижняя челюсть удлиненная, высокая, с маленькой предзубной костью. Зубы маленькие, сжатые с боков, с зазубренной коронкой и длинным цилиндрическим корнем. В каждой челюсти одновременно присутствует лишь один продольный ряд зубов в количестве 22—25, предчелюстная кость всегда лишена зубов. Позвонки высокие, слегка амфицельные или платицельные. Спинных позвонков около 17, крестцовых — четыре. Остистые отростки туловищных позвонков высокие. Подвздошная кость сильно разрастается вперед от вертикальной впадины, изогнутая. Задний отросток лобковой кости маленький и тонкий. Конечности массивные, передние намного короче задних. Кисть пятипалая, стопа четырех- или трехпалая. Вдоль спины и хвоста расположены массивные костные шипы и килеватые пластинки. Юра — н. мел. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО SCOLIDOSAURIDAE HUXLEY, 1870

Размеры до 4 м. Надглазничная кость одна. Зубная кость с хорошо выраженным венечным отростком. Позвонки амфицельные, часто полые внутри. Невральный канал в крестцовых позвонках не расширен. Конечности сравнительно тонкие. Стопа четырехпалая. Концевые фаланги когтевидные. Наружный панцирь состоит из многочисленных мелких бугорков, килеватых костных пластин и шипов, распо-

ложенных рядами вдоль спины. Ряд крупных вертикальных пластин расположен вдоль хвоста. Юра — н. мел.

Scelidosaurus Owen, 1863 (? = *Sarcolestes* Lydekker, 1893). Тип рода — *Scelidosaurus harrisoni* Owen, 1863; н. юра (лейас), Англия (о-в Уайт). Зубы с сильно сжатыми с боков треугольными коронками. Позвонки амфицельные, шейных — шесть или семь, спинных 16—17, хвостовых — около 40. Бедренная кость с четвертым трохантером. Таранная и пяточная кости не срастаются друг с другом. I палец стопы короткий (рис. 623). Один вид.

Условно к этому же семейству отнесен р. *Lusitanosaurus* Lapparent, 1957; н. мел Португалии.

СЕМЕЙСТВО STEGOSAURIDAE MARSH, 1877

Размеры до 9 м. Надглазничных костей две-три. Венечный отросток нижней челюсти не развит. Невральный канал в крестцовой области сильно расширен. Конечности массивные. Стопа трехпалая, ее пальцы состоят из трех фаланг каждый. Концевые фаланги копытообразные. Наружный панцирь из крупных шипов и пластин. Ср. юра — н. мел.

Stegosaurus Marsh, 1877 (= *Hysirorhophus* Cope, 1878; = *Hypsirorhophus* Cope, 1879; = *Diracodon* Marsh, 1881). Тип рода — *Stegosaurus stenops* Marsh, 1877; в. юра (свита моррисон), США (Колорадо). Надглазничных костей две. Носовые кости занимают почти половину длины черепа. Нижняя челюсть не достигает уровня переднего конца морды. В каждой челюсти по 23 маленьких зуба. Позвонки амфицельные или слегка платицельные, с высокой невральной дугой. Шейных позвонков 10. Передние конечности массивные, короткие; плечо по длине равно локтевой кости. Бедренная кость длинная, прямая. Шейка бедра не выражена, четвертого трохантера нет. Большая берцовая кость короткая, широкая. Пяточная и таранная кости сращены вместе. Наружный панцирь состоит из двух рядов огромных треугольных костных пластин и шипов, расположенных вдоль спины и хвоста (рис. 624). Восемь видов. В. юра — н. мел Европы; н. мел Азии (Казахстан); в. юра С. Америки.

Kentrosaurus Hennig, 1915 (= *Doryphorosaurus* Nopcsa, 1916; = *Kentruosaurus* Hennig, 1917). Тип рода — *Kentrosaurus aethiopicus* Hennig, 1915; в. юра (свита тендагуру). В. Африка. Весьма сходен со *Stegosaurus*, но

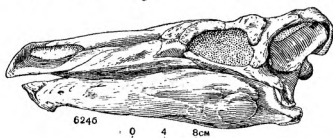
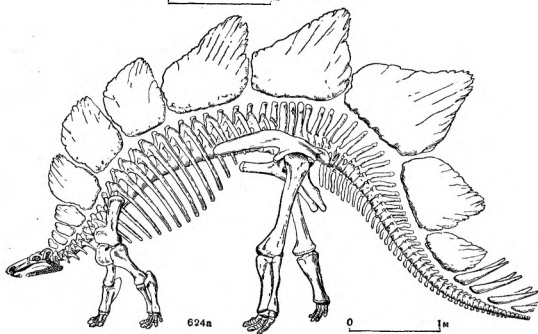
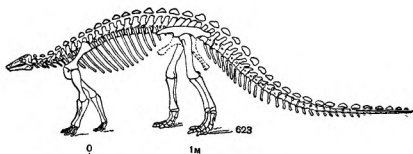


Рис. 623. *Scelidosaurus harrissonii* Owen.

Реконструкция. Н. юра Англии (Huene, 1956)

Рис. 624. *Stegosaurus ungulatus* Marsh:

а — реконструкция; б — череп сбоку. В. юра США (Lull, 1910)

отличается несколько меньшей величиной. Наружный панцирь состоит из более мелких и узких пластин и очень крупных конусообразных шипов (рис. 625). Один вид.

Chialingosaurus Young, 1959; ср. юра Китая.
Dacentrurus Lucas, 1902 (= *Omosaurus* Owen,

1875); ср.—в. юра Европы. *Saurechinodon* Owen, 1861 (= *Echinodon* Owen, 1861); в. юра Европы. *Craterosaurus* Seeley, 1874; н. мел Европы; ? *Paranthodon* Nopcsa, 1929; н. мел Ю. Африки. *Priconodon* Marsh, 1888; н. мел С. Америки.

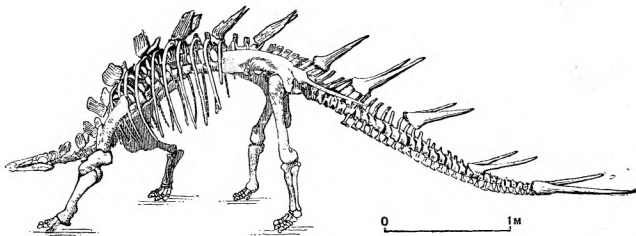


Рис. 625. *Kentrurosaurus aethiopicus* Hennig.
Реконструкция. В. юра В. Африки (Тендагуру) (Hennig, 1915)

ПОДОТРЯД ANKYLOSAURIA. АНКИЛОЗАВРЫ

Крупные четвероногие динозавры, достигающие 3,5—5 м длины. Тело низкое, широкое. Череп широкий, треугольных очертаний, покрытый сверху мозаикой кожных окостенений. Крыша черепа плоская или сводчатая, часто орнаментирована килеватыми пластинками или шипами. Предглазничного отверстия и верхней височной ямы нет, нижняя височная яма очень маленькая или полностью закрыта снаружи кожными окостенениями. Затылочный мыщелок направлен вниз. Предчелюстная кость обычно без зубов, сильно разрастающаяся по вентральной поверхности рыла. Нижняя челюсть короткая, высокая. Зубы маленькие, сжатые с боков, с зубуренной коронкой, в каждой челюсти 16—21 зубов, одновременно присутствует лишь один продольный ряд зубов. Позвонки платиные или слабоамфиленные. Шея короткая, из девяти позвонков, спинных позвонков около 17, в крестце от трех до девяти позвонков. Хвост длинный, 25—40 позвонков, у некоторых форм на конце «булава». Ребра поясничной области часто сращены с поперечными отростками позвонков. Пояса конечностей массивные. Лопатка и коракоид срастаются. Подвздошная кость обычно сильно разрастается вперед от вертлужной впадины, лобковая кость слабая, без переднего отростка и с коротким задним. Конечности короткие. Кисть пятипалая. Бедренная кость длиннее большой берцовой, со слабо развитыми трохантерами; метатарзальные кости короткие, толстые, стопа (исключая

Syrmosaurus) четырехпалая. Концевые фаланги плоские, копытообразные. Имеется наружный панцирь, состоящий из килеватых шипов, расположенных рядами вдоль спины, или ладьевидных многоугольных пластин, соединяющихся друг с другом и образующих сплошной или сегментированный щит. Наружная поверхность щита часто орнаментирована различными шипами. Хвост покрыт шипами или заключен в костные кольца. Мел. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО ACANTHOPHOLIDAE NOPCSA, 1923

Длина около 3—4 м. Череп высокий, рыло сравнительно тонкое, крыша черепа толстая, сводчатая. Кожные кости на крыше черепа развиты слабо, и нижняя височная яма сохраняется. Подвздошная кость сравнительно слабо разрастается вперед от вертлужной впадины. Наружный панцирь состоит из отдельных килеватых пластин или шипов, расположенных вдоль спины и хвоста. Мел.

Acanthopholis Huxley, 1867. Тип рода — *A. horridus* Huxley, 1867; в. мел (сеноман). Англия. Зубная кость изогнута в виде сигмовидной кривой, венечный отросток отсутствует. Зубы ланцетовидные, острые, с сильно зубуренной коронкой. Поперечное сечение средних и задних хвостовых позвонков восьмиугольное или шестиугольное. Наружный панцирь состоит из полукруглых или овальных пластин и шипов, суженных у основания. Четыре вида. В. мел Англии.

Struthiosaurus Bunzel, 1871 (= *Crataeomus* Seeley, 1881; = *Pluopeltus* Seeley, 1881;

= *Danubiosaurus* Bunzel, 1871; = *Leipsanosaurus* Nopcsa, 1918). Тип рода — *Struthiosaurus austriacus* Bunzel, 1871; в мел (турон), Австрия (Гозау). Крыша черепа утолщена сравнительно слабо и не сильно выступает над затылочной областью. Остистые отростки короткие. Шипы панциря очень большие. Два — три вида. В мел 3. Европы, Австрия, Венгрия и Франция).

Hylaesaurus Mantell, 1832 (= *Hylasaurus* Fitzinger, 1843; = *Regnosaurus* Mantell, 1848); *Priodontognathus* Seeley, 1875 — оба из н. мела 3. Европы. *Onychosaurus* Nopcsa, 1902; *Rhodanosaurus* Nopcsa, 1929 — оба из в. мела 3. Европы.

СЕМЕЙСТВО NODOSAURIDAE MARSH, 1890

(= *Ankylosauridae* Brown, 1908)

Размеры до 5,5 м. Череп уплощенный, рыло короткое и округлое. Крыша черепа покрыта сильно развитыми костными пластинками и шипами. Нижняя височная яма может перекрываться кожными костями. Атлант и эпистрофей срастаются. Крестец длинный (пять — девять позвонков). Пояса и конечности массивные. Панцирь сильно развит; его пластинки могут срастаться с позвонками, тазами и ребрами. Мел.

Talarurus Maleev, 1952. Тип рода — *T. plicatospineus* Maleev, 1952; в мел (? сенон), Монголия (Байн-Ширэ). Общая длина черепа не более 30 см. Шейные позвонки короткие, высокие. Спинные позвонки высокие, амфицельные. Крестцовых позвонков девять. Поясничные ребра (четыре-пять пар) прочно сращены с поперечными отростками позвонков. Лопатка вдвое длиннее плечевой кости. Бедро в полтора раза длиннее плеча. Подвздошные кости длинные, корытообразной формы, сильно утолщены и расширены в апетабулярной части. Хвост длинный, на конце «булава». Наружный панцирь состоит из костных пластин (толщиной 20—50 мм), имеющих ладьевидную форму, соединяющихся друг с другом и образующих шейный, спинной и тазовый щиты. По наружной поверхности щитов расположены полые костные шипы с гофрированной поверхностью (рис. 626). Один вид.

Ankylosaurus Brown, 1908 (= *Stereoccephalus* Lambe, 1902; = *Euoplocephalus* Lambe, 1910). Тип рода — *Ankylosaurus magniventris* Brown, 1908; в мел, США (Монтана). Череп более массивный, чем у *Talarurus*. Нижняя височная яма перекрывается кожными костями. Панцирь состоит из низких, килеватых пла-

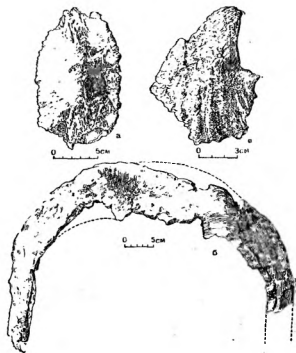


Рис. 626. *Talarurus plicatospineus* Maleev:

а — пластинка панциря сверху; б — часть тазового щита панциря сверху; а — шип панциря. В мел Монголии и (Maleev, 1956)

стин ладьевидной формы. Шипов на наружной стороне панциря нет (рис. 627). Один вид.

Nodosaurus Marsh, 1889. Тип рода — *N. testilis* Marsh, 1889; в мел (бентон), США (Вайоминг). Восемь «крестцовых» позвонков. Наружный панцирь состоит из многоугольных костных пластин, расположенных в промежутках между ребрами, и из мелких килеватых пластин, идущих по дорсальной поверхности ребер. Наружная поверхность пластин имеет шероховатую скульптуру, напоминающую направление костных волокон строения текстильной ткани (рис. 628). Один вид.

Dyoplosaurus Parks, 1924. Тип рода — *D. acutosquameus* Parks, 1924; в мел (сенон), Канада (Альберта). Череп в длину несколько больше, чем в ширину. Нижняя височная яма перекрывается кожными костями. Задний край крыши черепа ornamentирован рядом небольших шипов. Панцирь состоит из толстых многоугольных пластин. Наружные шипы сильно скульптурированы небольшими углублениями и каналами. На конце хвоста «булава» (рис. 629). Два вида. В мел С. Америки и Монголии.

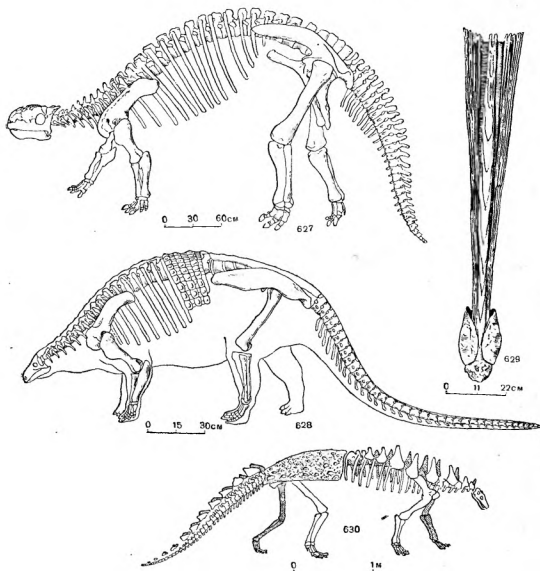


Рис. 627. *Ankylosaurus magniventris* Brown.

Реконструкция. В. мел США (Монтана) (Brown, 1908)

Рис. 628. *Nodosaurus tectilis* Marsh.

Реконструкция. В. мел США (Вайоминг) (Lull, 1922)

Рис. 629. *Dyoplosaurus acutosquamatus* Parks.

Хвостовой отдел позвоночника. В. мел С. Америки (Larragent, Lavocat, 1955)

Рис. 630. *Polacanthus foxi* Hulke.

Реконструкция. Н. мел Англии (Huxley 1956)

Polacanthus Hulke, 1874. Тип рода — *P. foxi* Hulke, 1874; н. мел. (вельд), Англия. Девять крестцовых позвонков. Наружный панцирь не разделен на отдельные сегменты. Ребра срослись по всей длине с внутренней поверхностью панциря, как у черепах. Большие конические шипы расположены в два

ряда вдоль спины и хвоста (рис. 630). Один вид.

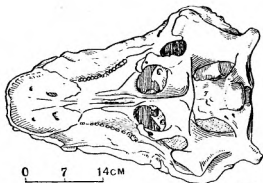
Palaeoscincus Leidy, 1856. Тип рода — *P. costatus* Leidy, 1856; в. мел, США (Монтана). Череп более массивный, чем у *Talarurus*. Нижняя височная яма открытая. Туловищные ребра срастаются с поперечными отростками

позвонков. Панцирь состоит из поперечных рядов толстых многоугольных пластин, разделенных мозаикой мелких пластинок. По краям панциря развиты длинные, гладкие шипы (рис. 631). Четыре вида. В. мел С. Америки.

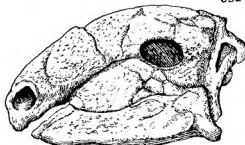


Рис. 631. *Palaeoscincus costatus* Leidy:

а — передняя часть скелета сбоку; (×1/30); б — череп сбоку. В. мел США (Huene, 1956)



632



633

Рис. 632. *Edmontonia rugosidens* Gilmore.

Череп снизу. В. мел С. Америки (Lapparent, Lavocat, 1955)

Рис. 633. *Panoplosaurus* Lambé.

Череп сбоку (уменьшено) В. мел Канады (Romer, 1956)

Scolosaurus Nopcsa, 1928. Тип рода — *S. cutleri* Nopcsa, 1928; в. мел (сенон), Канада (Альберта). Пять крестцовых позвонков. Лопатка длиннее плечевой кости. Плечо длиннее голени и в полтора раза короче бедра. Панцирь сегментированный, состоящий из толстых многоугольных пластин и гладких остроконечных шипов. Шея прикрыта двумя большими пластинками. Хвост несет два ряда шипов. Один вид.

Polacanthoides Nopcsa, 1929; н. мел Англии. *Hoplitosaurus* Lucas, 1902; *Silvisaurus* Eaton, 1961 — оба из н. мела С. Америки. *Edmontonia* Sternberg, 1928 (рис. 632); *Hierosaurus* Wieland, 1909; *Panoplosaurus* Lambé, 1919 (рис. 633); *Stegopelta* Williston, 1905 — все из в. мела С. Америки. *Anodontosaurus* Sternberg, 1929; *Loricosaurus* Huene, 1929 — оба из в. мела Ю. Америки. *Heishansaurus* Bohlin, 1953; *Peishansaurus* Bohlin, 1953; *Sauroplithes* Bohlin, 1953; *Stegosaurides* Bohlin, 1953 — в. мел Китая. *Pinacosaurus* Gilmore, 1933; в. мел Монголии. *Brachypodosaurus* Chakravati, 1934; *Lame-tosaurus* Matley, 1923 — оба из в. мела Индии.

СЕМЕЙСТВО SYRMOSAURIDAE MALEEV, 1952

Размеры до 4,5—5,0 м. Тело сильно уплощенное и широкое. Зубы значительно меньшего размера, чем у акантофилов и анкилозавров. Шейные позвонки короткие, спинные — длинные, с низкими телами, слегка уплощенными на концах. Подвздошные кости сильно расширены и утолщены позади вертлужной впадины. Крестцовых позвонков три. Конечности массивные, короткие. На конце хвоста «булава». Панцирь состоит из отдельных килеватых шипов, расположенных по поверхности шеи, туловища и хвоста. В. мел.

Syrmosaurus Maleev, 1952. Тип рода — *S. viminicaudus* Maleev, 1952; в. мел, Монголия (Байн-Дзак). Зубы с низкой листовидной коронкой, бороздчатые. Режущий край коронки разделен на 8—10 зубчиков. Позвонки длинные, амфицельные. Ребра не срастаются с поперечными отростками позвонков. Лопатка массивная, широкая. Коракоид короткий. Лобковые кости редуцированные. Стопа трехпалая. На конце хвоста расположены плашмя

ПОДОТРЯД CERATOPSIA. ЦЕРАТОПСЫ, ИЛИ РОГАТЫЕ ДИНОЗАВРЫ

Крупные четвероногие птицевзросые динозавры. Череп очень большой за счет разрастания теменных и чешуйчатых костей, образующих своеобразный «воротник» над шейей (рис. 635). Как правило, на дорзальной поверхности черепа имеются рога — от одного до пяти: срединный — на носовых костях и одна-две пары в заглазничной области. Передняя часть челюстей превращена в узкий клюв, образованный в верхней челюсти парными рогзальными костями (rostralia), а в нижней — предзубной (praedentale). Предглазничная впадина небольшая, нижняя височная впадина также становится маленькой у более высокоорганизованных цератопсов. Имеется верхнеглазничная кость. Скуловая кость разрастается назад и вниз, где обычно развивается дополнительная надскуловая кость (epijugale). Нижняя челюсть с хорошо развитым венечным отростком. Коронки зубов с гребнистыми краями и сильно развитым срединным жилем. Зубы, аналогично орнитоподам, расположены вертикальными рядами по два — пять зубов в каждом. Число зубных рядов в каждой ветви челюсти от 15 у примитивных форм до 40 у высокоорганизованных. Позвонки платицельные (рис. 636). Шея короткая (семь — девять позвонков), передние шейные позвонки могут срастаться. Спинуных позвонков 12—14, крестцовых 6—11. Задняя ветвь лобковой кости у большинства рудиментарная (рис. 637). Фаланговая формула передней конечности: 2, 3, 4, 3, 2, задней 2, 3, 4, 5, 0 (рис. 638). Сухопутные растительоядные. В мел. Три семейства (рис. 639).

СЕМЕЙСТВО PROTCERATOPSIDAE GRANGER ET GREGORY, 1923

Примитивные мелкие цератопсы. Череп безрогий, но на носовых костях имеется широковатость, указывающая на наличие зачаточного рога. Предглазничная впадина сравнительно большая. Носовые кости относительно малы; предлобные кости не соединяются по средней линии и принимают участие в образовании глазницы. Заглазнично-височная область узкая, глазницы и височные впадины большие. «Воротник» короткий и имеет высокий срединный гребень. Нижняя челюсть короткая и высокая. Предчелюстная кость бывает с зубами. Зубных рядов 15—17, по два

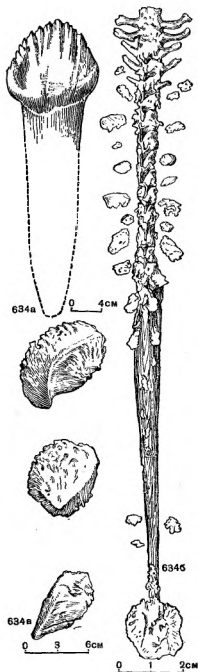


Рис. 634. *Syrmosaurus oimnicaudus* Maleev:

а — зуб с внутренней стороны; б — хвостовой отдел позвоночника; в — шипы панциря сверху. В. мел Монголии (Maleev, 1956)

особые ножевидные шипы, образующие ударную «секиру» (рис. 634). Несколько видов. В. мел Монголии.

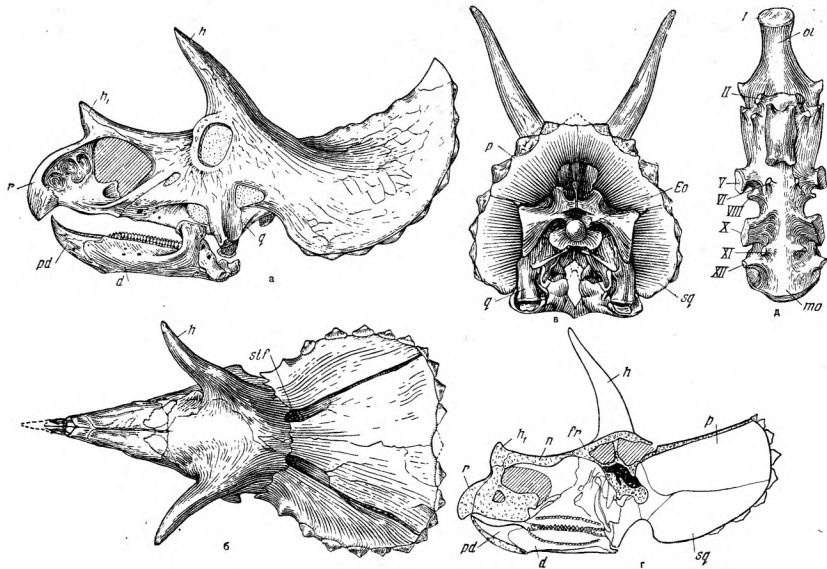


Рис. 635. Череп рогатого динозавра (*Triceratops* Marsh):

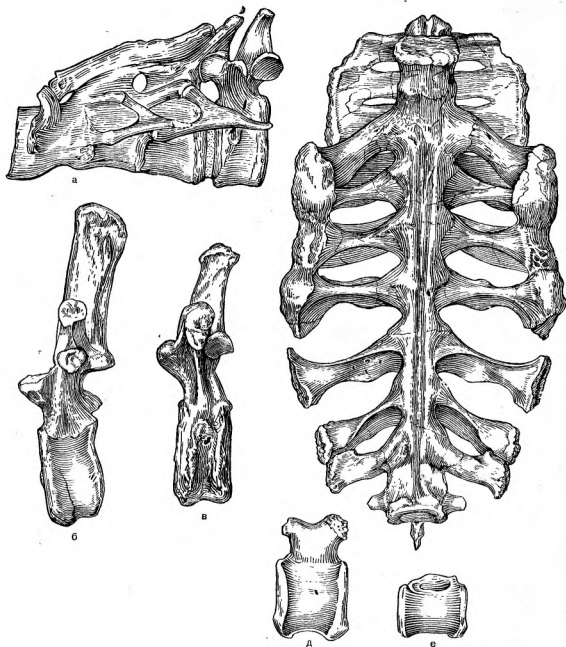


Рис. 636. Позвонки рогатого динозавра (*Triceratops prorsus* Marsh):
а — передние шейные; б — передний спинной; в — задний спинной; г — крестец снизу;
д, е — задние хвостовые (Hatcher, Marsh, Lull, 1907)

(три?) зуба в каждом. Зубы с неразделенным корнем. Первые шейные позвонки могут частично срастаться. Крестцовых позвонков шесть — восемь, их невральные отростки высокие и не срастающиеся друг с другом. Крестец длинный, узкий, слабо изогнутый. Средние

хвостовые позвонки со сравнительно высокими невральными отростками. Имеются, маленькие ключицы. Задняя лопасть подвздошной кости относительно короткая и широкая. Передний отросток лобковой кости короткий, задний — слабо редуцирован. Седялищная

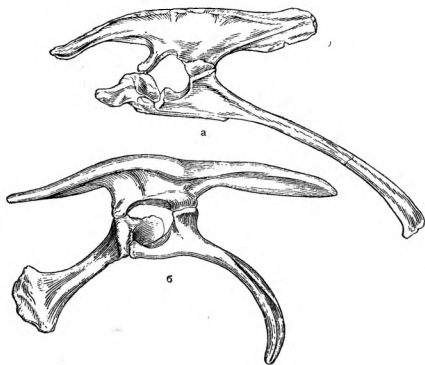


Рис. 637. Тазовые пояса рогатых динозавров:
а — *Protoceratops andrewsi* Granger et Gregory; б — *Triceratops Habelatus* Marsh (а — Brown, Schlaikjer, 1940; б — Hatcher, Marsh, Lull, 1907)

кость длинная и довольно прямая. Передние конечности маленькие, кисть намного короче стопы. Бедренная кость с хорошо развитым четвертым трохантером и короче большой берцовой. В. мел.

Protoceratops Granger et Gregory, 1923. Тип рода — *P. andrewsi* Granger et Gregory, 1923; в. мел (свита джалохта), Монголия и С. Китай. Череп умеренно высокий. Носовые кости дугообразно изогнуты, образуя зачаточный рог. «Воротник» имеет форму треугольника, очень широкий, с «окнами». Квадратная и боковая затылочные кости не соединяются. Зубная кость с искривленным вентральным краем. В челюстной и зубной костях по 14—15 зубных рядов. Предчелюстная кость с двумя зубными рядами. Шейные позвонки срастаются частично, второй и третий — лишь у основания. Позвонки среднего отдела хвоста с весьма длинными невральными отростками. Передние конечности тонкие, кисть гораздо меньше и короче стопы (рис. 640). Один вид.

Leptoceratops Brown, 1914. Тип рода — *L. gracilis* Brown, 1914; в. мел (свита эдмон-

тон), Канада (Альберта). Череп короткий и очень высокий, особенно в затылочной части. Признаков наличия носового рога нет. Височно-затылочная область небольшая, «воротник» без «око», сравнительно узкий, прямоугольного очертания. Боковая затылочная кость длинная, соединяющаяся с квадратной. Зубная кость короткая и массивная. Предчелюстная кость без зубов, челюстная и зубная несут по 17 или более зубных рядов. Три первых шейных позвонка полностью сливаются между собой. Конечные фаланги удлинненные и острые (рис. 641). Один вид.

Montanoceratops Sternberg, 1951; в. мел (свита сан-мэри) США (Монтана); близок к *Protoceratops*, с небольшим носовым рогом. *Microceratops* Bohlin, 1953; в. мел Китая; близок к *Leptoceratops*. *Notoceratops* Tarja, 1919; в. мел Ю. Америки; известен только по нижней челюсти.

СЕМЕЙСТВО CERATOPSIDAE MARSH, 1888

Крупные (до 6 м длиной и 2,5 м высотой) цератопсы. Череп с хорошо развитыми рогами и большим «воротником». Предглазничная

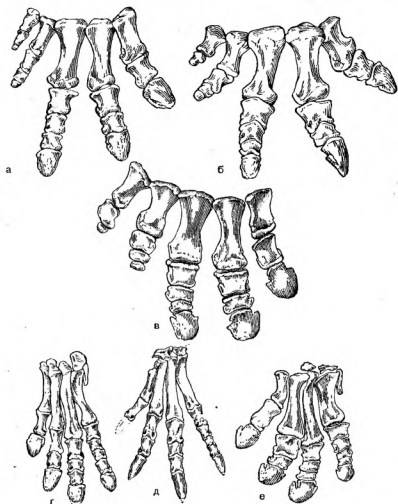


Рис. 638. Конечности рогатых динозавров:
а — в — кисти; г — е — стопы; а, г — *Protoceratops andrewsi* Granger et Gregory; б, д — *Leptoceratops gracilis* Brown; в, е — *Monoclonius nasuticornis* Brown (Brown, Schlaikjer, 1940)

впадина исчезающая. Глазница и нижняя височная впадина небольшие. Предлобные кости соединяются по средней линии и не участвуют в образовании глазницы. Лобные кости образуют вторичную крышу черепа, с внутренней полостью, в которую ведет ложнотеменистое отверстие. Предчелюстная кость без зубов, нижняя челюсть сравнительно длинная. Число зубных рядов до 40 в каждой ветви челюсти, по три—пять зубов в одном вертикальном ряду. Зубы с разделенным корнем. Первые шейные позвонки срастаются полностью. Крестцовых позвонков обычно 10, хвостовых — около 50. Невральные отростки средних хвостовых позвонков недлинные. Ключиц нет. Верхний край подвздошной кости отогнут горизонтально; задняя лопасть относительно

узкая и длинная. Передний отросток лобковой кости довольно большой, задний — сильно редуцирован. Седалищная кость обычно искривленная и умеренной длины. Четвертый трохантер бедра редуцирован; бедренная кость длиннее большой берцовой. Конечные фаланги кисти и стопы копытовидные. В. мел. Два подсемейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО MONOCLONINAE HUENE, 1956

Цератопсы с относительно коротким «воротником» и, как правило, с небольшими отверстиями в нем или даже совсем без них. Носовой рог может быть длиннее лобных. В. мел.

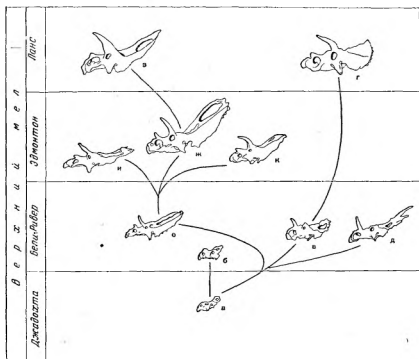


Рис. 639. Схема филогенеза рогатых динозавров:

а — *Protoceratops*; б — *Leptoceratops*; в — *Monoclonius*; г — *Triceratops*; д — *Styrosaurus*; е — *Chasmosaurus*; ж — *Pentaceratops*; з — *Torosaurus*; и — *Anchiceratops*; к — *Arrhinoceratops* (Lull, 1933)

Brachyceratops Gilmore, 1914. Тип рода — *B. montanensis* Gilmore, 1914; в. мел (свита ту-медисин) США (Монтана). Сходен, с одной стороны, с *Leptoceratops* (из подсем. *Protoceratopsinae*), с другой — с *Monoclonius*. Небольшой цератопс (длиной около 3 м). Череп относительно короткий и высокий. Лобные рога очень маленькие, носовой — хорошо развит. «Окна» в «воротнике» небольшие. В челюстной кости 20 зубных рядов. Шейных позвонков семь — девять, спинных 12—14, крестцовых шесть — семь, хвостовых — 50. К крестцу дополнительно прирастают два передних хвостовых позвонка. Большая берцовая кость лишь немного короче бедренной (рис. 642). Один — два вида. В. мел США (Монтана) и Канады (Альберта).

Monoclonius Cope, 1876 (= *Centrosaurus* Lambe, 1902). Тип рода — *Monoclonius crassus* Cope, 1876; в. мел (свита юдифь-ривер) США (Монтана). Носовой рог длинный, лобные — зачаточные. «Воротник» седловидный и относительно короткий, но с довольно большими «окнами». В верхней челюсти около 35 зубных рядов (рис. 643). Несколько ви-

дов В. мел (свита юдифь-ривер и белли-ривер) С. Америки и (серия дифунта) Мексики.

Styrosaurus Lambe, 1913. Тип рода — *S. albertensis* Lambe, 1913; в. мел (свита белли-ривер), Канада (Альберта). Близок к *Monoclonius*, но «воротник» несет по краям три пары больших и три пары малых шипов. Посткраниальный скелет неизвестен (рис. 644). Два вида. В. мел Канады (Альберта) и США (Монтана).

Eoceratops Lambe, 1915. Тип рода — *Monoclonius canadensis* Lambe, 1902; в. мел (свита белли-ривер), Канада (Альберта). Сходен с *Triceratops*. Известен по неполному черепу. Среднего размера цератопс с черепом длиной около 1 м. Носовой рог короткий, лобные — умеренной длины. «Воротник» немного больше половины длины головы, «окна» длинные. В нижней челюсти 25 зубных рядов. Один вид.

Triceratops Marsh, 1889 (= *Diceratops* Lull, 1905; = ? *Agathaumas* Cope, 1872; = ? *Polygonax* Cope, 1874). Тип рода — *Ceratops horridus* Marsh, 1889; в. мел (свита ланс), США (Вайоминг). Крупные цератопсы с

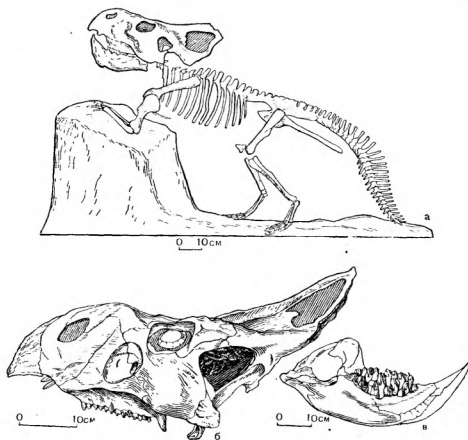


Рис. 640. *Protoceratops andrewsi* Granger et Gregory:

а — скелет; б — череп; в — нижняя челюсть. В. мел. Монголии (а — Lull, 1933, б, в — Brown, Schlaikjer, 1940)



Рис. 641. *Leptoceratops gracilis* Brown.

Череп сбоку. В. мел (свита эдмонтов) С. Америки (Sternberg, 1961)

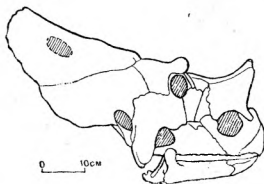


Рис. 642. *Brachyceratops montanensis* Gilmore.

Череп сбоку. В. мел С. Америки (Lambe, 1915)

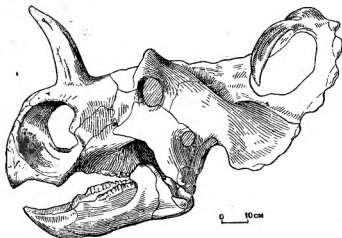


Рис. 643. *Monoclonius flexus* Brown.
Череп сбоку. В. мел (свита белли-ривер) С. Америки
(Lull, 1933)



Рис. 644. *Styracosaurus albertensis* Lambe.
Череп сбоку. В. мел (свита белли-ривер) С. Америки
(Lull, 1933)

черепом длиной около 3 м. Носовой рог короткий, лобные — длинные. «Воротник» относительно короткий, с очень маленькими «окнами» или совсем без них. Число зубных рядов в челюстях от 28 до 38 (рис. 635—637, 645, 646). Около 10 видов. В. мел (свиты эдмонтон и ланс) С. Америки. Сомнительные виды установлены из слоев денвер Колорадо и свиты ланс Монтаны.

ПОДСЕМЕЙСТВО CERATOPSINAE HUENE, 1956

Цератопсы с длинным «воротником» и обычно с большими отверстиями в нем. Носовой рог небольшой, всегда короче лобных. У некоторых представителей развиваются боковые рога за счет разрастания скуловых и надскуловых костей. В. мел.

Chasmosaurus Lambe, 1914. Тип рода — *Monoclonius belli* Lambe, 1902; в. мел (свита

белли-ривер), Канада (Альберта). «Воротник» длинный и плоский, с большими «окнами» субтреугольной формы. Носовой рог небольшой, лобные — умеренного размера или длинные (рис. 647). Три вида. В. мел (свита белли-ривер) Канады (Альберта).

Ceratops Marsh, 1888. Тип рода — *C. montanus* Marsh, 1888; в. мел (свита юдифь-ривер), США (Монтана). Представлен очень неполным материалом (лобными рогами и затылочным мышечком). По-видимому, близок к *Chasmosaurus*. Один вид.

Anchiceratops Brown, 1914. Тип рода — *A. ornatus* Brown, 1914; в. мел (свита эдмонтон), Канада (Альберта). Сходен с *Pentaceratops* и *Arrhinoceratops*. «Воротник» длинный, почти прямоугольный, с относительно небольшими «окнами». Лобные рога большие, носовой — маленький. Посткраниальный скелет неизвестен. Два вида. В. мел (свита эдмонтон) Канады (Альберта).

Arrhinoceratops Parks, 1925. Тип рода — *A. brachyops* Parks, 1925; в. мел (свита эдмонтон), Канада (Альберта). Сходен с *Chasmosaurus* и *Anchiceratops*. «Воротник» относительно большой, почти квадратный, с небольшими «окнами». Лобные рога большие, носовой — очень маленький. Надскуловая кость образует рогообразные выступы. Один вид.

Pentaceratops Osborn, 1923. Тип рода — *P. sternbergi* Osborn, 1923; в. мел (свита фруйтленд), США (Нью-Мехико). Занимает промежуточное положение между *Chasmosaurus* и *Torosaurus*. «Воротник» очень большой, с длинными, узкими «окнами». Носовой рог небольшой, лобные рога длинные. Имеются два боковых рога, представляющих выросты надскуловой кости (рис. 648). Два вида. В. мел (свиты фруйтленд и киртленд) США (Нью-Мехико).

Torosaurus Marsh, 1891. Тип рода — *T. latus* Marsh, 1891; в. мел (свита ланс), США (Ваюминг). Крупный цератопс с длинным «воротником», но относительно небольшими и округлыми «окнами». Носовой рог маленький, лобные — очень мощные. Надскуловая кость не развита. Посткраниальный скелет неизвестен (рис. 649). Два вида. В. мел (свита ланс) США (Ваюминг).

CERATOPSIDAE INCERTAE SEDIS

Manospondylus Cope, 1892; *Sterrhophilus* Marsh, 1891 — оба из в. мела С. Америки.

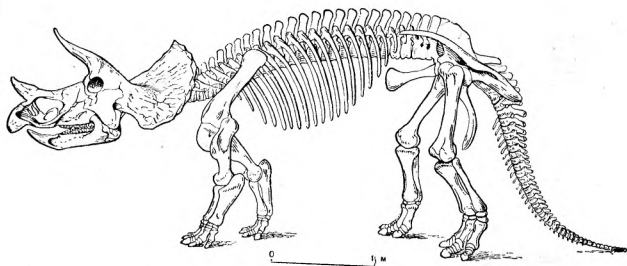


Рис. 645. *Triceratops prorsus* Marsh.
Скелет. В. мел (спина лане) С. Америки (Hatcher, Marsh, Lull, 1907)

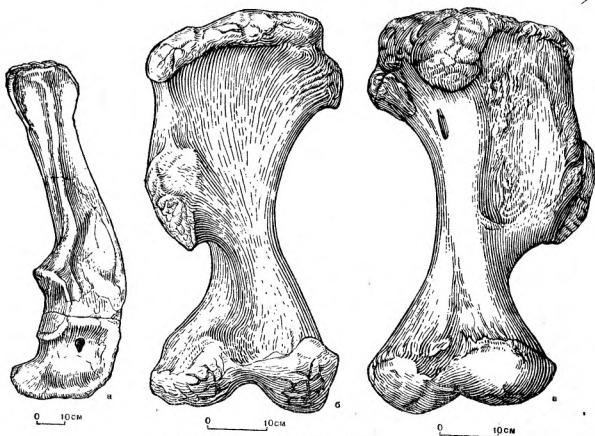


Рис. 646. *Triceratops prorsus* Marsh.
а — плечевой пояс; б — плечевая кость спереди; в — плечевая кость сбоку. В. мел (спина лане) С. Америки (Hatcher, Marsh, Lull, 1907)

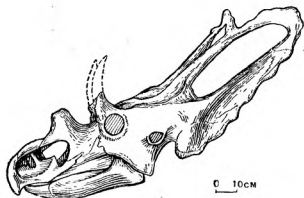


Рис. 647. *Chasmosaurus belli* Lambe.
Череп сбоку. В. мел (свита белли-ривер) С. Америки
(Lambe, 1914)

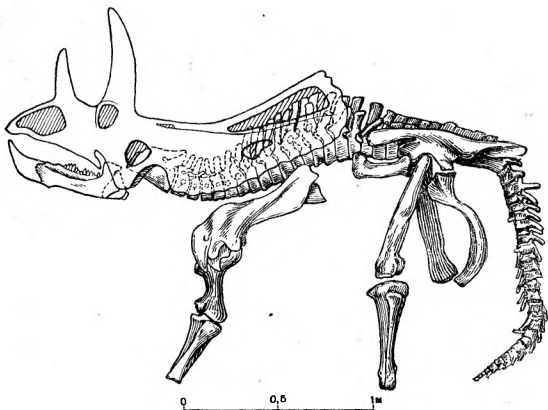


Рис. 648. *Pentaceratops fenestratus* Wiman.
Скелет. В. мел (свита кирганд) С. Америки (Lull, 1933)

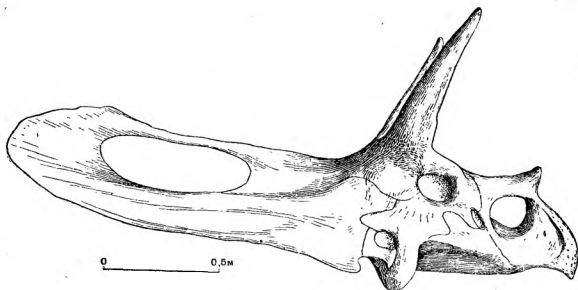


Рис. 649. *Torosaurus gladius* Marsh.

Череп сбоку. В. мел (свита ланс) С. Америки (Lull, 1933)

СЕМЕЙСТВО PACHYRHINOSAURIDAE STERNBERG, 1950

Череп слабо суженный впереди, почти прямоугольный, а не треугольный, как у других рогатых динозавров. Рогов нет, но дорзальная поверхность черепа над клювом и глазами резко утолщена. Предглазничная впадина отсутствует. Глазницы маленькие, низко расположенные. «Воротник» короткий и тонкий.

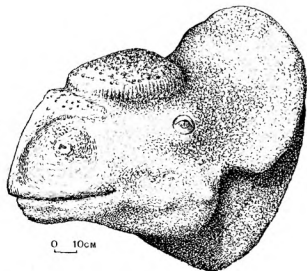


Рис. 650. *Pachyrhinosaurus canadensis* Sternberg.

Реконструкция головы. В. мел (свита эдмонтон) С. Америки (Sternberg, 1950)

Нижняя челюсть короткая и массивная. Зубы низкие и массивные, с частично разветвленным корнем. В. мел.

Pachyrhinosaurus Sternberg, 1950. Тип рода — *P. canadensis* Sternberg, 1950; в. мел (свита эдмонтон), Канада (Альберта). Череп короткий и высокий (длиной более 1 м). Носовые кости разросшиеся, образующие вздутие, скульптурированное сверху (возможно, что в образовании этого утолщения участвуют также предлобные кости). На лобных костях между глазницами — глубокая яма. В нижней челюсти около 35 зубных рядов (рис. 650). Один вид.

INCERTAE UBORDINIS

СЕМЕЙСТВО PACHYCEPHALOSAURIDAE STERNBERG, 1945

Мелкие (длиной около 1 м) динозавры. Характеризуются чрезвычайно сильным утолщением крыши черепа; лобные и теменные кости резко утолщены и образуют куполообразное вздутие. На черепе имеются мелкие костные шипы. Носовые отверстия маленькие, расположены на самом конце рыла. Верхние височные впадины очень маленькие. Затылочная поверхность черепа нависает над мышелком, квадратная кость сильно наклонена вперед и челюстное сочленение расположено под глаз-

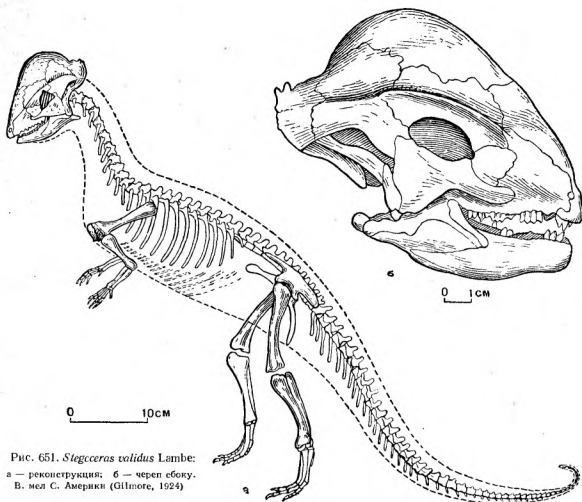


Рис. 651. *Stegoceras validus* Lambe:

а — реконструкция; б — череп сбоку.

В. мел С. Америки (Gilmore, 1924)

нищей. Предчелюстная кость с зубами не отделяет челюстную от ноздрей. Нижняя челюсть короткая. Зубы мелкие, не сливающиеся между собой, расположенные в один ряд; по строению коронки, имеющие треугольный профиль и рассеченной несколькими продольными бороздами, они сходны с зубами стегозавров (*Stegosauria*). Посткраниальный скелет легко построен. Шейные позвонки такой же формы, как у типичных орнитопод, а спинные

и хвостовые — как у примитивных рогатых динозавров. Лопатка длинная и узкая. По строению таза также сходны с рогатыми динозаврами. Передние конечности пятипалые, задние — четырехпалые. Бедро приблизительно равно голени. В. мел.

Stegoceras Lambe, 1918 (рис. 651) и *Pachycephalosaurus* Brown et Schläkjer, 1943 — оба из в. мела (свиты белли-ривер и юдифь-ривер) С. Америки.

НАДОТРЯД PTEROSAURIA. ЛЕТАЮЩИЕ ЯЩЕРЫ

История изучения

Впервые один из юрских птеродактей был описан в 1784 г. Коллини (Collini, 1874), отнесшим его к морским животным неизвестной природы. Кювье (Cuvier, 1801) установил принадлежность птеродактей к пресмыкающимся, среди которых он выделил новую

группу — летающих ящеров. Однако еще Blumenbach (Blumenbach, 1807) относил птеродактей к водяным птицам, а Земмеринг (Seemering, 1810) и некоторые другие — к летучим мышам. Ватлер (Wagler, 1830) и Агассиц (Agassiz, 1836) сближали птерозавров с ихтиозаврами и плезиозаврами.

Почти все известные до настоящего времени птерозавры описаны из мезозойских отложений С. Америки и З. Европы. По американским летающим ящерам наиболее обстоятельные работы дали Коп, Марш, Виллстон, Итон, а европейские формы особенно детально изучили Мейер, Оуэн, Вагнер, Квенштедт, Фраас, Сили, Принингер, Нолча, Бройли, Артабер.

В СССР до сего времени сделано лишь несколько находок остатков птерозавров, частью описанных Боголюбовым (1914) и Рябинным (1948).

Общая характеристика и морфология

Птерозавры — весьма специализированные высшие пресмыкающиеся. Вся их организация приспособлена к полету, в связи с чем они обнаруживают значительную конвергенцию с птицами. Размеры тела очень разнообразны: одни были не крупнее воробья, другие — с размахом крыльев более 7 м. Величина крупных птерозавров, по-видимому, предельная для летающих позвоночных.

Характерная особенность скелета птерозавров — его высокая прочность и легкость, что достигалось конструктивным совершенством строения и связей костей, а также их пневматичностью. В отличие от прочих пресмыкающихся, птерозавры лишены губчатой костной ткани. Плотное костное вещество неравномерной толщины и весьма компактное. Трубоччатые кости полые, лишенные мозга. Внутри крупных черепных костей и близ диафизов трубчатых костей располагаются тонкие костные перекладины, играющие роль внутренних опорных балочек, что при сохранении легкости этих костей повышает их прочность.

Череп причленялся к осевому скелету под прямым углом. Швы большинства покровных костей черепа во взрослом состоянии исчезали. Верхние височные впадины маленькие, боковые (или нижние) вытянуты сверху вниз. Глазницы очень большие, со склеротикальными кольцами. Предглазничные отверстия часто сливаются с сильно отодвинутыми назад носовыми. Теменные кости небольшие, пинеальное отверстие отсутствует. Квадратные кости длинные и узкие, обычно наклонены вперед, так что челюстное сочленение располагается под орбитами. Предглазничная часть черепа сильно вытянута и обычно заострена в виде клюва, образованного увеличенными предчелюстными и зубными костями. У беззубых форм клюв был одет роговым чехлом, который мог присутствовать и в случае неполной редукции зубов. Задние отростки предчелюстных костей разрастались назад между

носовыми и достигали лобных костей. Хоаны расположены между небными костями и сошниками. Базиптеригиальные отростки хорошо развиты, птеригиальных флангов нет, между крыловидными и наружными крыловидными костями — большие небные отверстия. Нижняя челюсть состояла обычно из четырех костей (зубной, угловой, надугловой и сочленованной), обе ее ветви прочно соединялись друг с другом симфизом. У птеранодона череп отличался наличием особого затылочного выроста, образованного теменными костями; этот вырост далеко простирался назад и служил как бы противовесом длинному клюву. У других птерозавров, как, например, у *Ornithodesmus*, череп был исключительно ажурный и легкий: далеко вытянутые вперед элементы лицевой части представляли собой систему соединенных между собой тонких балок, образующих прочную ферму наподобие велосипедной рамы.

Зубы у птерозавров хватательные и имеют простую коническую форму; они всегда заострены, часто весьма длинны и тонки, располагаясь в один ряд на разных расстояниях друг от друга. Зубы рамфоринхов характерны своим наклоном вперед, так что передние, более крупные зубы несколько выступали за передний край челюстей. У меловых птеродактилей зубы редуцировались и замещались роговым клювом.

Предкрестцовые позвонки прочные, хвостовые — амфицельные. Шейный отдел позвоночника (семь — девять позвонков) удлиненный. Тип сочленения шейных позвонков и редукция шейных ребер обеспечивали большую подвижность шен. Туловищный отдел состоял из 12—16 позвонков, но был весьма укорочен и почти лишен подвижности — позвонки этого отдела у меловых птеродактилей нередко связывались сверху непарной накладной костью — нотариумом. Крестцовых позвонков 4—10. Хвост у одних птерозавров был весьма длинным (рамфоринхи), а у других, наоборот, укороченным (птеродактили). В нем насчитывается от 10 до 40 позвонков. Длинный хвост рамфоринхов характеризовался значительным развитием сухожилий, которые при частичном обездвижении делали тело механически «жестким» и упругим. Тела позвонков имели полости, в которые вели боковые отверстия. В большей части предкрестцовой области ребра были двухголовчатыми, а около крестца — одноголовчатыми; окостеневали, по-видимому, не только позвоночные, но и грудничные отделы ребер. Имелись небольшие брюшные ребра. Грудина очень мощная, расширенная в виде щита, с медиальным передним выро-

стом и более или менее значительным срединным килем.

Плечевой пояс представлен только лопатками и коракоидами. Те и другие почти равной величины, длинные и узкие. У меловых птеродактилей дистальные концы лопаток соединяются с нотариумом. Коракоиды прямые, без отверстий. Отсутствие ключиц и межключицы компенсировалось, очевидно, расширением грудной. Плечевые кости крупные, расширенные проксимально, с развитыми дельтовидными отростками, к которым прикреплялись мощные грудные мышцы. Лучевая и локтевая кости имеют почти одинаковую длину, всегда длиннее плечевой кости. Косточки запястья, числом от трех до пяти, образуют два ряда, между которыми находится межзапястное (интеркарпальное) сочленение. Кости проксимального ряда обычно срастаются, к переднему краю этой комплексной кости примыкают одна — две дополнительные (сесамовидные) косточки; направляясь назад, они образуют тонкую костную шпору для укрепления кожной перепонки (пропатагиума) на наружной стороне конечности, между плечом и предплюснем. Метакарпальные кости I, II и III пальцев очень тонкие. Они тесно соединяются друг с другом и примыкают к равной им по длине, но очень мощной метакарпальной кости IV (летательного) пальца. Фаланговая формула передней конечности: 2, 3, 4, 4. Первые три пальца нормальной величины и вооружены когтями. Фаланги IV пальца исключительно удлинены (особенно первые две) и образуют костную опору переднего края крыла. V палец утрачен.

Подвздошные кости сильно вытянуты и тесно соединяются с крестцом. Параллельно подвздошным костям располагаются более широкие, сращенные седалищные и лобковые кости, граница между которыми слабо различима. Имеются предлобковые кости, образующие вентральный симфиз. У одних птерозавров предлобковые кости значительно расширяются в дистальном направлении, у других они узкие, лентовидные. Вертлужная впадина не прободена отверстием. Часть таза, находящаяся впереди этой впадины, длиннее его задней части. Бедренные кости тоньше плечевых. Самая крупная кость задней ноги — большая берцовая, малая берцовая — рудиментарная или отсутствует. Проксимальные кости предплюсны (таранная и пяточная) у многих форм срастались с большой берцовой, и голеностопное сочленение было замещено интертарзальным, расположенным между косточками стопы. В дистальном ряду стопы две косточки. Первые четыре пальца и их метатарзальные кости равной величины. V палец обычно короче,

и его метатарзальная кость имеет вид небольшого шпешка. Формула фаланг: 2 (1), 3 (2), 4, 5, 3 (0); когтевые фаланги первых двух пальцев могут отсутствовать, а V палец всегда лишен когтя. У рамфоринхов этот палец был отставлен в сторону и поддерживал перепонку между задними ногами и хвостом (уропатагиум). У короткохвостых птеродактилей V палец редуцировался.

На основании отпечатков, сохранившихся очертания тела птерозавров, можно составить представление и об их внешнем облике. Характернейшей особенностью является наличие летательной перепонки. Как и у рукокрылых, она представляет собой кожную складку, разрастающуюся от тела. Эта перепонка (крыловая, или плагиопатагиум) наиболее сильно была развита между боками тела и передними конечностями с их удлиненными четвертыми пальцами. Кроме того, имелись еще дополнительные плечевая (пропатагиум) и хвостовая, иначе — межбедренная (уропатагиум), перепонки. Последняя у короткохвостых птерозавров оставалась в виде небольшой полосы, окаймлявшей с внутренней стороны бедро, или вовсе исчезала. У рамфоринхов на конце длинного хвоста находился непарный кожный лоскут («балахир») треугольной или ромбической формы. Крылья у одних видов были широкими (у большинства птеродактилей), а у других — узкими, заостренными (у рамфоринхий). В покое, при подгибании крыльев, перепонки собирались в складки. На отпечатках кожи птерозавров удалось обнаружить определенно ориентированные в летательной перепонке сплетения эластических волокон, которые, вероятно, способствовали натяжению перепонки в полете и собиранию ее в складки в покое (Broili, 1925). Расположение волокон соответствует направлению сил натяжения, которые должны были возникать при расправлении крыла. У рамфоринхов имелись еще перепонки между пальцами ног. Они могли служить для увеличения общей поддерживающей поверхности тела в полете и как ласты при плавании. Тело птерозавров было лишено чешуй, но зато, по-видимому, покрыто волосовидными образованиями, которые могли образовывать даже густой мех. Следы «волос» обнаружены у некоторых видов на спине, шее и перепонке (Broili, 1938).

По слепкам мозговой полости черепа удалось изучить общее строение головного мозга летающих ящеров (Edinger, 1927). Он напоминает мозг птиц: полушария переднего мозга были крупными, с короткими, конусовидными обонятельными долями; зрительные доли большие. Мозжечок по размерам уступал птичьему,

что свидетельствует о меньшем совершенстве локомотий птерозавров. Относительно большие размеры мозга птерозавров объясняются прежде всего сильным развитием органов зрения — важнейшего средства ориентации в полете. Обоняние у птерозавров, как и у птиц, было развито слабо.

Летающим ящерам было свойственно весьма энергичное дыхание, о чем свидетельствуют их увеличенные ноздри и хоаны. В полете грудная клетка у птерозавров, вероятно, как и у птиц, была неподвижной, и большую роль в дыхании могла играть система связанных с легкими воздушных мешков. Эти мешки, вероятно, давали выросты в полости трубчатых костей и в тела позвонков; они-то и обуславливали пневматичность этих костей.

Усиленное дыхание, вероятно, было связано с прогрессивным развитием кровеносной системы. Возможно, у летающих ящеров уже имелось полное разделение артериального и венозного токов крови и была достигнута теплокровность.

Принципы систематики

Филлогенетическая систематика птерозавров основывается прежде всего на признаках, которые характеризуют степень приспособления к полету. Важнейшие из этих признаков: конструкция крыла, в частности, относительное развитие его скелетных элементов, длина хвоста, характер соединения лопатки с коракоидом и с позвоночником, форма предлобковых костей, степень редукции малых берцовых костей и пятых пальцев ног. Существенными считаются и некоторые особенности строения черепа.

Историческое развитие

Птерозавры появились в самом начале юры или даже в конце триаса. Остатки древнейших рамфоринхов найдены в нижелейасовых отложениях Ю. Англии. В позднем лейасе эти птерозавры были представлены уже несколькими родами, известными из Англии и Германии. В средней и поздней юре они были довольно широко распространены в Европе. Позднеюрские рамфоринхи обнаружены также в В. Африке (свита тендагуру). В СССР вероятные остатки верхнеюрских рамфоринхов найдены в Казахстане (Актюбинская и Южно-Казахстанская обл.).

К концу юрского периода рамфоринхи постепенно исчезают и уступают место более прогрессивной группе — птеродактилям, которые к тому времени обитали уже в З. Европе и

В. Африке. Расцвет птеродактилей приходится на меловой период, в течение которого они широко расселились. В СССР птеродактили известны из верхнего мела Поволжья.

Многочисленные находки птеродактилей были сделаны в нижнем мелу и верхней юре С. Америки (Вайоминг). В нижнемеловых отложениях Ю. Америки (Бразилия) найдены очень фрагментарные остатки птерозавров. В С. Америке летающие ящеры особенно многочисленны в конце позднего мела; среди них появляются и гигантские формы — птероподоны, обитавшие также в Европе, в частности на территории СССР. В конце мела птерозавры вымирают.

Предками летающих ящеров были мелкие псевдозухии; из них особого внимания заслуживает сем. *Scleromochlidae* из низов верхнего триаса Шотландии (Hueene, 1914, 1956). У *Scleromochlus* предплечье и голень уже были удлинены, что характерно и для птерозавров. В связи с приспособлением к двуголому хождению подвздошные кости у *Scleromochlus* были вытянуты вдоль крестца. Способность к бегу на задних ногах *Scleromochlus* сочетал с лазанием по деревьям. Это вызвало удлинение передних конечностей как органов хватания при передвижении по ветвям. Возможно, что *Scleromochlus* был способен к парашютированию с помощью разविшавшихся на боках и конечностях кожистых оторочек (патагумов), которые поддерживали животное в воздухе в моменты прыжков с вершин деревьев вниз и с ветки на ветку. К предкам птерозавров *Scleromochlus* был близок и числом предкрестцовых позвонков, которых у него насчитывалось 20—21 — примерно столько же, сколько их было у примитивных птерозавров, и меньше, чем у типичных псевдозухий.

У представителей наиболее древнего (нижний лейас) и примитивного рода птерозавров — *Dimorphodon* — череп своей относительно короткой лицевой частью, вертикальным положением квадратной кости и строением неба еще очень напоминает череп псевдозухий. Хвост у *Dimorphodon* был сравнительно длинный, как и у псевдозухий. Относящиеся к сем. *Dimorphodontidae* более поздние роды характеризуются более вытянутым черепом с увеличенными глазами и отодвинутыми вперед сочленениями с нижней челюстью. У настоящих рамфоринхов (сем. *Rhamphorhynchidae*) крылья удлиняются, а хвост несколько укорачивается. Особую группу составляют *Angulognathidae*, лишенные длинного хвоста. Эти формы могут рассматриваться как связующее звено между рамфоринхами и птеродактилями. У них сохранились такие типичные для рамфо-

рихов: признаки, как полное отделение носового отверстия от предорбитального, очень короткий метакарпальный отдел крыла, длинный, отступающий в сторону V палец задней ноги. В то же время редукция хвоста и сходство с птеродактилями в строении таза и лап — целесообразным выделением таких птерозавров в особое семейство среди рамфоринхов. Утрата у представителей этого семейства длинного хвоста в известной степени компенсировалась удлинением крыльев, что должно было увеличить маневренность полета. У птеродактилей утрата длинного хвоста, служившего рамфоринхам в полете стабилизатором и рулем, компенсировалась увеличением подвижности крыла (детальный палец стал сгибаться). В результате полет стал более совершенным. Стали возможным сложные повороты в воздухе, облегчился взлет и посадка. У крупных птеродактилей позднего мела произошло укрепление опоры крыла за счет прочного соединения элементов плечевого пояса и присоединения дистальных концов лопаток к лопатке.

Совершенствование летательных приспособлений и общий подъем уровня организации мезозойских птерозавров приводят их к расцвету, о чем свидетельствуют широкое распространение птеродактилей и появление среди них большого разнообразия форм. Однако в соевновании за господство в воздухе птерозавры не выдержали соперничества со своими более прогрессивными противниками — птицами — и в конце мелового периода вымерли.

Экология и тафономия

По образу жизни птерозавры были в большей степени «воздушными» животными, чем птицы, так как вся их активная деятельность связывалась с полетом. Их местобитания приурочивались в основном к побережьям морей, озер, лагун и дельт. Большинство летающих ящеров питалось рыбой, которую они добывали как на лету, так и опускаясь в воду. Виды, обладавшие горловыми мешками, могли действовать клювом как черпаком. Некоторые (*Belonochasma*), по-видимому, были планктонофагами. Ввиду сравнительно небольшого удельного веса тела (пневматичные кости, воздушные мешки) птерозавры не могли по-настоящему нырять. Однако на небольших глубинах птеранодоны, например, подобно пеликанам, были способны охотиться на стайную мелкую рыбу, вылавливать мальков и плавающих беспозвоночных, а также выбирать из ила и среди водорослей различных придонных животных. Некоторые мелкие летаю-

щие ящеры были насекомоядными, особенно те, что, подобно *Anurognathus*, имели большой рот, но короткие челюсти (Huene, 1956). Виды, обладавшие короткими, утолщенными зубами (например, *Criohynchus*), возможно, питались моллюсками или даже иглокожими.

Размножались птерозавры должны были яйцами. Высказывалась мысль, что птеранодоны могли вскармливать своих детенышей полупереваренной пищей, находившейся у них в горловом мешке (Kripp, 1943). Детеныши могли выводиться в гнездах на деревьях или скалах.

Полет птерозавров по степени своего совершенства уступал полету большинства птиц. Нерасчлененность крыльев и отсутствие жестких опор на всем протяжении летательных перепон, за исключением их переднего края, ограничивали возможность изменения площади и очертаний несущих плоскостей (крыльев), что весьма затрудняло маневрирование полетом. Сам полет был плавным и бесшумным благодаря эластичности летательных перепон.

Рамфоринхи имели длинные, узкие и заостренные крылья с несколько изогнутыми передними краями. Способность их к складыванию была ограничена, и управление полетом осуществлялось главным образом длинным хвостом с рулевой лопастью на конце (стабилизатор и одновременно руль высоты). Полет рамфоринхов отличался значительной быстротой с преобладанием парения. Изменение высоты достигалось у примитивных бологоловых представителей этой группы путем наклона головы, что приводило к перемещению центра тяжести тела и изменению наклона его продольной оси. Высота менялась и при поворотах в вертикальной плоскости рулевой лопасти хвоста. Эта лопасть использовалась, вероятно, также для торможения.

Крылья птеродактилей были шире и короче, чем у рамфоринхов, и в месте приращения IV пальца они сгибались. Крупные птеродактили летали по сравнению с рамфоринхами тяжелее и медленнее, совершая преимущественно гребные движения, но полет их отличался большей маневренностью. Повороты обеспечивались частичным изменением площади крыльев за счет некоторого их складывания.

Весьма своеобразными «летунами» являлись гигантские птеранодоны. Крыло птеранодона имело четыре сочленения. Шарнирный плечевой сустав обеспечивал взамах крылом сверху вниз и очень незначительные повороты в горизонтальной плоскости. В шарнирном локтевом суставе крыло направлялось вперед и вниз (сгибалось и разгибалось). Более сложное

записто-пястное сочленение допускает повороты крыла вверх и отведения назад с изменением угла атаки. Наконец, шарнирное сочленение в основании фаланг позволяло дистальной части крыла сгибаться и разгибаться под углом примерно в 80° в горизонтальной плоскости (Saint-Seine, 1955). При складывании крыльев в этом сочленении летательные пальцы откидываются назад. При размахе крыльев, достигавшем 7,5 м, вес тела птеранодонов составлял примерно 30 кг (Kjörp, 1943). Отношение квадрата размаха крыла к его площади у птеранодонов почти равнялось этому показателю у современных альбатросов, которым птеранодоны, очевидно, мало уступали в способности к длительному парению.

Птеранодоны обладали значительной маневренностью (Kjörp, 1948): они могли совершать быстрые повороты и были способны к пикирующему полету. В полете у них голова закидывалась назад так, что затылочный гребень (руль направления и отчасти стабилизатор) располагался позади центра тяжести. При пикировании голова выносилась вперед.

Несколько неясна механика взлета птерозавров. В тех случаях, когда они сидели на скалах или на высоких обрывах, полет мог начинаться с парашютирующего прыжка вниз. Взлету с земли и воды должен был предшествовать прыжок вверх. Во время покоя крылатые ящеры, по-видимому, подвешивались на когтях задних или передних конечностей, цепляясь за ветви или выступы скал.

Птеродактили имели возможность опускаться на землю и ходить по ней на задних ногах, опираясь основаниями кистей согнутых крыльев. В какой-то мере, вероятно, это было до-

ступно даже рамфоринхам с их длинными и негибавшимися крыльями.

Птерозавры могли также опускаться на воду и плавать. Рамфоринхам, а может быть, и другим крылатым ящерам, в этом могли содействовать пальцевые перепонки задних ног. Длинные крылья некоторых птерозавров при этом прижимались к бокам тела, а у птеродактилей, благодаря шарнирным суставам летательных пальцев, концы крыльев могли отгибаться назад, как, например, у плавающих крачек и чаек.

Остатки птерозавров встречаются главным образом в морских, лагунных и озерных отложениях. Кости летающих ящеров, несмотря на их хрупкость, обладали значительной твердостью. Остатки птерозавров представлены в основном разрозненными частями скелета, сопровождающимися в отдельных случаях отпечатками контуров тела и летательных перепонки.

Биологическое и геологическое значение

Своеобразное направление эволюции птерозавров и особенности их специализации делают изучение этих животных весьма интересным для познания путей и закономерностей филогенеза позвоночных. Особый интерес имеет исследование приспособлений крылатых ящеров, связанных с полетом.

Изучение птерозавров ценно и для стратиграфии, так как вертикальное распространение отдельных родов и даже семейств летающих ящеров сравнительно невелико, а также для палеогеографии, поскольку остатки птерозавров приурочены в основном к морским фациям.

ОТРЯД RHAMPHORHYNCHOIDEI. РАМФОРИНХИ

Череп относительно массивный. Предглазничные отверстия полностью отделены от носовых и глазниц. Теменные кости обычно не образуют гребня. Челюстные сочленения расположены сравнительно далеко позади и лишь в редких случаях находятся под глазницами. Зубы хорошо развиты, часто мощные и направленные вперед, обычно заметно уменьшаются по величине спереди назад. Шея (семь-восемь позвонков) относительно короткая, атлас и эпистрофей остаются самостоятельными; но шейный позвонок выделен в сторону, имеет две-три фаланги и Спинных позвонков 12—16, крестцовых три — лишь когтей. Юра. Три семейства.

пять; хвост обычно очень длинный, с окостеневшими сухожилиями. Имеются маленькие шейные ребра. Грудина крупная, спереди сужающаяся. Крылья длинные, узкие; летательные пальцы не складывались. Метакarpальные кости короткие, в длину меньше половины предплечья. В каждом крыле — по одному пропатагиальному окостенению. Задние конечности у большинства форм сравнительно короткие, слабые. Малые берцовые кости рудиментарны, но всегда заметны. У палеоноги развит и есть проатлас. Позвонки лишены экзпофизов, ставлен в сторону, имеет две-три фаланги и Спинных позвонков 12—16, крестцовых три — лишь когтей. Юра. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО DIMORPHODONTIDAE NOPCSA, 1923

Череп относительно высокий (высота содержится в длине не более 3 раз), его передний конец несколько закруглен. Предглазничные отверстия часто очень большие, равные глазницам, или даже большие. Челюстные сочленения — позади глазниц. Челюсти умеренно вытянуты. Ветви нижней челюсти соединены швом и не образуют направленного вперед непарного выступа. Зубы обычно направлены вертикально, а если несколько наклонены, то чаще внутрь. Длина их не более высоты нижней челюсти. На нижней челюсти зубы начинаются от переднего края или немного отступают от него. В крестце четыре позвонка. Предлобковые кости сильно расширены дистально и соединены длинным симфизом, латеральные края их прямые. Хвост длинный. Юра.

Dimorphodon Owen, 1858. Тип рода — *Pterodactylus macrionyx* Buckland, 1829; н. юра (н. лейас), Ю. Англия. Череп относительно очень большой (22 см в длину), высокий, с незначительно удлиненной лицевой частью, ажурно построенный. Крыша черепа дугообразно понижается к переднему краю. Мозговая коробка очень маленькая. Носовые отверстия несколько больше предглазничных; те и другие больше глазниц, имеющих форму треугольника, обращенного вершиной вниз. Нижние височные ямы несколько больше верхних. Задние отростки предчелюстных костей не достигают уровня переднего края глазниц. Квадратные кости расположены почти вертикально, и челюстные сочленения лежат далеко позади глазниц. Зубов много. Передние зубы крупные, несколько искривленные, сильно заостренные и сидят редко; задние зубы заметно мельче, в нижних челюстях они сидят очень тесно. Шея и туловище короткие. Шейные позвонки (семь) очень массивные и высокие, с низкими остистыми отростками. Туловищных позвонков 13, их тела короткие, с широкими и низкими остистыми отростками, хвостовых — более 30, из них передние короткие и с остистыми отростками, а последующие — без отростков и сильно удлинные. Грудина относительно слабая, заостренная сзади. Крылья сравнительно короткие. Плечевые кости сильно расширены на проксимальных концах. Предплечье длиннее плеча. Метакarpальные кости короче половины плечевой. Первые три фаланги летательного пальца возрастают по длине, четвертая короче третьей. Подвздошные кости образуют тонкие передние и задние отростки равной длины. Ноги длинные, сильные. Бедренные кости несколько длиннее плечевых. Кости голени в полтора раза длиннее бедренных.

Длина тела примерно 125 см. Самый примитивный птерозавр. По-видимому, питался разнообразной пищей (рис. 652). Один вид.

Campylognathoides Strand, 1928 (= *Campylognathus* Plieninger, 1894). Тип рода — *Campylognathus zitteli* Plieninger, 1894; н. юра (в. лейас), Германия (Гольмшаден). Череп удлиненный (8—13 см), с умеренно вытянутым и заостренным лицевым отделом, верх которого прямой, круто наклоненный вперед. Мозговая коробка относительно большая. Самыми крупными отверстиями черепа являются глазницы. Удлиненные носовые отверстия больше треугольных предглазничных. Верхние височные ямы крутые, нижние — эллиптические. Квадратные кости наклонены назад. Задние отростки предчелюстных костей заходят за уровень переднего края глазниц. Нижняя челюсть в передней трети слабо изогнута вниз. Зубы недлинные, расположены равномерно и постепенно уменьшаются спереди назад. В верхней челюсти зубы начинаются близ переднего конца, а в нижней — несколько отступая от него. Хвост очень длинный, с удлиненными позвонками, связанными остью суживающимися. Брюшные ребер шесть пар. Грудина расширенная, трапециевидная, с высоким и выдающимся вперед гребнем. Плечевые кости с угловатыми боковыми отростками. Предплечье длиннее плеча на $\frac{1}{5}$. Метакarpальные кости немного короче половины плеча. Из фаланг летательного пальца самая длинная вторая, первая превышает предплечье более чем вдвое. Большие берцовые кости немного длиннее бедренных. Длина тела могла достигать 0,5 м или несколько более (рис. 653). Один-два вида. Н. юра (в. лейас) Германия.

Scaphognathus Wagner, 1861 (= *Pachyrhamphus* Fitzinger, 1843; = *Brachyrachelus* Giebel, 1850). Тип рода — *Pterodactylus crassirostris* Goldfuss, 1830; в. юра (титон), Германия (Бавария). Череп удлиненный, невысокий, уплощенный в лицевом отделе (длина 11—12 см). Округлые глазницы являются самыми крупными отверстиями черепа. Удлиненные носовые отверстия меньше овальных предглазничных. Задние отростки предчелюстных костей не идут далее уровня переднего края глазниц. Нижние и верхние височные ямы примерно равной величины. Квадратные кости сильно наклонены вперед; челюстные сочленения располагаются у заднего края глазниц. Зубы в обеих челюстях крупные и разделяются большими промежуточками, за исключением передней части предчелюстных костей. Посткраниальный скелет известен не-



Рис. 652. *Dimorphodon macronyx* Owen.

Реконструкция ($\times 1/2$) Н. юра Англии (Arthaber, 1921)

полно. Плечевая кость с умеренно расширенными эпифизами. Предплечье почти вдвое длиннее плеча. Метакарпальная кость летательного пальца лишь в полтора раза толще остальных метакарпальных костей. Из фаланг летательного пальца самая длинная — первая, равная двум третям длины предплечья. Бедренная кость немного больше плечевой. Размах крыльев — около 70 см; по размерам тела этот птерозавр был с ворону (рис. 654). Два вида.

Parapsicephalus Arthaber, 1919. Тип рода — *Scaphognathus purdoni* Newton, 1888; н. юра (в. лейас), Ю. Англия (Йоркшир). Череп вытянутый, низкий, верх его слабовыпуклый. Предглазничные отверстия значительно больше треугольных глазниц. Носовые отверстия удлиненные. Острости предчелюстных костей доходят до уровня глазниц. Квадратные кости слабо наклонены вперед. Большие передние зубы разделены значительными промежутками. Известен только череп с хорошо со-

хранившимся отпечатком головного мозга с относительно крупными обонятельными долями. Один вид.

Rhamphocephalus Seeley, 1880 (= *Dolichorhamphus* Seeley, 1885): Тип рода — *Pterodactylus bucklandi* Meyer, 1832; ср. юра (бат), Ю. Англия (Стонсфилд). Череп удлиненный и высокий в лицевом отделе, сильно сжатый между глазницами. Передние зубы больше задних, сидящих в челюстях почти вертикально. Шея длинная, хвост относительно короткий. Летательный палец умеренной длины. Один-два вида. Ср. юра (бат) Англии.

СЕМЕЙСТВО RHAMPHORHYNCHIDAE SEELEY.

1870

Череп низкий (высота содержится в длине обычно более 3 раз), резко сужающийся к сильно заостренному переднему концу. Предглазничные отверстия небольшие, всегда меньше глазниц. Челюстные сочленения —

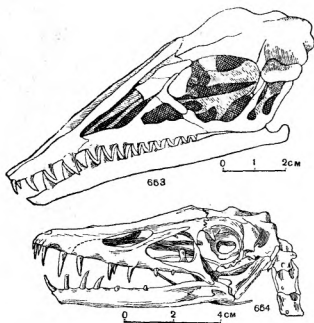


Рис. 653. *Campylognathoides zitteli* (Plieninger).

Череп сбоку. В. юра Германии (Nienpe, 1956)

Рис. 654. *Scaphognathus crassirostris* Goldfuss.

Череп сбоку. В. юра Германии (Saint-Seine, 1955)

под глазами. Челюсти сильно вытянуты. Ветви нижней челюсти в симфизе срастаются и образуют направленный вперед беззубый носевидный отросток. Передние зубы сильно наклонены вперед, очень острые и длинные; их длина превышает промежутки между зубами и высоту нижней челюсти. В крестце три—пять позвонков. Предлобковые кости обычно не образуют дистальных расширений, соединяются коротким симфизом; на латеральных сторонах имеются выступы. Хвост длинный. Юра.

Dorygnathus Wagner, 1860. Тип рода — *Ornithocephalus banthenensis* Theodori, 1830; в лйас, Германия. Череп относительно крупный (около 15 см в длину), с большими глазами, нижние края которых образуют углы. Носовые отверстия расположены выше уровня предглазничных. Нижние височные ямы крупнее верхних. Задние отростки предчелюстных костей заходят за уровень переднего края глазниц. Ветви нижних челюстей посредине слегка утончены и изогнуты. Самый передний зуб нижней челюсти направлен почти горизонтально вперед. Длина шейных позвонков почти вдвое превышает высоту их тел. В крестце три-четыре позвонка. Лопатки сравнительно широкие. Плечевые кости довольно

длинные. Метакarpальные кости вдвое короче плеча. Первая фаланга летательного пальца почти равна плечу, но короче четвертой. Передние отростки подвздошных костей длинные задних и направлены несколько вверх. Седлашные кости полукруглые, а предлобковые — с дистальными расширениями. Длина животного не превышала 0,5 м (рис. 655) Один вид.

Rhamphorhynchus Meyer, 1846. (= *Rhamphorhynchus* Meyer, 1846). Тип рода — *Pterodactylus longicaudus* Münster, 1839; в. юра (титон), Германия (Золтегген, Бавария). Череп относительно низкий, сильно вытянутый (длина от 3,5 до 20 см). Глазницы округлые, очень крупные. Височные ямы небольшие. Передние концы челюстей лишены зубов, но зубообразно заострены и выдаются вперед. Шейных позвонков семь, грудных 16, поясничных два, крестцовых четыре-пять, хвостовых — до 40 и больше. Грудина весьма крупная, четырехугольная, с хорошо развитым килем и длинным передним выростом. Плечевые кости сравнительно короткие, но мощные. Предплечье в полтора раза и более длиннее плеча, метакarpальные кости в полтора—два раза короче плеча и в 18—19 раз короче летательного пальца. Первые (наиболее длинные) фаланги летательного пальца в 2,5 раза длиннее плеча. Предлобные кости тонкие, без расширений, изогнутые под прямым углом. Бедренные кости заметно короче плечевых, а большие берцовые равны им или превосходят их по длине. Размеры тела достигали 40 см и более (рис. 656). Несколько видов. В. юра Германии и В. Африки.

Odonthorhynchus Stolley, 1936. Тип рода — *O. aculeatus* Stolley, 1936; в. юра (титон), Германия и Ю. Англия. Близок к *Rhamphorhynchus*, но меньших размеров. Четыре пары передних зубов нижней челюсти сильно выступают вперед. Один вид.

Условно к этому же семейству отнесены роды: *Doratorhynchus* Seeley, 1875; в. юра (титон) Ю. Англия. *Dermodactylus* Marsh, 1881; в. юра (свита моррисон) США.

СЕМЕСТВО ANUROGNATHIDAE KUHN, 1937

Череп очень высокий и короткий, спереди закругленный. Предглазничные отверстия меньше глазниц. Челюстные сочленения — позади глазниц. Челюсти короткие. Ветви нижней челюсти соединяются швом. Зубы конические и короткие, равные по высоте, начинаются от

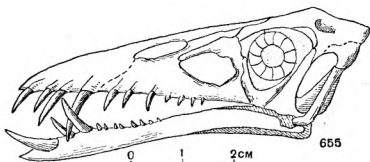


Рис. 655. *Dorygnathus banthensis* (Theodori).
Череп сбоку. Н. юра Германии (Saint-Seine, 1955)

Рис. 656. *Rhamphorhynchus* Meyer:

а — реконструкция *Rhamphorhynchus* sp.; б — череп *Rhamphorhynchus* sp. сбоку. В. юра Германии (а — Saint-Seine, 1955; б — Abel, 1919)

передних концов челюстей, располагаясь вертикально, с более или менее одинаковыми промежутками. Хвост короткий. В. юра.

Anurognathus Döderlein, 1923. Тип рода — *A. ammoni* Döderlein, 1923; в юра (титон), Германия (Бавария). Череп (длина 4,5 см) с весьма выпуклой затылочной частью. Шейных позвонков восемь, грудных 10, поясничных два, крестцовых пять, хвостовых — 11. Плечевые кости длинные, мощные. Кости предплечья почти в полтора раза длиннее плечевых. Метатарзальные кости втрое короче плечевых. Общая длина летательного пальца в 7 раз превышает длину плеча; первая фаланга самая длинная. Бедренные кости заметно короче плечевых. Метатарзальная кость V пальца имеет форму груши, но, возможно,

она представляет тарзальную кость; в последнем случае V палец состоит не из четырех, как указывают, а из трех фаланг. Длина туловища 4,5 см (рис. 657). Один вид.

Batrachognathus Riabinin, 1948. Тип рода — *B. volans* Riabinin, 1948; в юра, Ю. Казахстан (хребет Каратау). Длина черепа 4,8 см. Предчелюстные кости слившиеся. Задние отростки верхнечелюстных костей кончаются вблизи уровня переднего края глазницы. Зубы редкие, с тонкими, загнутыми назад вершинами. Грудные позвонки несколько удлиненные, с низкими остистыми отростками, повышающимися спереди назад. Грудина удлиненная, трапециoidalной формы, расширенная сзади. Плечевые кости весьма мощные. Длина туловища около 5 см (рис. 658). Один вид.

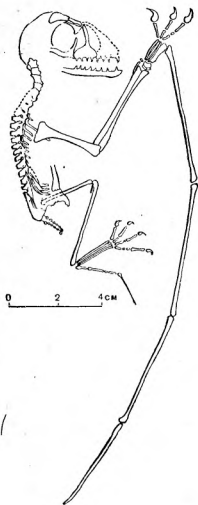


Рис. 657. *Anurognathus ammoni* Döderlein.
Реконструкция. В. юра Германия, Нупе, 1956)

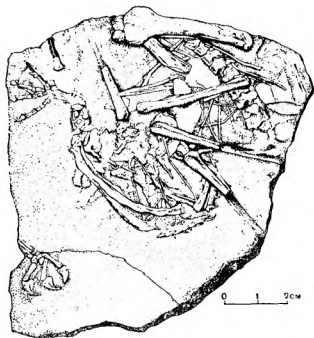


Рис. 658. *Batrachognathus volans* Riabinin.
Скелет. В. юра СССР (Казахстан) (Рябинин, 1948)

ОТРЯД ПТЕРОДАСТЫЛОИДЕИ. ПТЕРОДАКТИЛИ

Череп сильно вытянутый вперед, легкий, часто ажурной конструкции. Носовые и предглазничные отверстия, а иногда и глазницы не вполне разделены или сливаются полностью. Носовая и предлобная кости срастаются. Теменные кости образуют гребень, иногда разрастающийся далеко назад. Челюстные сочленения смещены далеко вперед. Зубы мелкие, однородные, обычно находятся на разных стадиях редукции вплоть до полного исчезновения; при этом челюсти образуют клюв. Шейные позвонки (семь—девять) удлинненные. Атлас и эпистрофей обычно срастаются, швы между ними наблюдаются лишь у молодых

животных. Шейных ребер нет. Спинных позвонков 9—13, крестцовых 4—10. Хвост очень короткий (12 позвонков) или отсутствует. Грудина у большинства форм умеренных размеров и полуэллиптического очертания, но может быть и прямоугольной. Крылья более широкие и короткие, чем у рамфоринхов. Летаельные пальцы складываются. Метакарпальные элементы почти равны или даже больше костей предплечья, но пальцы сравнительно короче, чем у рамфоринхов. В каждом крыле два пропатагиальных окостенения. Подвздошные кости с длинными преацетабулярными лопастями. Границы лобковых костей видны

лишь у примитивных птеродактилей и выражены слабее, чем у рамфоринхов. Предлобковые кости расширены дистально. Задние конечности длиннее и сильнее, чем у рамфоринхов. У юрских птеродактилей еще имелись рудиментарные малые берцовые кости, но у меловых они обычно трудноразличимы. V палец стопы почти полностью редуцируется. В. юра — мел. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО PTERODACTYLIDAE BONAPARTE, 1841

Теменной гребень не разрастается далеко назад, и затылочный вырост не образуется. Носовые и предглазничные отверстия слегка разделены выступающим сверху выростом. Глазницы более или менее сливаются с предглазничным отверстием. Нижние височные ямы немного меньше верхних. Челюстное сочленение находится под глазницей. Грудные позвонки несросшиеся, нотирума нет. В крестце четыре или более позвонков. Хвост очень короткий. Грудина сравнительно небольшая. Лопатка и коракоид не срастаются. Дистальные концы лопаток узкие. Сохраняется малая берцовая кость. V палец стопы с одной фалангой. Преимущественно мелкие птеродактили. В. юра.

Pterodactylus Cuvier, 1809 (= *Ornithocephalus* Sömmerring, 1812; = *Pterotherium* Fischer, 1813; = *Ornithopterus* Meyer, 1838; = *Macrotrachelus* Giebel, 1850; = *Cynorhamphus* Seeley, 1870; = *Pterodracon* Lydekker, 1888; = *Diopecephalus* Seeley, 1871; = *Ptenodracon* Lydekker, 1888). Тип рода — *Ornithocephalus antiquus* Sömmerring, 1812; в. юра (титон), Германия (Бавария). Череп сильно вытянутый. Швы между отдельными костями исчезают. На некоторых черепах между носовыми отверстиями и глазницами заметен гребень, являющийся, возможно, вторичным половым признаком. Глазницы не полностью сливаются с предглазничными отверстиями. У некоторых видов сохраняются части перегородки между предглазничными и носовыми отверстиями. Между ветвями нижней челюсти, образующими мощный симфиз, располагался, по-видимому, горловой мешок. В верхней челюсти до 18—20 зубов, не заходящих дальше середины предглазнично-носовых отверстий, в нижней челюсти зубы, как правило, расположены реже, самые передние наклонены вперед. Голова и шея вдвое длиннее туловища. Шейных позвонков семь, атлас и эпистрофей не срастаются, имеется проатлас. Грудных и поясничных позвонков 13—15, в крестце пять-шесть (поясничные могут прирастать к крестцовым), хвостовых — не более 15. Грудина

сердцевидной формы. Лопатки и коракоиды иногда частично срастаются. Размеры тела 15—20 см, иногда больше (рис. 659). Более 20 видов. В. юра СССР (Поволжье), З. Европы и В. Африки; н. мел (вельд) Англии.



Рис. 659. *Pterodactylus spectabilis* Meyer.:

Реконструкция. В. юра Германии (Broili, 1938).



Рис. 660. *Ctenochasma roemeri* Meyer.

Череп сбоку. Ср. юра Германии (Saint-Seine, 1955)

Gnathosaurus Meyer, 1834. Тип рода — *Crocodylus multidens* Münster, 1832; в. юра (титон), Германия (Бавария). Череп узкий и сильно вытянутый, с тонкими челюстями. Зубы, как у *Ctenochasma*, но более грубые и редкие сзади. Один вид.

Ctenochasma Meyer, 1851. Тип рода — *C. roemeri* Meyer, 1851; в. юра (литографские сланцы франконской юры, Бавария). Череп (длина 15 см) с исключительно длинными и тонкими челюстями. Предглазнично-носовые отверстия овальной формы, не полностью отделенные от округлых глазниц узкими перегородками. Зубы многочисленные, очень длин-

ные и тонкие, тесно расположенные, образующие подобие шеток. Крылья очень большие, с длинным плечом и предплечьем и относительно коротким метакарпальным отделом. Котевые фаланги маленькие. Длина тела — около 50 см (рис. 660). Один-два вида. В. юра — н. мел Германии.

Belonochasma Broili, 1939. Тип рода — *B. aenigmaticum* Broili, 1938; в. юра (титон), Германия (Бавария, франконская юра). По-видимому, близок к *Ctenochasma*. Известен по плохо сохранившемуся черепу с нижней челюстью. Зубной аппарат своеобразный (видимый), приспособлен для процеживания планктона: очень тонкие штинообразные зубы в числе около 1000 сидят на верхней и нижней челюстях, а также на костях нёба. Один вид.

СЕМЕЙСТВО ORNITHOCHEIRIDAE SEELEY, 1870

Череп в роstralной части обычно сильно вытнут, теменной гребень разрастается назад, и у некоторых форм образует значительный затылочный вырост. Носовые отверстия обычно полностью сливаются с предглазничными, последние отделены от глазниц узкой перегородкой. Челюстные сочленения под глазницами или впереди них. Нижняя челюсть с мощным симфизом. Клюв обычно весьма длинный и сильно заостренный. Зубы отсутствуют или имеются в небольшом числе на передних частях челюстей. Шейные позвонки мощные, туловище укороченное. Часть грудных позвонков (третий — восьмой) неподвижно соединена друг с другом нотариумом. Крестец из 6—10 позвонков. Хвост рудиментарный. Грудина мощная, с хорошо развитым килем и большим передним выростом. Плечевой пояс сильный. Лопатки сращены с коракоидами и у некоторых форм сочленены с нотариумом. Крылья длинные и сильные. Метакарпальные кости II—IV пальцев тесно соединены и утратили связь с карпальными. Малая берцовая кость утрачена. На ногах по четыре весьма длинных пальца, возможно, соединявшихся перепонками. Мел.

Ornithocheirus Seeley, 1870 (? = *Pterodactylus* Seeley, 1870). Тип рода — *Pterodactylus compressirostris* Owen, 1851; в. мел (сеноман), Англия. Череп с темешным гребнем в виде острокта, выступающего над шей. Глазницы расположены выше более крупных предглазничных отверстий. На нёбной поверхности клюва тянется продольный киль, которому соответствует углубление в нижнечелюстном симфизе. Имеются сильные, острые зубы, сидящие довольно тесно и с наклоном вперед.

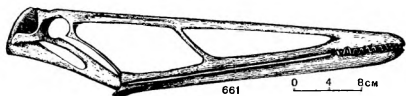
Передние верхнечелюстные зубы несколько выступают наружу. Грудина с хорошо развитым килем. Хвост относительно длинный. Достигали в размахе крыльев 5,5 м. Несколько видов. Мел. Англия. Сомнительные остатки указаны для мела Конго и в. мела (сеноман) СССР (Саратовское Поволжье).

Ornithodroma Seeley, 1877. Тип рода — *O. clunensis* Seeley, 1887; в. мел (вельд), Англия (о-в Уайт). Череп необычно ажурной конструкции (длина около 60 см), швы между костями исчезли. Предглазничные отверстия отделены узкими перегородками от носовых. Глазницы очень маленькие, расположенные наверху и сообщающиеся с узкими подглазничными отверстиями. Предглазничные отверстия очень большие; под ними располагаются челюстные сочленения. Нижние височные ямы узкие, верхние — крестообразные. Зубы латерально сжатые, невысокие и ровные, сидят вертикально, занимая лишь переднюю четверть челюстей. Шесть передних грудных позвонков объединяются нотариумом, за ним — еще столько же свободных позвонков. Лопатки сочленяются с нотариумом. Крупные птерозавры с размахом крыльев до 5 м (рис. 661). Два-три вида. Н. мел. Англия.

Возможно, заслуживают выделения в особое семейство.

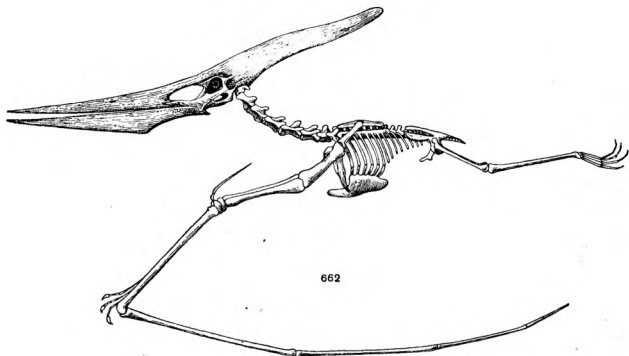
Criorhynchus Owen, 1874 (= *Coloborhynchus* Owen, 1874). Тип рода — *Pterodactylus sinuatus* Owen, 1861; в. мел (сеноман), Англия (Кембридж). Роstralная часть черепа несколько притупленная, высокая и относительно короткая. Зубы небольшие, вертикально стоящие и сравнительно тупые. Питался, по-видимому, грубой пищей, возможно, моллюсками. Весьма крупный птерозавр. Четыре вида. Мел (вельд — сеноман) Англия.

Pteranodon Marsh, 1876 (? = *Ornithochirus* Cope, 1872). Тип рода — *Pterodactylus ingens* Marsh, 1872; в. мел. (сантон), США (Канзас). Череп очень большой (до 1 м), равен туловищу с вытянутыми ногами. Кости черепа пневматичны. Затылочный мыщелок маленький. Глазницы небольшие и обособлены от предглазнично-носовых отверстий. По верхней части черепа тянется высокий гребень, переходящий сзади в длинный затылочный вырост. Челюстные сочленения под предглазнично-носовыми отверстиями. Обе челюсти весьма удлиненные и образуют острый клюв, лишенный зубов. Нёбо плоское или слабоогнутое. Позвонки пневматичные, с экзаксофизмами. Шейных позвонков девять, шей умеренной длины. Восемь передних грудных позвонков скреплялись нотариумом, далее следуют три-четыре



661

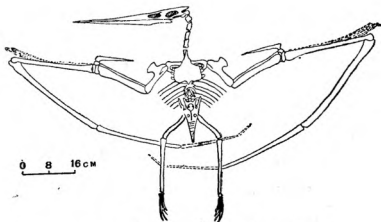
0 4 8 см



662

Рис. 661. *Ornithodesmus latidens* Seeley.
Череп сбоку. Н. мел Англии (Seeley, 1887)

Рис. 662. *Pteranodon ingens* Marsh.
Реконструкция. В. мел США (Huene, 1956)



0 8 16 см

Рис. 663. *Nyctosaurus gracilis* (Marsh).
Реконструкция. В. мел США (Huene, 1956)

свободных позвонка. В крестце 10 позвонков, которые срастались друг с другом и с подвздошными костями таза, а кроме того, объединялись сверху костной пластинкой. В хвосте пять позвонков. Туловищные ребра срастаются с грудной. Грудная кость почти квадратная, с невысоким срединным килем и мощным передним отростком. Лопатки сращены с коракоидами и сочленялись с нотариумом. Плечевые кости короткие, мощные, с очень большими дельтовидными отростками. Крылья очень сильные и длинные. В проксимальном и дистальном рядах запястья по одной кости. Косточки пропатагиумов длинные. Мощные метакarpальные кости летательных пальцев значительно длиннее предплечий. Первые две фаланги летательного пальца равны его метакarpальной кости, дистальные фаланги короче. Лобковоседалищные кости наклонены назад. Бедренные кости немного больше плечевых, но значительно короче больших берцовых. В III пальце — вторая, а в IV — вторая и третья фаланги чрезвычайно короткие. Самые крупные летающие ящеры с размахом крыльев до 7,5 м (рис. 662). Несколько видов. В мел США (Канзас, Орегон). Недавно в маастрихте Иордании найдены остатки итерозавра, который по размерам, по-видимому, превышал птеранодонов.

Nyctosaurus Marsh, 1876 (= *Nyctodactylus* Marsh, 1881). Тип рода — *Pteranodon* gra-

cilis Marsh, 1876; в мел (свита ниобра), США (Канзас). Череп с длинным и очень тонким беззубым клювом, без затылочного выступа. Глазницы полностью отделены от слившихся предглазнично-носовых отверстий. Челюстные сочленения под передними краями глазниц. Шейные позвонки длинные, их семь; из грудных лишь три связаны нотариумом, остальные свободные, с длинными поперечными отростками. В крестце шесть позвонков, в хвосте 9—14. Задние туловищные ребра стройные и одностолбчатые, оставались свободными и, возможно, поддерживали кожную складку (плагипатагиум), облегчающую парение. Лопатки широкие, не связанные с нотариумом. Подвздошные кости уже, чем у *Pteranodon*, предлобковые кости образуют узкие боковые отростки. В остальных признаках много сходства с *Pteranodon*. Длина черепа около 35 см, размах крыльев около 2,5 м (рис. 663). Два вида. В мел С. Америки. Возможно, сюда же относятся остатки из в. мела (маастрихт) Бразилии.

Ornithostoma Seeley, 1871. Описан без видового наименования по фрагментам челюстей; в мел (сеноман) Англия. Возможно, синоним *Pteranodon*. В СССР, в в. мела (сеномане) Поволжья (Тензенская обл.) найден шейный позвонок, описанный как *O. orientalis* Bogolubov, 1914. Систематическое положение этой формы неясно.

PTEROSAURIA INCERTAE SEDIS

Amblydictes Hooley, 1914; *Cimoliornis* Owen, 1845; *Lonchodectes* Hooley, 1914; *Osteornis* Ger-vais, 1844; *Palaeornis* Mantell, 1844 — все из

и. мела Англии. *Apatomerus* Williston, 1903; н. мел США. *Cretornis* Fritsch, 1881; в мел Чехословакии.

ЛИТЕРАТУРА

- Общая часть
- Быстров А. П. 1957. Прошлое, настоящее, будущее человека. Л., Медгиз, 314 стр.
- Ефремов И. А. 1944. Динозавровый горизонт Средней Азии и некоторые вопросы стратиграфии. Изв. АН СССР, сер. геол., № 3.—1950. Тафономия и геологическая летопись. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 24, вып. 1, 177 стр. Ефремов И. А., Вьюшков Б. П. 1955. Каталог местонахождений пермских и триасовых ископаемых позвоночных на территории СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 46, 185 стр.
- Кашкаров Д. Н. и Ставчинский В. В. 1940. Курс зоологии позвоночных животных. Рептилии. 2-е изд. Изд-во АН СССР, стр. 395—549.

Рябинин А. Н. 1947. Класс Reptilia. Пресмыкающиеся. Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, т. VII. Триасовая система. Госгеолгиздат, стр. 208—209.

Татаринов Л. П. 1959. Происхождение пресмыкающихся и некоторые принципы их классификации. Палеонтол. ж., № 4, стр. 65—84.—1960. Открытие псевдозухий в верхней перми СССР. Палеонтол. ж., № 4, стр. 74—80.

Шибанов Н. В., Рождественский А. К. 1955. Пресмыкающиеся. Большая советская энциклопедия, 2-е изд., т. 34, стр. 437—439.

Шмальгаузен И. И. 1947. Основы сравнительной анатомии. М., Изд-во «Сов. наука», 540 стр.

Abe O. 1922. Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena, 643 S.—1929. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena, 423 S.—1935. Vortzeitliche Lebensspuren. Jena, 644 S. Arambourg C. 1950. Le problème de l'extinction des espèces et des groupes. Paléontologie et Transformisme. Paris, pp. 89—121.

Benedict F. G. 1932. The physiology of large reptiles with special reference to the heat production of snakes, tortoises, lizards and alligators. Publs. Carnegie Inst. Washington, N 425, 539 p.

Dollo L. 1910. La paléontologie ethnologique. Bull. Soc. belge géol., paléontol. et hydrol., t. 23, pp. 377—421.

Edinger T. 1929. Die fossilen Gehirne. Z. gesamte Anat., Abt. III, Bd. 28, SS. 113—142.—1929. Über knöchernen Sclerallringe. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 51, SS. 163—226.—1942. The pituitary body in giant animals, fossil and living. A survey and a suggestion. Quart. Rev. Biol., vol. 17, pp. 31—45. Ehrenberg K. 1952. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Wien, 407 S.

Gregory W. K. 1951. Evolution emerging. Vol. I.—text, 726 p.; vol. II.—illustration, 1013 p. N. Y. Gross W. 1934. Die Typen des mikroskopischen Knochenbaues bei fossilen Stegocephalen und Reptilien. Z. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 103, SS. 731—764.

Hay O. P. 1929—1930. Second bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North America. Publs. Carnegie Inst. Washington, N 390, vol. 1 (1929), 916 p.; vol. 2 (1930), 1074 p. Hoernes R. 1912. Das Aussterben der Gattungen und Arten. Verhandl. 8. Intern. Kongr. Zool., 1910, Graz, SS. 650—664. Huene F., von 1920. Bemerkungen zur Systematik und Stammesgeschichte einiger Reptilien. Z. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 22, SS. 209—212.—1948. Short review of the lower Tetrapods. Spec. Publ. Roy. Soc. South Africa. R. Broom Commemor. Vol., Cape Town, pp. 65—107.—1952. Die Saurierwelt und ihre geschichtlichen Zusammenhänge. Jena, 64 S.—1956. Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. Jena, 716 S.

Kuhn O. 1937. Die fossilen Reptilien. Berlin, 121 S.

Moodie R. L. 1923. Palaeopathology. Urbana, 567 p.

Neave A. A. 1939—1940. Nomenclator zoologicus, vol. 1—4. London. Nopsca F. 1923. Die Familien der Reptilien. Fortsch. Geol. u. Palaeontol., Bd. 2, 210 S.

Osborn H. F. 1903. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. I, pp. 449—507. Owen R. 1842. On British fossil reptiles. Edinburgh. Pt. 2. New Philos. J., vol. 33, pp. 65—68.—1842a. Report on British fossil reptiles. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., vol. 9, 1841, pp. 60—204.

Peabody F. E. 1948. Reptile and amphibian trackways from the Lower Triassic Moenkopi formation of Arizona and Utah. Univ. Calif. Publs. Bull. Dept. Geol. Sci., vol. 27, pp. 295—468. Piveteau J., ed 1955. Traité de paléontologie, t. 5, pp. 319—1113. Paris.

Romer A. S. 1945. Vertebrate paleontology. Chicago, 687 p.—1956. The osteology of the Reptilia. Chicago, 772 p.

Seitz A. L. 1907. Vergleichende Studien über den mikroskopischen Knochenbau fossiler und rezenter Reptilien. Nova Acta Acad. Leopold. Carol., Bd. 87, SS. 229—371. Simpson G. G. 1953. Life of the Past. New Haven, London, 198 p. Swinton W. E. 1939. Observations on the extinction of vertebrates. Proc. Geologists' Assoc., vol. 50, pp. 135—146.—1954. The causes of extinction. Discovery, vol. 15, pp. 116—120.

Williston W. S. 1914. Water reptiles of the past and present. Chicago, 251 p.—1925. The osteology of the reptiles. Cambridge, 300 p.
Zittel K. 1932. Text-book of palaeontology, 2nd ed., vol. 2, London, 464 p.

Cotylosauria

Вьюшков Б. П. 1953. Местонахождение парейазавров около Котельничей. Бюлл. Моск. о-ва испит. природы, отд. геол., т. 28, стр. 311—318. Вьюшков Б. П., Чудинов П. К. 1956. О триасовых рептилиях — *Microcnemus* и *Tichivinskia*. Докл. АН СССР, т. 110, № 1, стр. 141—144.—1957. Открытие катигориды в верхней перми СССР. Докл. АН СССР, т. 112, № 3, стр. 523—526.

Ефремов И. А. 1938. Некоторые новые пермские рептилии СССР. Докл. АН СССР, т. 19, № 9, стр. 771—776.—1940. Новые находки пермских наземных позвоночных в Башкирии и Чкаловской области. Докл. АН СССР, т. 27, № 4, стр. 412—415.—1954. Фауна наземных позвоночных в пермских мелистых лесчанках Западного Приуралья. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 54, 416 стр.

Новожилов Н. И. 1948. Об остатках неизвестного позвоночного в пермских отложениях южного берега Хатангского залива. Докл. АН СССР, т. 59, № 4, стр. 743—746.

Очев В. Г. 1958. Новые данные по фауне триасовых позвоночных Оренбургского Приуралья. Докл. АН СССР, т. 122, № 3, стр. 485—488.

Чудинов П. К. 1955. Котилосавры Шихово-Чирковского местонахождения. Докл. АН СССР, т. 103, № 5, стр. 913—916.—1957. Котилосавры из пермских красных отложений Приуралья. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 68, стр. 19—87. Чудинов П. К., Вьюшков Б. П. 1956. Новые данные мелких котилосавров из перми и триаса СССР. Докл. АН СССР, т. 108, № 3, стр. 547—550.

Branson E. B. 1911. Notes on the osteology of the skull of *Parotichius*. J. Geol., vol. 19, pp. 135—139. Bonstra L. D. 1929. Pareiasaurian studies. III. On the pareiasaurian manus. Ann. South Afric. Mus., vol. 28, pp. 97—112.—1929a. Pareiasaurian studies. IV. On the pareiasaurian pes. Ann. South Afric. Mus., vol. 28, pp. 113—122.—1932. Pareiasaurian studies. VII. On the hind limb of the two little-known pareiasaurian genera *Anthodon* and *Pareiasaurus*. Ann. South Afric. Mus., vol. 28, pp. 429—436.—1932a. Pareiasaurian studies. VIII. The osteology and myology of the locomotor apparatus. B. Forelimb. Ann. South Afric. Mus., vol. 28, pp. 437—503.—1933. Pareiasaurian studies. IX. The cranial osteology. Ann. South Afric. Mus., vol. 31, pp. 1—38.—1933a. Pareiasaurian studies. X. The dermal armour. Ann. South Afric. Mus., vol. 31, pp. 39—48.—1933b. Pareiasaurian studies. XI. The vertebral column and ribs. Ann. South Afric. Mus., vol. 31, pp. 49—66. Brink A. 1955. On *Nanoparia* Broom. Paleontol. Afric., vol. 3, pp. 57—63. Brögl F., Schröder J. 1936. Beobachtungen an Wirbeltieren der Karcoo-Formation. XXI. Über *Procolophon* Owen. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Abt., SS. 239—256. Broom R. L. 1903. On an almost perfect skeleton of *Pareiasaurus serridens* Owen. Ann. South Afric. Mus., vol. 4, pp. 123—138.—1905. On the affinities of the primitive reptile *Procolophon*. Proc. Zool. Soc. London, pp. 212—217.—1908. On the Pareiasaurian genus *Propparia*. Ann. South Afric. Mus., vol. 4, pp. 351—361.—1910. A comparison of the Permian reptiles of North America with those of South Africa. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 28, pp. 197—234.—1912. On a new species of *Propparia*, and on the pose of the Pareiasaurian limbs.

Ann. South Afric. Mus., vol. 7, pp. 323-331.—1913. On the manus and pes of *Pareiasaurus*. Ann. South Afric. Mus., vol. 7, pp. 353-357.—1913a. South African fossil reptiles. Amer. Mus. J., vol. 14, pp. 334-336.—1914. Further observations on South African fossil reptiles. Amer. Mus. J., vol. 14, pp. 135-143.—1914a. Some points in the structure of the diadactyl skull. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 33, pp. 109-114.—1930. On a new species of *Anthodon* (*A. gregoryi*). Amer. Mus. Novitates, N 448, pp. 1-3.—1935. Notes on some species of pareiasaurian reptiles. Ann. Transvaal Mus., vol. 18, pp. 37-51.—1936. On some new genera and species of Karroo fossil reptiles, with notes on some others. Ann. Transvaal Mus., vol. 18, pp. 349-386.—1936a. The South African Procolophonina. Ann. Transvaal Mus., vol. 18, pp. 387-391.—1937. A further contribution to our knowledge of the fossil reptiles of the Karroo. Proc. Zool. Soc. London, (B), vol. 107, pp. 299-318.—1938. On a new type of primitive fossil reptile from the Upper Permian of South Africa. Proc. Zool. Soc. London, (B), vol. 108, pp. 535-542.—1939. A new type of cotylosaurian *Owenetta ribidgei*. Ann. Transvaal Mus., vol. 49, pp. 319-321.—1940. On some new genera and species of fossil reptiles from the Karroo beds of Graaff-Reinet. Ann. Transvaal Mus., vol. 20, pp. 157-192.—1948. A contribution to our knowledge of the vertebrates of the Karroo beds of South Africa. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, vol. 61, pp. 579-583. Broom R. L., Houghton S. H. 1913. On the skeleton of a new pareiasaurian (*Pareiasuchus peringueyi*). Ann. South Afric. Mus., vol. 12, pp. 17-25.

Case E. C. 1905. The osteology of the Diadectidae and their relations to the Chelyosauria. J. Geol., vol. 13, pp. 126-159.—1907. Restoration of *Diadectes*. J. Geol., vol. 15, pp. 556-559.—1907a. Description of the skull of *Bolosaurius striatus* Cope. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 23, pp. 653-658.—1910. New or little-known reptiles and amphibians from the Permian (?) of Texas. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 28, pp. 163-181.—1911. A revision of the Cotylosauria of North America. Publs. Carnegie Inst. Washington, N 145, 120 p.—1915. The Permian carboniferous Red Beds of North America and their vertebrate fauna. Publs. Carnegie Inst. Washington, N 207, 176 p.—1917. Notes on the possible evidence of the presence of a Pareiasaurus-like reptile in the Cenomanian series of West Virginia. Rept West Virginia Geol. Surv., pp. 817-821.—1928. Indications of a Cotylosaur and of a new form of fish from the Triassic beds of Texas. Contribs. Mus. Paleontol., Univ. Michigan, vol. 3, pp. 1-14.—1928a. A Cotylosaur from the Upper Triassic of Western Texas. J. Washington Acad. Sci., vol. 18, pp. 177-178. Case E. C., Williston S. W. 1912. A description of the skull of *Diadectes lentus* and *Animasaurus carinatus*. Amer. J. Sci., (4), vol. 33, pp. 339-348.—1913. Description of a nearly complete skeleton of *Diasparactus zenos* Case. Publs. Carnegie Inst. Washington, N 181, pp. 17-35. Colbert E. H. 1946. *Hypognathus*, a Triassic reptile from New Jersey. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 86, pp. 225-274. Cope E. D. 1880. The skull of *Empeodoces*. Amer. Naturalist, vol. 14, p. 304.—1895. The reptilian order Cotylosauria. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 34, pp. 436-452. Cope E. D., Matthew W. D. 1915. Hitherto unpublished plates of Tertiary Mammalia and Permian vertebrata. Amer. Mus. Nat. Hist., Monogr. ser., N 2, pl. XIX.

El'fremov I. A. 1940. Die Mesen-Fauna der permischen Reptilien. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 84, Abt. B., SS. 379-466.

Gilmore C. W. 1928. A new fossil reptile from the Triassic of New Jersey. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 73, pt. 7, pp. 1-8. Gregory W. K. 1946. Pareiasaurus ver-

sus placodonts as near ancestors to the turtles. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 86, pp. 275-326.

Hartmann-Weinberg A. P. 1929. Über Carpus und Tarsus der Pareiasauriden. Anat. Anz., Bd. 67, SS. 401-428.—1930. Zur Systematik der Nord-Dina-Pareiasauridae. Paleontol. Z., Bd. 12, SS. 47-59.—1953. Die Evolution der Pareiasauriden. Tp. Paleozoolog. na-ru-ri AF CCCP, t. 3, ser. 7, 66.—1937. Pareiasauriden als Leitfossilien. Probl. paleontol., t. 2-3, ser. 619-712. Houghton S. H. 1913. On a new species of Propappus. Ann. South Afric. Mus., vol. 12, pp. 43-45.—1929. Pareiasaurian studies. II. Notes on some Pareiasaurian brain-cases. Ann. South Afric. Mus., vol. 28, pp. 88-96.—1930. Pareiasaurian studies. VI. The osteology and myology of the locomotor apparatus. A hind limb. Ann. South Afric. Mus., vol. 28, pp. 297-365. Houghton S. H., Boonstra L. D. 1929. Pareiasaurian studies. I. An attempt at a classification of the Pareiasauria based on skull features. Ann. South Afric. Mus., vol. 28, pp. 79-87.—1929a. Pareiasaurian studies. V. On the Pareiasaurian mandible. Ann. South Afric. Mus., vol. 28, pp. 261-288. Huerta F. 1911. Über die Procolophoniden mit einer neuen Form aus dem Buntsandstein. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 78-85.—1912. Die Cotylosaurier der Trias. Paleontographica, Bd. 59, SS. 69-102.—1913. The skull elements of the Permian Tetrapoda in the American Museum of Natural History. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 315-386.—1920. Ein *Tetrapeton* mit gut erhaltenem Schädel. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 189-192.—1925. Die südafrikanische Karroo Formation als geologisches und faunistisches Lebensbild. Fortsch. Geol. u. Paläontol., Bd. 12, SS. 1-124.—1931. Beitrag zur Kenntnis der Fauna der südafrikanischen Karroo Formation. Geol. u. Paläontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 18, SS. 157-228.—1943. Zur Beurteilung der Procolophoniden. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Monatsb., Abt. B., SS. 192-198.—1944. Pareiasaurierreste aus dem Ruhuhu-Gebiet. Paläontol. Z., Bd. 23, SS. 386-410.—1944a. Die Verwandtschaftsbeziehungen einiger früher Tetrapoden-Gruppen. Paläontol. Z., Bd. 23, SS. 410-421.

Kuhn O. 1937. Cotylosauria et Theromorpha. Fossilium catalogus, I. Animalia, Pt. 79, SS. 1-78.

Meyer H. 1856. Zur Fauna der Vorwelt. Saurier aus dem Kupferschiefer der Zechstein-Formation. Frankfurt am Main, 28 S.

Newton E. T. 1893. On some new reptiles from the Elgin sandstones. Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 184, pp. 431-503.

Olson E. C. 1937. A mounted skeleton of *Labidosaurus* Cope. J. Geol., vol. 45, pp. 95-100.—1947. The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. Fieldiana, Geol., vol. 11, pp. 3-53.—1951. Vertebrates from the Choza formation, Permian of Texas. J. Geol., vol. 59, pp. 178-181.—1951a. Fauna of Upper Vale and Choza. 1-5. Fieldiana, Geol., vol. 10, pp. 89-128.—1954. Fauna of the Vale and Choza. 9. Fieldiana, Geol., vol. 40, pp. 211-217. Olson E. C., Beerbower J. R. 1953. The San Angelo formation, Permian of Texas and its vertebrates. J. Geol., vol. 61, pp. 389-423. Owen R. 1876. Descriptive and illustrated catalogue of the fossil Reptilia of South Africa in the collection of the British Museum. London, 88 p.

Parrington F. R. 1962. Les relations des cotylosaures diadectomorphes. Colloq. internat. Centre nat. rech. scient., N 104, pp. 175-185.

Peabody F. E. 1959. The oldest known reptile *Eosaurus copei* Williston. Smithsonian. Miss. Collect., vol. 139, N 1, pp. 1-13. Piveteau J. 1955. Existence d'un reptile du groupe des procolophonidés à Madagascar. Compt. Rend.

Acad. Sci. Paris, t. 241, pp. 1325—1327. Price L. J. 1935. Notes on the brain case of *Captorhinus*. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., vol. 40, pp. 377—386.—1937. Two new cotylosaurs from the Permian of Texas. Proc. N. England Zool. Club, vol. 16, pp. 97—102.—1947. Um Procolofonídeo do Triássico do Rio Grande do Sul. Bol. Serv. geol. e mineral. Brasil, t. 122, pp. 9—26.

Romer A. S. 1936. Studies on American Permo-Carboniferous tetrapods. Проблема палеонтолог., т. 1, стр. 85—93.—1944. The Permian cotylosaur *Diadectes tenuitactus*. Amer. J. Sci., vol. 242, pp. 139—144.—1946. The primitive reptile *Limnoscelus* restudied. Amer. J. Sci., vol. 244, pp. 149—188. Romer A. S., Byrne F. 1931. The pes of *Diadectes*. Notes on the primitive tetrapod limb. Palaeobiologica, Bd. 4, SS. 25—48.

Seeley H. G. 1887. On *Pareiasaurus bombidens* (Owen) and the significance of its affinities to amphibians, reptiles and mammals. Proc. Roy. Soc. London, vol. 42, pp. 337—342. Sellin R. J. 1959. A review of the family Captorhinidae. Fieldiana, Geol., vol. 10, pp. 461—509. Stappenbeck R. 1906. Über *Stephanospondylus* nov. gen. und *Phanerosaurus* H. von Meyer. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 57, SS. 360—437. Stoyanoff J. W. 1950. A new cotylosaur from North Central Oklahoma. Amer. J. Sci., vol. 248, pp. 46—54. Sushkin P. P. 1928. Contribution to the cranial morphology of *Captorhinus* Cope. Palaeobiologica, vol. 1, pp. 263—280.

Thevenin A. 1910. Les plus anciens quadrupèdes de France. Ann. paléontol., t. 5, pp. 1—65.

Vaughn P. P. 1958. A specimen of the captorhinid reptile *Captorhinus choazensis* Olson, 1954, from the Hennessey formation Lower Permian Oklahoma. J. Geol., vol. 66, pp. 327—332.

Watson D. M. S. 1914. On the nomenclature of the South African pareiasaurs. Ann. a. Mag. Nat. Hist. (8), vol. 14, pp. 96—102.—1917. A sketch classification of the Pre-Jurassic tetrapod vertebrates. Proc. Zool. Soc. London, pp. 167—186.—1954. On *Bolosaurus* and the origin and classification of reptiles. Bull. Mus. Compar. Zool., vol. 111, pp. 299—459.—1955. Captorhinomorphia. In: «Traité de paléontologie», éd. J. Piveteau, t. 5, pp. 334—341. Paris.—1955a. Diadectomorphia. In: «Traité de paléontologie», éd. J. Piveteau, t. 5, pp. 342—375. Paris. Willes S. P. 1941. The mandible of a diadectid cotylosaur. Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. Sci., vol. 25, pp. 423—432. Williston S. W. 1908. The Cotylosauria. J. Geol., vol. 16, pp. 139—148.—1909. New or little known Permian vertebrates: *Parictichus*. Biol. Bull., vol. 17, pp. 241—255.—1910. The skull of *Labidosaurus*. Amer. J. Anat., vol. 10, pp. 69—81.—1911. New family of reptiles from the Permian of New Mexico. Amer. J. Sci., (4), vol. 31, pp. 378—398.—1911a. American Permian vertebrates. Chicago, 145 p.—1912. Restoration of *Limnoscelus*, a cotylosaur reptile from New Mexico. Amer. J. Sci., (4), vol. 34, pp. 457—468.—1916. The osteology of some Permian vertebrates. II. Contr. Walker Mus., vol. 1, pp. 165—192.—1916a. Synopsis of the American Permo-Carboniferous Tetrapoda. Contr. Walker Mus., vol. 1, p. 193—236.—1917. *Labidosaurus* Cope, a Lower Permian cotylosaur reptile from Texas. J. Geol., vol. 25, pp. 309—321.

Young C. C. 1957. *Neoprocolophon asiaticus*, a new cotylosaurian reptile from China. Verteb. Palaeasiatica, vol. 1, pp. 1—7.

Synapsida

Ефремов И. А. 1954. Фауна наземных позвоночных мелистых песчанок Западного Приуралья. Тр. Палеонтолог. ин-та АН СССР, т. 54, 416 стр.—1956. Амери-

канские элементы в фауне пермских пресмыкающихся СССР. Докл. АН СССР, т. III, № 5, стр. 1091—1094.

Brink A. S. 1963. The taxonomic position of the Synapsida. South Afr. J. Sci., vol. 52, pp. 153—159.

Broom R. L. 1932. The mammal-like reptiles of South Africa and the origin of mammals. London, 376 p.

Cope E. D. 1878. On the Theromorphous Reptilia. Amer. Naturalist, vol. 12, pp. 829—830.

Haughton S. H., Brink A. S. 1954. A bibliographic list of Reptilia from the Karroo beds of Africa. Palaeontol. Africana, vol. 2, pp. 1—187.

Olson E. C.—1962. Late Permian terrestrial vertebrates U. S. A. and U. S. S. R. Trans. Amer. Philos. Soc., (n. s.), vol. 52, 224 p.

Piveteau J. (ed.) 1961. Théropside reptiliens. Traité de paléontologie, t. 6, vol. 1, pp. 6—353.

Romer A. S. 1943. Recent mounts of fossil reptiles and amphibians in the Museum of Comparative Zoology. Bull. Mus. Compar. Zool., vol. 92, pp. 329—638.—1961. Synapsid evolution and dentition. Internat. Colloq. on the Evolution of Mammals, Bruxelles, pt. 1, pp. 9—56.

Pelycosauria

Рябинин А. Н. 1915. Полнозавр из пермокарбона Урала. Изв. Геол. ком-та, т. 34, № 3, стр. 383—397.

Boule M., Gliganeud P. 1893. Le *Callibrachion gaudryi*, nouveau reptile fossile du Permien d'Aulun. Bull. Soc. Hist. Nat. Autun, t. 6, pp. 199—215. Brink A. S. 1950. Notes on a second specimen of *Homodontosaurus kitchingii*, South Africa. J. Sci., vol. 47, pp. 118—119. Broili F. 1904. Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas. Palaeontogr., Bd. 51, SS. 1—102.—1904a. Pelycosaurierreste von Texas. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 56, SS. 268—274.—1914. Über den Schädelbau von *Varanosaurus acutirostris*. Zbl. Mineral., Geol., u. Paläontol., SS. 26—29. Broom R. L. 1927. On a new type of mammal-like reptile from the South African Karroo beds (*Anningia megalops*). Proc. Zool. Soc. London, pp. 227—232.—1930. On a new primitive Theromorph (*Eumattesia bollii*). Amer. Mus. Novitates, N 446, p. 1—4.—1937. A further contribution to our knowledge of the fossil reptiles of the Karroo. Proc. Zool. Soc. London, (B), vol. 107, pp. 299—318.—1938. On a new type of primitive fossil reptile from the Upper Permian of South Africa. Proc. Zool. Soc. London, (B), vol. 108, pp. 535—542.—1949. New fossil reptile genera from the Bernard Price collection. Ann. Transvaal Mus., vol. 21, pp. 187—195.

Case E. C. 1904. The osteology of the skull of the pelycosaurian genus *Dimetrodon*. J. Geol., vol. 12, pp. 304—311.—1904a. On the structure of the fore-foot of *Dimetrodon*. J. Geol., vol. 12, pp. 312—315.—1905. *Bathynagathus borealis* Leidy, and the Permian of Prince Edward Island. Sci., (n. s.), vol. 22, pp. 52—53.—1905a. The morphology of the skull of the pelycosaurian genus *Dimetrodon*. Trans. Amer. Philos. Soc., (n. s.), vol. 21, pp. 5—29.—1906. On the skull of *Edaphosaurus pogonias* Cope. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 22, pp. 19—26.—1907. Revision of the Pelycosauria of North America. Publ. Carnegie Inst. Washington, N 55, pp. 1—176.—1908. Description of vertebrate fossils from the vicinity of Pittsburgh, Pennsylvania. Ann. Carnegie Mus., vol. 4, pp. 234—241.—1910. Description of the skeleton of *Dimetrodon incisicus* Cope. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 28, pp. 189—196.—1918. A mounted skeleton of *Edaphosaurus tricer* Cope, in the geological collection of the University of Michigan. Occasion. Pap. Mus. Zool.

Univ. Michigan, vol. 62, pp. 1–6. Case E. C., Williston S. W. 1913. A description of certain collections of bones referred to *Sphenacodon* Marsh. Publs. Carnegie Inst. Washington, N 181, pp. 61–70.

Gilmore Ch. W. 1919. A mounted skeleton of *Dimetrodon gigas* in the United States National Museum, with notes on the skeletal anatomy. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 56, pp. 525–539.

Huene F. 1905. Pelycosaurier im deutschen Muschelkalk. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 20, SS. 321–333.—1913. The skull elements of the Permian tetrapoda in the American Museum of Natural History. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 315–386.—1914. Neue Beschreibung von *Ctenosaurus* aus dem Göttinger Buntsandstein. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 496–499.—1917. Eine interessante Wirbeltierfauna im Buntsandstein des Schwarzwaldes. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 89–94.—1919. Bilder aus der paläontologischen Universitätsammlung in Tübingen. Jahres. Vereins vaterl. naturk. Württemberg, Bd. 75, SS. 177–184.—1925. Ein neuer Pelycosaurier aus der unteren Permformation Sachsens. Geol. u. paläontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 16, SS. 215–263.—1925a. Wirbeltierfaunen des permischen Festlandes in Europa und ihre Zusammenhänge. Tübingen naturwiss. Abhandl., H. 9, SS. 1–49.—1942. Zur Auffassung von *Ctenosaurus*. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläont., Abt. B, SS. 220–222.

Jaekel O. 1910. *Noosaurus credneri* im Rotliegenden von Sachsen. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 62, SS. 526–535.

Lane H. H. 1951. New Mid-Pennsylvanian reptiles from Kansas. Trans. Kansas Acad. Sci., vol. 47, pp. 381–390. Leidy J. 1854. *Bathygnathus borealis*, an extinct saurian of the New Red sandstone of Prince Edward's Island. J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, (2), vol. 2, pp. 327–330.

Matthew W. D. 1908. A four-horned pelycosaurian from the Permian of Texas. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 24, pp. 183–185.

Nopcsa F. 1928. Palaeontological notes on reptiles. Geol. Hungar., Ser. paleontol., Bd. 1, Fasc. 1, SS. 1–84.

Olson E. C. 1954. Fauna of the Vale and Choza. 7. Pelycosauria. Family Caseidae. Fieldiana, Geol., vol. 10, pp. 193–204.—1954a. Fauna of the Vale and Choza. 8. Pelycosauria. Dimetrodon. Fieldiana, Geol., vol. 10, pp. 205–210. Olson E. C., Beerbower J. R. 1953. The San-Angelo formation, Permian of Texas, and its vertebrates. J. Geol., vol. 61, pp. 389–423.

Peabody F. E. 1949. Mid-Pennsylvanian pelycosaurians from Kansas. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 60, p. 1913.

Romer A. S. 1925. An ophiacodont reptile from the Permian of Kansas. J. Geol., vol. 33, pp. 173–182.—1927. Notes on the Permo-Carboniferous reptile *Dimetrodon*. J. Geol., vol. 35, pp. 673–689.—1928. Vertebrate faunal horizons in the Texas Permo-Carboniferous Red beds. Bull. Univ. Texas, N 280, pp. 67–107.—1935. Early history of Texas Red beds vertebrates. Bull. Geol. Soc. America, vol. 46, pp. 1597–1658.—1936. Studies on American Permo-Carboniferous tetrapods. Пробл. палеонтол., т. 1, стр. 85–93.—1937. New genera and species of pelycosaurian reptiles. Proc. New England Zool. Club, vol. 16, pp. 89–96.—1943. Recent mounts of fossil reptiles and amphibians in the Museum of Comparative Zoology. Bull. Mus. Comp. Zool., vol. 92, pp. 329–338.—1948. Relative growth in pelycosaurian reptiles. Spec. Publs. Roy. Soc. South Africa, R. Broom Commemor. Vol., Cape Town, pp. 45–67. Romer A. S., Price L. 1939. The oldest vertebrate egg. Amer. J. Sci., vol. 237, pp. 826–829.—1940. Review of the Pelycosauria. Spec. Pap. Geol. Soc. Amer.,

N 28, 538 p. Rodbard S. 1949. On the dorsal sail of *Dimetrodon*. Copeia, 1949, pp. 32–45.

Stovall J. W. 1937. *Cotylohyndus romeri*, a new genus and species of pelycosaurian reptile. Amer. J. Sci., (5), vol. 34, pp. 308–313.

Vaughn P. P. 1958. A pelycosaur with subphenoidal teeth from the Lower Permian of Oklahoma. J. Washington Acad. Sci., vol. 48, pp. 44–47.—1958a. On a new pelycosaur from the Lower Permian of Oklahoma and on the origin of the family Caseidae. J. Paleontol., vol. 32, pp. 991–991.

Watson D. M. S. 1914. Notes on *Varanosaurus acutirostris* Broili. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (8), vol. 13, pp. 297–310.—1916. Reconstruction of the skulls of three pelycosaurians in the American Museum of Natural History. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 35, pp. 637–648.—1942. On Permian and Triassic tetrapods. Geol. Mag., vol. 79, pp. 81–116. Williston S. W. 1910. *Cacops*, *Desmospondylus*, new genera of Permian vertebrates. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 21, pp. 249–284.—1911. American Permian vertebrates. Chicago, 145 p.—1913. The pelycosaurian mandible. Sci., (n. s.), vol. 38, p. 512.—1914. The osteology of some American Permian vertebrates. I. *Contribs Walker Mus.*, vol. 1, pp. 107–162.—1915. A new genus and species of American Theromorphia, *Mycterosaurus longiceps*. J. Geol., vol. 23, pp. 554–569.—1916. The osteology of some American Permian vertebrates. II. *Contribs Walker Mus.*, vol. 1, pp. 165–192.—1916a. Synopsis of the American Permo-Carboniferous Tetrapoda. *Contribs Walker Mus.*, vol. 1, pp. 193–236.—1917. *Sphenacodon* Marsh., a Permo-Carboniferous theromorph reptile from New Mexico. Proc. Nat. Acad. Sci., vol. 2, pp. 650–654.—1918. The osteology of some American Permian vertebrates. III. *Contribs Walker Mus.*, vol. 2, pp. 87–112. Williston S. W., Case E. C. 1913. A description of *Edaphosaurus* Cope. *Cas. Carnegie Inst. Washington*, N 181, pp. 71–81.

Therapsida

Амалицкий В. П. 1927. Северо-Двинский теропод *Amia petri* gen. et sp. nov. «Северо-Двинские раскопки проф. В. П. Амалицкого», вып. 5, Изд-во АН СССР, 10 стр.

Быстров А. П. 1955. Опыт реконструкции некоторых представителей северодвинской фауны. Тр. Палеонтол. ин-та, т. 4, стр. 289–299.—1955. Горногоние из верхнепермских отложений на Волге. В сб.: «Вопросы палеонтологии», т. 2, стр. 7–18.

Вьюшков Б. П. 1951. Некоторые вопросы эволюции зверозубых рептилий. «Успехи соврем. биол.», т. 22, вып. 2, стр. 271–280.—1952. Об относительном возрасте ижевской и северодвинской фаун наземных позвоночных перми СССР. Докл. АН СССР, т. 83, № 6, стр. 897–900.—1953. Находки наземных позвоночных в красноярской свите Кузнецкого бассейна. Докл. АН СССР, т. 91, стр. 939–941.—1953a. О горногониях северодвинской фауны. Докл. АН СССР, т. 91, № 2, стр. 397–400.—1955. Тероподы Советского Союза. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 49, стр. 128–175.—1956. Об эволюции тероподов. Ежегодн. Палеонтол. о-ва, т. 15, стр. 317–320.—1958. К экологии анимодонтов. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 33, № 3, стр. 154–155.—1964. Находка триасовых тероподов в СССР. Палеонтол. ж., № 1. Вьюшков Б. П., Емельянова А. И. 1959. Первая находка ископаемых рептилий в Тунгусском бассейне. Изв. АН СССР, сер. геол., стр. 111–113.

Гартман-Вейнберг А. П. 1938. Горногонии СССР как показатели времени. «Проблемы палеонтологии», т. 4, стр. 47–123.

Ефремов И. А. 1940. Дейноцефаловая фауна села Ишнеева, Средняя Волга. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 10, вып. 2, стр. 31—73. 1940а. Скелет дитрозоавра с р. Донгуз Чкаловской обл. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 10, вып. 2, стр. 73—81. 1951. О строении коленного сустава высших дитрозоавов. Докл. АН СССР, т. 77, № 3, стр. 483—485.

Конжукова Е. Д. 1949. К морфологии *Pernotocynodon* и эволюции зубного аппарата *Cynodontia*. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 20, стр. 94—129.

Орлов Ю. А. 1958. Хищные дейноцефалы фауны Ишнеева (титаноухи). Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 72, стр. 1—114.

Православцев П. А. 1927. Gorgonopsidae из Северо-Двинских раскопок В. П. Амальского. Северо-Двинские раскопки проф. В. П. Амальского, вып. 3. Изд-во АН СССР, 116 стр. 1927а. Горгонопсиды из Северо-Двинских раскопок 1923 г. (*Amalictia annae* gen. et sp. nov.). Северо-Двинские раскопки проф. В. П. Амальского, вып. 4. Изд-во АН СССР, 20 стр.

Риббин А. Н. 1938. Фауна позвоночных из верхнепермских отложений бассейна р. Свияги. I. Новый дейноцефал *Utemosaurus saifagensis* nov. gen. et nov. sp. Ежеслуд. ЦИИГ музея им. Чернышева, т. 1, стр. 4—40.

Сухчин П. П. 1922. К морфологии *Cynodontia*. Докл. АН СССР, т. 24, стр. 9—10. 1922а. К эволюции *Cynodontia*. Докл. АН СССР, т. 24, стр. 11—12. 1923. Плечевой пояс и грудина *Cynodontia*. Тр. I Всероссийского зоолог., анатом. и гистол., стр. 134—135. 1935. *Pernotocynodon*, cynodont из верхнепермских отложений р. С. Двина, Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, т. 4, стр. 49—53.

Татарников Л. П. 1963. Новый позднермский тероцефал. Палеонтол. ж., № 4, стр. 76—94.

Чудинов П. К. 1960. Верхнепермские терасиды Ежовского местонахождения. Палеонтол. ж., № 4, стр. 81—94. 1964. Новые данные о дейноцефалах СССР. Палеонтол. ж., № 2.

Agnew J. D. 1959. Cranio-osteological studies in *Dicynodon grimbekii* with special reference to the sphenethmoid region and cranial kinesis. Palaeontol. Afric., vol. 6, pp. 77—107. Amalitzky V. P. 1922. Diagnoses of the new forms of vertebrates and plants from the Upper Permian of North Dvina. Issa. АН СССР, (6), т. 25, стр. 329—340.

Barry T. H. 1958. An on the significance of tuskless specimens of *Dicynodon grimbekii* Broom. Palaeontol. Afric., vol. 5, pp. 57—66. Bristola L. D. 1934. A contribution to the morphology of the Gorgonopsia. Ann. S. Afric. Mus., vol. 31, pp. 137—174. 1934a. Additions to our knowledge of the South African Gorgonopsia, preserved in the British Museum (Nat. Hist.). Ann. South Afric. Mus., vol. 31, pp. 175—213. 1934b. A contribution to the morphology of the mammal-like reptiles of the suborder Theroccephalia. Ann. South Afric. Mus., vol. 31, pp. 215—268. 1934c. On an aberrant gorgonopsian, *Burnetia mirabilis* Broom. South Afric. J. Sci., vol. 31, pp. 462—470. 1935. On some South African reptiles of suborder Theroccephalia preserved in the American Museum of Natural History. Amer. Mus. Novitates, N 771, pp. 1—12. 1935a. On the South African gorgonopsian reptiles preserved in the American Museum of Natural History. Amer. Mus. Novitates, N 772, pp. 1—14. 1935b. A note on the cynodont, *Glochiodontoides gracilis* Houghton. Amer. Mus. Novitates, N 782, pp. 1—6. 1935c. A note on the synonymy of the two deinocephalians, *Dinophonius ingens* Broom and *Jonkeria pugnax* (Broom). South Afric. J. Sci., vol. 32, pp. 329—331. 1936. Some features of the cranial morphology of the tapinocephalid deinocephalians.

Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 72, pp. 75—98. 1936b. On the cranial morphology of some titanosuchid deinocephalians. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 72, pp. 99—116. 1938. A report on some Karroo reptiles from the Luangwa Valley, Northern Rhodesia. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 94, pp. 371—384. 1938a. On a South African mammal-like reptile, *Bauria cynops*. Palaeobiologica, vol. 6, pp. 164—183. 1948. On the Anomodont reptiles from the Tapinocephalus zone. Spec. Publ. Roy. Soc. South Africa, R. Broom Commem. Vol., Cape Town, pp. 57—64. 1952. Further observations on the type-skull of *Struthiocephalus whitsidei*. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (12), vol. 5, pp. 455—459. 1952a. On a new tapinocephalid deinocephalian. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (12), vol. 5, pp. 509—511. 1952b. A new deinocephalian from the Karroo (*Struthiocephalus intermedius* gen. et sp. nov.). Ann. a. Mag. Nat. Hist., (12), vol. 5, pp. 988—989. 1952a. Nuwe soort van Tapinocephalide Deinocephalie *Struthiocephalus abralensis* sp. nov., South Afric. J. Sci., vol. 48, pp. 247—248. 1952 f. The Gorgonopsiergeslag *Hipposaurus* en familie Ictidiorhinidae. Tydsk. wetenskap kuns, Bd. 12, SS. 142—148. 1953. A report on a collection of fossil reptilian bones from Tanganyika territory. Ann. S. Afric. Mus., vol. 42, pp. 5—18. 1953a. A suggested classification of the taxonomic status of South African titanosuchians. Ann. S. Afric. Mus., vol. 42, pp. 19—28. 1953b. The cranial morphology and taxonomy of the tapinocephalid genus *Struthiocephalus*. Ann. South Afric. Mus., vol. 42, pp. 32—53. 1954. Scalopsaurid from the Tapinocephalus-zone. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (7), vol. 14, pp. 153—157. 1954a. The pristerognathid theroccephalians from the Tapinocephalus-zone in the South African Museum. Ann. South Afric. Mus., vol. 42, pp. 65—107. 1954b. The cranial structure of the titanosuchian: *Anteocaurus*. Ann. South Afric. Mus., vol. 42, pp. 108—148. 1954b. The smallest titanosuchid yet recorder from the Karroo. Ann. South Afric. Mus., vol. 42, pp. 149—156. 1954c. *Parantecaurus* gen. nov.: a titanosuchian reptile. Ann. South Afric. Mus., vol. 42, pp. 157—159. 1957. The moschid skulls in the South African Museum. Ann. South Afric. Mus., vol. 44, pp. 15—38. 1961. The dentition of the titanosuchian deinocephalians. Ann. South Afric. Museum, vol. 46, pt. 6, pp. 57—111. 1963. Early dichotomies in the therapsids. South Afr. J. Sci., vol. 57, pp. 176—195. 1963a. Diversity within the South African Deinocephalia. South Afr. J. Sci., vol. 57, pp. 196—206. Brink A. S. 1951. Studies of Karroo reptiles. I. Some small cynodonts. South Afric. J. Sci., vol. 47, pp. 338—342. 1951a. On the genus *Lystrosaurus* Cope. Trans. Roy. Soc. South Africa, vol. 33, pp. 107—120. 1952. Studies of Karroo reptiles. III. The manus of Cistecephalus. South Afric. J. Sci., vol. 49, pp. 13—15. 1954. *Thrinaxodon* and some other Lystrosaurus zone cynodonts in the collection of the National Museum, Bloemfontein. Navors. Nas. Mus., vol. 1, pp. 115—125. 1954a. Note on a new *Platycrinurus* skull. Navors. Nas. Mus., vol. 1, pp. 127—129. 1954b. On the Whitsideidae, a family of theroccephalian mammal-like reptiles. Trans. Roy. Soc. South Africa, vol. 34, pp. 43—59. 1955. A study of the skeleton of *Diademodon*. Palaeontol. Afric., vol. 3, pp. 3—39. 1955a. On the Cynognathidae. Palaeontol. Afric., vol. 3, pp. 47—55. 1955b. Note on a very tiny specimen of *Thrinaxodon liorhinus*. Palaeontol. Afric., vol. 3, pp. 57—76. 1957. Speculations on some advanced mammalian characteristics in the higher mammal-like reptiles. Palaeontol. Afric., vol. 4, pp. 77—96. 1957a. On *Aneurogophius icidiceps* Broom and Robinson. Palaeontol. Afric., 1956, vol. 4, pp. 97—115. 1958. On the skeleton of *Aneurogophius icidiceps* Broom and Robinson. Palaeontol. Afric., vol. 5, pp. 29—37. 1958a. *Struthiocephalus titcingi* sp. nov. Palaeontol. Afric., vol. 5, pp. 39—56. 1959. Notes on some whitsideids and moschiorhins. Palaeontol. Afric., vol. 6, pp. 23—49. 1960. A new type of primitive cynodont. Palaeontol. Afric., vol. 7, pp. 155—182. 1960a.

On some small thercephalians. *Palaeontol. Afric.*, vol. 7, pp. 155–182. Brink A. S., Kitching J. W. 1951. Some theriodonts in the collection of the Bernard Price Institute. *Ann. a. Mag. Nat. Hist.*, (12), vol. 4, pp. 1218–1236.—1953. On *Leavachia duvenhagei* and some other procynosuchids in the Rubidge collections. *South Afric. J. Sci.*, vol. 49, pp. 313–317.—1953a. Studies on new specimens of the Gorgonopsia. *Palaeontol. Afric.*, vol. 1, pp. 1–28.—1953b. On some new *Cynognathus* zone specimens. *Palaeontol. Afric.*, vol. 1, pp. 29–48. Broili F. 1941. Haare bei Reptilien. *Anat. Anz.*, Bd. 92, SS. 62–68. Broili F., Schröder J. 1934–1938. Beobachtungen an Wirbelknochen der Karroo-Formation: I. Zur Osteologie des Kopfes von *Cynognathus*. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1934, SS. 95–128. II. Über den Cynodontier *Tribolodon frentensis* Seeley. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1934, SS. 163–177. III. Ein Gorgonopside aus den unteren Beaufort-Schichten. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1934, SS. 179–190. IV. Ein neuer Gorgonopside aus den unteren Beaufort-Schichten. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1934, SS. 209–223. VI. Über den Schädel von *Cistecephalus* Owen. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1935, SS. 1–20. VII. Ein neuer Bauriamorphe aus der *Cynognathus*-Zone. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1935, SS. 21–36. VIII. Ein Dinosaurier-Rest aus den unteren Beaufort-Schichten. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1935, SS. 93–114. IX. Über den Schädel von *Gomphognathus* Seeley. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1935, SS. 115–182. X. Über die Beziehung von *Trirachodon* Seeley. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1935, SS. 189–198. XI. Über den Schädel von *Cynidognathus* Haughton. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1935, SS. 199–221. XII. Über einige primitive Anomodontier-Schädel aus den unteren Beaufort-Schichten. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1935, SS. 223–278. XIII. Über die Skelettreste eines Gorgonopsiers aus den unteren Beaufort-Schichten. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1935, SS. 279–330. XIV. Ein neuer Vertreter der Gorgonopsiden-Gattung *Aelurognathus*. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1935, SS. 331–355. XV. Ein Thercephalier aus den unteren Beaufort-Schichten. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1936, SS. 1–20. XVI. Beobachtungen am Schädel von *Eumegacromys* Broom. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1936, SS. 21–43. XVII. Ein neuer Anomodontier aus der *Cistecephalus*-Zone. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1936, SS. 45–60. XVIII. Über Cynodontier-Wirbel. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1936, SS. 61–76. XIX. Ein neuer Fund von *Tribolodon* Owen. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1936, SS. 187–228. XXII. Ein neuer Galesauride aus der *Cynognathus*-Zone. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1936, SS. 260–282. XXIII. Ein weiterer Thercephalier aus den unteren Beaufort-Schichten. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1936, SS. 283–310. XXIV. Über Theriodontierreste aus der Karroo-Formation Ostafrika. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1936, SS. 311–355. XXVIII. Über einiger neue Anomodontier aus der *Tapinocephalus*-Zone. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., 1937, SS. 118–168. Broom R. L. 1903. On an almost perfect skull of a new primitive theriodont (*Lycosuchus vanderveldti*). *Trans. South Afric. Philos. Soc.*, vol. 14, pp. 197–205.—1907. On the origin of the mammal-like reptiles. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 1047–1061.—1908. On the interrelationships of the known thercephalian genera. *Ann. South Afric. Mus.*, vol. 4, pp. 369–572.—1910. On *Tribolodon* and on the relationships of the Multituber-

culata. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 760–768.—1911. On the structure of the skull in cynodont reptiles. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 893–925.—1912. On the structure of the internal ear and the relations of the basiscranial nerves in *Dicynodon*, and on the homologies of the mammalian auditory ossicles. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 419–425.—1913. On evidence of a mammal-like dental scissure in the cynodont reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 32, pp. 465–468.—1913a. On the Gorgonopsia, a suborder of the mammal-like reptiles. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 225–230.—1914a. Relation of the American lycososaurs to the South African dinoccephalians. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, vol. 25, p. 143.—1915. On the origin of mammals. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, (B), vol. 206, pp. 1–47.—1923. On the structure of the skull in the carnivorous dinoccephalian reptiles. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 661–684.—1924. On the classification of the reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 51, pp. 39–65.—1926. On the mammalian presphenoid and mesethmoid bones. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 257–264.—1927. Some further points in the structure of the mammalian basiscranial axis. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 233–244.—1929. On some recent new light on the origin of mammals. *Proc. Linnean Soc. N. S. Wales*, vol. 54, pp. 688–694.—1929a. On the carnivorous mammal-like reptiles of the family Titanosuchidae. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 13, pp. 9–36.—1930. On the structure of the mammal-like reptiles of the suborder Gorgonopsia. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, (B), vol. 218, pp. 345–371.—1935. A new genus and some new species of mammal-like reptiles. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 18, pp. 1–12.—1935a. The vomer-paraphenoid questions. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 18, pp. 23–31.—1935b. A further contribution to our knowledge on the structure of the mammalian basiscranial axis. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 18, pp. 33–36.—1935a. On some new genera and species of Karroo fossil reptiles. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 18, pp. 55–72.—1935b. A new type of Anomodont reptile. *Nature*, vol. 135, pp. 583–584.—1936. On some new genera and species of Karroo fossil reptiles, with notes on some others. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 18, pp. 349–366.—1936a. Review of some recent work on South African fossil reptiles. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 18, pp. 397–413.—1936b. On the structure of the skull in the mammal-like reptiles of the suborder Thercephalia. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, (B), vol. 226, pp. 1–43.—1937. A further contribution to our knowledge of the fossil reptiles of the Karroo. *Proc. Zool. Soc. London*, (B), vol. 107, pp. 299–318.—1937a. A few more new fossil reptiles from the Karroo. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 19, pp. 141–146.—1937b. On the palate, occiput and hindfoot of *Bauriacynops* Broom. *Amer. Mus. Novitates*, N 946, pp. 1–6.—1938. On a new family of carnivorous therapsids from the Karroo-beds of South Africa. *Proc. Zool. Soc. London*, (B), vol. 108, pp. 527–533.—1938a. On two new anomodont genera. *Transvaal Mus.*, vol. 19, pp. 247–250.—1938b. On recent discoveries throwing light on the origin of the mammal-like reptiles. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 19, pp. 253–255.—1938c. On a nearly complete thercephalian skeleton. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 19, pp. 257–261.—1938d. The origin of the cynodonts. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 19, pp. 279–288.—1940. Some new Karroo reptiles from the Graaff-Reinet district. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 20, pp. 71–81.—1940a. On some new genera and species of fossil reptiles from the Karroo beds of Graaff-Reinet. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 20, pp. 158–192.—1941. Some new Karroo reptiles with notes on a few others. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 20, pp. 193–213.—1943. Some new types of mammal-like reptiles. *Proc. Zool. Soc. London*, (B), vol. 113, pp. 17–24.—1946. The skeleton of a very small thercephalian. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 21, pp. 33–41.—1946a. A contribution to our knowledge of the vertebrates of the Karroo beds of South Africa. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*,

- vol. 61, pp. 577-629.—1949. New fossil reptile genera from the Bernard Price collection. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 21, pp. 187-194.—1950. Some fossil reptiles from the Karoo Beds of Ledy Frere. *South Afr. J. Sci.*, vol. 47, pp. 86-88. Broom R., George M. 1950. Two new gorgonopsian genera from the Bernard Price collection. *South Afr. J. Sci.*, vol. 46, pp. 188-190.—1950a. Some new anomodont reptiles in the Bernard Price collection. *South Afr. J. Sci.*, vol. 46, pp. 275-278. Broom R., Robinson J. T. 1948. On some new types of small carnivorous mammal-like reptiles. *Spec. Publs Roy. Soc. South Africa*, R. Broom Commem. Vol., Cape Town, pp. 29-44.—1948a. Some new fossil reptiles from the Karoo beds of South Africa. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 118, pp. 392-407. Broom R., Shepers C. W. 1937. A new species of *Dicynodon*. *South Afr. J. Sci.*, vol. 33, pp. 729-730. Byrne F. 1937. A preliminary report on a new mammal-like reptile from the Permian of South Africa. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, vol. 40, pp. 221-231.—1940. Notes on the evolution of the mammal-like reptiles. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, vol. 43, pp. 291-295.
- Cabrera A. 1943. El primer hallazgo de therapsidos en la Argentina. *Notas Museo La Plata*, t. 8, pp. 317-331. Camp. C. L. 1948. The dicynodont ear. *Spec. Publs Roy. Soc. South Africa*, R. Broom Commem. Vol., Cape Town, pp. 109-113. Camp C. L., Welles S. P. 1956. Triassic dicynodont reptiles. *Mem. Univ. California*, vol. 13, pp. 255-348. Case E. C. 1934. Description of a skull of *Kannemeyeria erythraea* Haughton. *Contribs Mus. Paleontol. Univ. Michigan*, vol. 4, pp. 115-127. Cox C. B. 1959. On the anatomy of a new dicynodont genus with evidence of the position of the tympanum. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 132, pp. 321-367. Chow M. C., Hu C. C. 1959. A new tritylodontid from Lulung, Yunnan. *Verteb. palasiatica*, vol. 3, pp. 9-12. Collier E. H. 1948. The mammal-like reptile *Lycacops*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 89, pp. 357-404. Crompton A. W. 1955. A possible explanation for the origin of the mammalian brain and skull. *South Afr. J. Sci.*, vol. 52, pp. 130-133.—1955a. A revision of the Scalopsauridae with special reference to kinship in this family. *Navors. N.S. Mus.*, vol. 1, pp. 149-183.—1955b. On some Triassic cynodonts from Tanganyika. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 125, pp. 617-699.—1958. The cranial morphology of a new genus and species of icetidosaurs. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 130, pp. 183-215.—1962. On the dentition and tooth replacement in two baumiamorph reptiles. *Ann. South Afr. Museum*, vol. 46, pp. 231-255.—1963. On the lower jaw of *Diarthrogathus* and the origin of the mammalian lower jaw. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 140, pp. 687-753. Crompton A. W., Ellenberger F. 1957. On a new cynodont from Molteno beds and the origin of the tritylodontids. *Ann. South Afr. Mus.*, vol. 44, pp. 1-44.
- Efimov I. A. 1940. *Ulemosaurus svijagensis* Riab.—ein Dinocephale aus den Ablagerungen des Perm der UdSSR. *Nova acta Leopold.* (N. F.), Bd. 9, SS. 155-205. Estes R. F. 1961. Cranial anatomy of the cynodont reptile *Thrinaxodon liorhinus*. *Bull. Mus. Compar. Zool.*, vol. 123, pp. 165-180. Ewer R. F. 1961. The anatomy of the anomodont *Daptocephalus leonticeps* (Owen). *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 136, pp. 375-402.
- Fourie S. 1963. A new tritylodontid from the cave sandstone of South Africa. *Nature*, vol. 198, p. 201.—1963a. Tooth replacement in the gomphodont cynodont *Dicademon*. *South Afr. J. Sci.*, vol. 57, pp. 211-213.
- Goodrich E. S. 1894. On the fossil Mammalia from the Stonesfield slates. *Quart. J. Microscop.*, vol. 35, pp. 407-432. Gregory W. K. 1913. Critique of recent work of the morphology of the vertebrate skull, especially in relation to the origin of mammals. *J. Morphol.*, vol. 24, pp. 1-42.—1926. The skeleton of *Moschops capensis* Broom, a dinoccephalian reptile from the Permian of South Africa. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 56, pp. 179-251.—1948. The significance of the Broom collection of South African fossil vertebrates in the American Museum of Natural History. *Spec. Publs Roy. Soc. South Africa*, R. Broom Commem. Vol., Cape Town, pp. 17-27.—Gregory W. K., Camp C. L. 1918. Studies in comparative myology and osteology. III. Reconstruction of *Cynognathus*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 38, pp. 447-563.
- Haughton S. H. 1915. On a new type of dinoccephalian, *Moschops longiceps*. *Ann. South Afr. Mus.*, vol. 12, pp. 78-81.—1915a. On the skull of the genus *Kannemeyeria*. *Ann. South Afr. Mus.*, vol. 12, pp. 91-97.—1917. Descriptive catalogue of the Anomodontia. *Ann. South Afr. Mus.*, vol. 12, pp. 127-174.—1918. Some new carnivorous Therapsida, with notes upon the brain-case in certain species. *Ann. South Afr. Mus.*, vol. 12, pp. 175-216.—1920. A review of the reptilian fauna of the Karoo system of S. Africa. *Trans. Geol. Soc. South Afr.*, vol. 22, pp. 1-25.—1920a. On the genus *Itcidopsis*. *Ann. Durban Mus.*, vol. 2, pp. 243-246.—1922. On some Upper Beaufort Therapsida. *Trans. Roy. Soc. South Africa*, vol. 10, pp. 299-307.—1924. On Cynodontia from the Middle Beaufort Beds of Harrismith, Orange Free State. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 11, pp. 74-92.—1924a. The fauna and stratigraphy of the Stormberg series. *Ann. South Afr. Mus.*, vol. 12, pp. 323-497.—1924b. On some Gorgonopsian skulls in the collection of the South African Museum. *Ann. South Afr. Mus.*, vol. 12, pp. 499-517.—1924c. A bibliographic list of Pre-Stormberg Karoo Reptilia with a table of horizons. *Trans. Roy. Soc. South Africa*, vol. 12, pp. 51-104.—1927. On Karoo vertebrates from Nyassaland. *Trans. Geol. Soc. South Afr.*, vol. 29, pp. 69-83.—1929. On some new therapsid genera. *Ann. South Afr. Mus.*, vol. 28, pp. 55-78.—1932. On a collection of Karoo vertebrates from Tanganyika territory. *Quart. J. Geol. Soc. London*, vol. 88, pp. 134-171.—1954. Gondwanaland and the distribution of early reptiles. *Trans. Geol. Soc. South Afr.*, Append. to vol. 56, pp. 1-30. Huebner E. 1933. Zur Kenntnis des Württembergischen Röhthonebeds mit Zahnfundern neuer Säuger und säugerähnlicher Reptilien. *Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg*, Bd. 89, SS. 65-128. Huebner E. 1922. Zur Osteologie des *Dicynodon* Schädel. *Paläontol. Z.*, Bd. 5, SS. 58-71.—1928. Ein Cynodontier aus der Trias Brasilien. *Zbl. Mineral., Geol. und Paläontol.*, Abt. B, SS. 251-270.—1931. Beitrag zur Kenntnis der Fauna der südafrikanischen Karrooformation. *Geol. u. Paläontol. Abhandl.*, (N. F.), Bd. 18, SS. 157-228.—1935. Die fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes an der Zeitenwende. *Ordnung Anomodontia. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbasilien 1928/1929*, Liefer 1, Tübingen, 92 S.—1936. Die fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes an der Zeitenwende. *Ordnung Cynodontia. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbasilien 1928/1929*, Liefer 2, Tübingen, 93 S.—1939. Zur Deutung der Reptilreste vom Popo Agie River. *Zbl. Mineral., Geol. und Paläontol.*, Abt. B, SS. 397-399.—1940. Die Saurier der Karroo, Gondwana- und verwandten Ablagerungen in faunistischer, biologischer und phylogenetischer Hinsicht. *Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Beil.-Bd. 83, Abt. B, SS. 246-347.—1942. Zur Bestimmung von *Tamboeria*. *Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Abt. B, SS. 246-294.—1942a. Die Anomodontier des Ruhuhu-Gebietes in der Tübinger Sammlung. *Palaeontographica*, Bd. 94, Abt. A, SS. 154-184.—1942b. Die fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes. München, 332 S.—1944. Ein Anomodontier-Fund am oberen Amazonas. *Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Monatsh., Abt. B, SS. 260-265.—1948. Gleiche Cynodontier in der Obertrias nordargentinens und südbrasilien. *Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Monatsh., Abt. B, SS. 378-382.—1949. Der Stapes und

ein problematischer Knochen von Stahlekeria. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Monatsh., Abt. B., SS. 344—347.—1950. Die Theriodontien des ostafrikanischen Ruhuh-Gebietes in der Tübingen Sammlung. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Abhandl., Bd. 92, SS. 347—136.

Janensch W. 1952. Über den Unterkiefer der Therapsiden. Paläontol. Z., Bd. 26, SS. 229—247.—1959. Eine *Jonheria* aus der Karrooformation des Kaplandes. Paläontol. Z., Bd. 33, SS. 22—49.

Kermack K. A. 1956. Tooth replacement in mammal-like reptiles of the suborders Gorgonopsia and Thecodontia. Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 240, pp. 95—133. Kuhn O. 1937. Cotylosauria et Theromorpha. Fossilium Catalogus. I. Animalia, Pt. 79, SS. 1—41, 79—209. Kuhn-Schneider E. 1954. Der Ursprung der Säugetiere. Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich, Bd. 99, SS. 165—197. Kühne W. G. 1943. The dentary of *Tritylodon* and the systematic position of the Tritylodontidae. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (11), vol. 10, pp. 589—601.—1950. Mesozoic terrestrial vertebrates in the Bristol Channel area. Proc. Zool. Soc. London, vol. 419, pp. 53—54.—1950a. *Microtherium* und *Uniserium* E. von Huene sind Fragmente unterer Backenzähne eines Tritylodontiers. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh., Abt. B., SS. 187—191.—1956. The Liassic therapsid *Oligokyphus*. Brit. Mus. (Nat. Hist.), vol. 10, 149 p.—1957. Die Tritylodontiden. Paläontol. Z., Bd. 31, SS. 53—54.—1958. Rätische Triconodonten aus Glamorgan, ihre Stellung zwischen den Klassen Reptilia und Mammalia und ihre Bedeutung für die Reichart'sche Theorie. Paläontol. Z., Bd. 32, SS. 197—235. Kuforga S. 1838. Beitrag zur Kenntnis der organischen Überreste des Kupfersandsteines am westlichen Anhang des Urals.—1842. Beitrag zur Paläontologie Russlands. Verhandl. Russ. Kais. Mineral. Ges. St. Petersburg, SS. 1—34.—1844. Zweiter Beitrag zur Paläontologie Russlands. Verhandl. Russ. Kais. Mineral. Ges. St. Petersburg, SS. 62—104.

Lillienstern H. Röhlevon 1944. Eine Dicyonodontierfährte aus dem Chirotheriensandstein von Hessberg bei Hildburghausen. Paläontol. Z., Bd. 23, SS. 368—385. Lucas F. A. 1904. A new batrachian and a new reptile from the Trias of Arizona. Proc. U. S. Nat. Museum, vol. 27, pp. 193—195.

Mantón A. A. 1959. Two new gorgonopsian skulls. Paläontol. Africana, vol. 6, pp. 51—76. Meyer H. 1866. Reptilien aus dem Kupfer-Sandstein des westrussischen Gouvernements Orenburg. Paläontographica, Bd. 15, SS. 97—130. Minoprio J. L. 1954. Theriodontes en el Triasico de Mendoza. An. Soc. Cient. Argentina, t. 157, pp. 31—37.

Newton E. T. 1893. On some new reptiles from the Elgin sandstone. Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 484, pp. 431—503. Nopcsa F. 1902. Über Rippen eines Deuterosauriden (*Deuterosaurus seelyi* nov. sp.). Beitr. Paläontol. u. Geol. Osterr.-Ungarns, Bd. 14, SS. 185—194.—1928. On some fossil reptiles from the copper-bearing Permian strata of Russia. Geologia Hung., Ser. Paläontol., Bd. 1, SS. 12—20.—1933. On the biology of the theromorphous reptile *Euchambersia*. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (10), vol. 12, pp. 125—126.

Olson E. C. 1935. A mounted skeleton of the mammal-like reptile *Dicyonodon tygriceps*. J. Geol., vol. 43, pp. 1063—1066.—1937. The skull structure of a new anomodont. J. Geol., vol. 45, pp. 851—858.—1937a. The cranial morphology of a new gorgonopsian. J. Geol., vol. 45, pp. 511—524.—1938. Notes on the brain case of a therapsid. J. Morphol., vol. 63, pp. 75—86.—1938a. The occipital, otic, basicranial and pterygoid regions of the Gorgonopsia. J. Morphol., vol. 62, pp. 141—173.—1944.

Origin of mammals, based upon cranial morphology of the therapsid suborders. Spec. Pap. Geol. Soc. Amer., N 55, pp. 1—136. Olson E. C. Broom R. 1937. New genera and species of tetrapods from the Karroo beds of South Africa. J. Paleontol., vol. 11, 613—619. Olson E. C., Byrne F. 1938. The osteology of *Aulacoccephalodon pacoti* Broom. J. Geol., vol. 46, pp. 177—190. Osborn H. F. 1887. The Triassic mammals *Dromatherium* and *Microcodon*. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 24, pp. 109—111.—1888. On the structure and classification of the Mesozoic Mammalia. J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, (2), vol. 9, pp. 186—265. Owen R. 1876. Descriptive and illustrated catalogue of the fossil Reptilia of South Africa in the collection of the British Museum. London, pp. 1—88.—1881. On the order Theriodontia, with a description of a new genus and species. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 37, pp. 261—265.

Parrington F. R. 1933. On the cynodont reptile *Thrinacosodon liorhinus*. Seeley. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (10), vol. 11, pp. 16—24.—1934. On the cynodont genus *Galesaurus*, with a note on the functional significance of the changes in the evolution of the therodont skull. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (10), vol. 13, pp. 38—67.—1935. A note on the parasphenoid of the cynodont *Thrinacosodon liorhinus*. Seeley. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (10), vol. 16, pp. 399—401.—1936. On the tooth-replacement in therodont reptiles. Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 226, pp. 121—142.—1936a. Further notes on tooth-replacement. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (10), vol. 18, pp. 109—116.—1939. On the digital formulae of therodont reptiles. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (11), vol. 3, pp. 209—214.—1945. On the middle ear of the Anomodontia. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (11), vol. 12, pp. 625—631.—1946. On the cranial anatomy of cynodonts. Proc. Zool. Soc. London, vol. 416, pp. 181—197.—1946a. On the quadratojugal bone of synapsid reptiles. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (11), vol. 13, pp. 780—786.—1955. On the cranial anatomy of some gorgonopsids and the synapsid middle ear. Proc. Zool. Soc. London, vol. 125, pp. 1—40. Parrington F. R., Westoll T. S. 1940. On the evolution of the mammalian palate. Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 230, pp. 305—355. Pearson H. S. 1924. The skull of the dicyonodont reptile, *Kannemeyeria*. Proc. Zool. Soc. London, pp. 793—826.—1924a. A dicyonodont reptile reconstructed. Proc. Zool. Soc. London, pp. 827—855. Petronievich B. 1918. Note on the lower jaw of *Stereognathus oolithicus*. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (9), vol. 1, pp. 67—70.—1919. Comparison between the lower jaws of the cynodont reptiles *Gomphognathus* and *Cynognathus*. Proc. Zool. Soc. London, 1918, pp. 197—207.—1922. Note on root-division in the molar teeth of *Tritylodon*. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (9), vol. 10, pp. 216—217.—1926. On the double articulation of the lower jaws in the most primitive mammals and mammal-like reptiles. Glasnik Prirod. Društ. Zagreb, vol. 37/38, 1925—1926, pp. 363—371.—1931. Sur le crâne et la mâchoire inférieure de *Cynognathus crateronotus*. Glasnik srpska kral. akad. Beograd, Bd. 161, N 68, SS. 1—8. Peyer B. 1956. Über Zähne von Haramiyiden, von Triconodonten und von wahrscheinlich synapsiden Reptilien aus dem Rät von Hallau, Kt. Schaffhausen, Schweiz. Schweiz. paläontol. Abhandl., Bd. 72, SS. 1—72. Piveteau J. 1939. Un therapsid d'Indochine. Ann. Paléontol., t. 27, pp. 139—157. Pravoslaviev P. A. 1937. Gorgonopsidae des excavations faites au Dvina du Norte pelo Prof. V. P. Amalitzky. Bol. Museu nac. Rio de Janeiro, t. 13, pp. 133—159.

Qualen Wangenheim, von. 1845. Über einen im Kupfersandsteine der westrussischen Formation entdeckten Saurierkopf. Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, t. 18, p. 389.

Romer A. S. 1922. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 46, pp. 517—606. Romer A. S., Pri-

ce L. I. 1944. *Stahlekeria lenzi*, a giant Triassic Brazilian dicynodont. Bull. Mus. Compar. Zool., vol. 93, pp. 463-491.

Schaeffer B. 1941. The pes of *Bauria cynops* Broom. Amer. Mus. Novitates, N 4103, pp. 1-7. Schepers G. W. H. 1937. The endocranial cast of *Dicynodon dutto* nov. sp. South Afric. J. Sci., vol. 33, pp. 731-749. Seeley H. 1894. Further evidences of the skeleton in *Deuterosaurus* and *Rhopalodon*, from the Permian rocks of Russia. Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 185, pp. 663-717.-1897. On fossil reptiles from the governments of Perm and Vologda. Compt. Rend. 7th Intern. Geol. Congr., St. Petersburg, pp. 179-182. Simpson G. G. 1927. On the cynodont reptile *Triobolodon frengensis* Seeley. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (9), vol. 20, pp. 28-32.-1933. The ear region and the foramina of the cynodont skull. Amer. J. Sci., (5), vol. 26, pp. 285-294.-1959. Mesozoic mammals and the polyphyletic origin of mammals. Evolution, vol. 13, pp. 405-414. Sollas I. B. J., Sollas W. J., 1915-1916. A study of the skull of a *Dicynodon* by means of serial sections. Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 204, pp. 201-223; vol. 207, pp. 532-539. Sun Ai-lin. 1963. The Chinese kannemeyeriids. Palaeontol. sinica, (n. s.), N 17, pp. 71-109.

Toerien M. J. 1951. Notes on the genus *Kannemeyeria*. South Afric. J. Sci., vol. 48, pp. 279-282.-1953. The evolution of the palate in South African Anomodontia and its classificatory significance. Palaeontol. Afric., vol. 1, pp. 49-117.-1954. *Lystrorhynchus primitivus*, sp. nov. and the origin of the genus *Lystrorhynchus*. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (12), vol. 7, pp. 934-938.-1954a. Note on the systematic position of *Compsoodon* van Hoepen. Navors. Nas. Mus., vol. 1, pp. 131-132.-1955. Convergent trends in Anomodontia. Evolution, vol. 9, pp. 152-156.-1955a. Important new Anomodontia. Palaeontol. Afric., vol. 3, pp. 65-72. Towarnicki R. 1950. Znaczenie ssakozębnicy (Theriodontia) w filogenezie ssaków. Ann. Univ. M. Curie Skłodowska, (C), t. 4, N 1, pp. 326-374. Trautschold H. 1884. Die Reste permischen Reptilien des paläontologischen Kabinetes der Universität Kazan. Nouv. Mém. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, t. 15, pp. 1-39. Twelvetrees W. H. 1880. On theriodont humeri from the Upper Permian copper bearing sandstones of Kargalinsk near Orenburg. Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, t. 55, N 1, p. 123.-1880a. On a new theriodont reptile (*Clorhizodon orenburgensis* Twel.), from the Upper Permian cupiferous sandstone of Kargalinsk. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 36, pp. 540-543.-1882. On some reptilian teeth from the Upper Permian cupiferous sandstone Kargalinsk. Geol. Mag., (2), vol. 9, pp. 337-338.-1882. On organic remains from the Upper Permian strata of Kargalinsk, in Eastern Russia. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 38, pp. 490-501.

Van Hoepen E. C. N. 1934. Oor die indeling van die Dicynodontidae na aanleiding van nuwe vorme. Navors. Nas. Mus., vol. 2, pp. 67-101.

Watson D. M. S. 1911. The skull of *Diademodon*, with notes on those of some other cynodonts. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (8), vol. 8, pp. 293-330.-1912. On some reptilian lower jaws. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (8), vol. 10, pp. 573-587.-1913. Further notes on skull, brain and organs of special sense of *Diademodon*. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (8), vol. 12, pp. 217-228.-1913a. On a new cynodont from the Stormberg. Geol. Mag., (5), vol. 10, pp. 145-148.-1913b. The limbs of *Lystrorhynchus*. Geol. Mag., (5), vol. 10, pp. 256-258.-1913c. On some features of the structure of the thercephalic skull. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (8), vol. 11, pp. 65-79.-1914. The Deincephalia, an order of mammal-like reptiles. Proc. Zool. Soc. London, pp. 749-786.-1914a. Notes on some carnivorous therapsids. Proc. Zool. Soc. London, pp. 1021-

1038. 1914b. *Dicynodon halli* sp. nov., an anomodont reptile from South Africa. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (8), vol. 14, pp. 95-97.-1917. A sketch classification of the Pre-Jurassic tetrapod vertebrates. Proc. Zool. Soc. London, pp. 167-186.-1920. On the Cynodontia. Ann. and Mag. Nat. Hist., (9), vol. 6, pp. 506-524.-1921. The bases of classification of the Theriodontia. Proc. Zool. Soc. London, pp. 35-98.-1931. On the skeleton of a bauriomorph reptile. Proc. Zool. Soc. London, pp. 1163-1205.-1942. On Permian and Triassic tetrapods. Geol. Mag., vol. 79, pp. 81-116.-1948. *Dicynodon* and its allies. Proc. Zool. Soc. London, vol. 118, pp. 823-877.-1953. The evolution of the mammalian ear. Evolution, vol. 7, pp. 159-177.-1960. On anomodontia skeleton. Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 29, pp. 131-208. Watson D. M. S., Romer A. S. 1956. A classification of therapsid reptiles. Bull. Museum Compar. Zool., vol. 114, pp. 37-89. Williston S. W. 1904. Notice of some new reptiles from the Upper Trias of Wyoming. J. Geol., vol. 12, pp. 688-697.

Young C. C. 1935. On the Reptilian remains of the Tzuichung formation near Chungking, Szechuan. Bull. Geol. Soc. China, vol. 14, pp. 67-70.-1935a. On two skeletons of Dicynodontia in Sinkiang. Bull. Geol. Soc. China, vol. 14, pp. 483-517.-1937. New Triassic and Cretaceous reptiles in China. Bull. Geol. Soc. China, vol. 17, pp. 109-120.-1937a. On the Triassic dicynodonts from Shansi. Bull. Geol. Soc. China, vol. 17, pp. 393-411.-1939. Additional Dicynodontia remains from Sinkiang. Bull. Geol. Soc. China, vol. 19, pp. 111-146.-1946. The Triassic vertebrate remains of China. Amer. Mus. Novitates, N 1324, pp. 1-14.-1947. Mammal-like reptiles from Lufeng, Yunnan, China. Proc. Zool. Soc. London, vol. 117, pp. 537-597.-1952. On a new thercephalic from Sinkiang, China. Acta Sci. Sin., vol. 1, pp. 152-165. Yuan P. L., Young C. C. 1934. On the discovery of a new *Dicynodon* in Sinkiang. Bull. Geol. Soc. China, vol. 13, pp. 563-573.-1934a. On the occurrence of *Lystrorhynchus* in Sinkiang. Bull. Geol. Soc. China, vol. 13, pp. 575-580.

Proganosauria

Broom R. L. 1904. Observations on structure of *Mesosaurus*. Trans. South Afric. Philos. Soc., vol. 15, pp. 103-113.-1908. Note on the species of *Mesosaurus*. Ann. South Afric. Mus., vol. 4, pp. 379-380.-1913. On a new mesosaurian reptile (*Mesosaurus africanus*). Ann. South Afric. Mus., vol. 7, pp. 358-360.

Gervais P. 1865. Description du *Mesosaurus tenidensis*, reptile fossile de l'Afrique australe. Mém. Acad. Sci. Montpellier, Sect. Sci., t. 6, pp. 169-174.

Huene F. 1940. Das unterpermische Alter aller Mesosaurier führenden Schichten. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 200-210.-1940a. Ein aquatischer Zweig der Pelycosaurier. Paläontol. Z., Bd. 22, SS. 120-125.-1941. Osteologie und systematische Stellung von *Mesosaurus*. Fossilium catalogus. I. Animalia, Pt. 85, 6 S. 58.-1944. Die Verwandtschaft einiger früher Tetrapoden-Gruppen. Paläontol. Z., Bd. 23, SS. 410-421.

Kretzoi M. 1953. A legidősebb magyar ősmérfő bet. Földt. közlöny, vol. 83, pp. 273-277. Kuhn O. 1939. Mesosauria. Fossilium catalogus. I: Animalia, Pt. 85, 6 S.

McGregor L. 1908. On *Mesosaurus brasiliensis* nov. sp. from the Permian of Brazil. In: White J. C. Final rept. Comis. estud. min. Carvão Pedra, Brazil, Rio de Janeiro, pt. 2, pp. 301-336.

Seeley H. G. 1892. The Mesosauria of South Africa. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 48, pp. 586-604.

Wiman C. 1926. Zur Kenntnis der Mesosaurier. Glasknik Prirod. Društ. Zagreb, vol. 27/28, 1925—1926, pp. 411—423.

Synaptosauria

Huene E. 1949. Studie über die Umwandlung des Landfisches in den Schwimmfisch bei Sauropterygiern und Placodontiern, gezeigt an der Vorderextremität. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abhandl., Abt. B, Bd. 90, SS. 96—102. Huene F. 1943. Fragmenta Sauropterygiana. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Monatsb., Abt. B, SS. 248—255.

Kuhn-Schneider E. 1954. The origin of the lizards. Endeavour, vol. 13, pp. 213—219.

Piveteau J. 1955. L'origine des Plésiosaures. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 241, pp. 1486—1488.—1955a. Araeoscelidia. «Traité de paléontologie», ed. J. Piveteau t. 5, pp. 412—419.

Romer A. S. 1933. Vertebrate paleontology. Chicago—1947. The relationships of the Permian reptile *Protorosaurus*. Amer. J. Sci., vol. 245, pp. 19—30.

Vaughn P. P. 1955. The Permian reptile *Araeoscelis* restudied. Bull. Mus. Compar. Zool. vol. 113, pp. 303—467.

Watson D. M. S. 1957. On *Millerosaurus* and the early history of the sauropsid reptiles. Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 240, pp. 325—400.

Araeoscelidia

Andree A. 1893. *Araosaurus frischmanni* H. von Meyer. Ein dem Wasserleben angepasster Rhynchocephale von Solenhofen. Ber. Senckenberg. Naturforsch. Ges., Bd. 21, SS. 21—34.

Broili F. 1926. Ein neuer Fund von *Pleurosaurus* aus dem Malm Fränkens. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., Bd. 30, Abh. 8, SS. 1—48. Brom R. L. 1931. On the skull of the primitive reptile *Araeoscelis*. Proc. Zool. Soc. London, pp. 741—744.

Camp C. L. 1945. *Prolacerta* and the Protorosaurian reptiles. Amer. J. Sci., vol. 243, pp. 17—32, 84—101. Case E. C. 1907. Description of the skull of *Bolosaurus striatus* Cope. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 23, pp. 653—658.—1928. Indications of a cotylorhynch and of a new form of fish from the Triassic beds of Texas, with remarks on the Shinarump conglomerate. Contribs Mus. Paleontol., Univ. Michigan, vol. 3, pp. 1—14. Credner H. 1889. Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rotliegenden des Plauenischen Grundes bei Dresden. VIII. *Kadalsosaurus priscus*. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 41, SS. 319—342.

Dames W. 1896. Beitrag zur Kenntniss der Gattung *Pleurosaurus* H. von Meyer. Sitzungsber. Kgl. preuss. Akad. Wiss. Berlin, Bd. 42, SS. 1107—1125.

Gervais P. 1858. Description de l'*Aphelosaurus luciventis*, saurien fossile des shistes de Lodève. Ann. sci. nat. Zool., (4), t. 10, pp. 233—235.—1859. Zoologie et paléontologie françaises. T. 1 (text), 544 p.; t. 2 (Atlas). Paris. Gregory J. T. 1945. Osteology and relationships of *Trilophosaurus*. Univ. Texas Publ., N 4401, pp. 273—359.

Huene F. 1926. Zur Beurteilung von *Protorosaurus*. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 469—475.—1930. *Palaeochaenele* und *Coelurosaurus*. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 440—441.—1938. Zur Bestimmung von Fussspuren der Protorosauriden und Rhynchosauriden. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B,

SS. 58—64.—1944. Beiträge zur Kenntnis der Protorosaurier. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Monatsb., Abt. B, SS. 120—131.—1952. Revision der Gattung *Pleurosaurus* auf Grund neuer und alter Funde. Palaeontographica, Abt. A, Bd. 101, SS. 167—200.

Jaekel O. 1904. Über ein neues Reptil aus dem Buntsandstein der Eifel. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 56, Monatsber., SS. 90—94.

Kuhn O. 1939. Protorosauria. Fossilium Catalogus. I: Animalia. Pt. 85, 8 S.—1939a. Schädelbau und systematische Stellung von *Weigeltisaurus*. Paläontol. Z., Bd. 21, SS. 163—167.

Lortet L. 1892. Les reptiles fossiles du bassin du Rhône. Arch. Mus. Sci. Nat. Lyon, t. 5, pp. 80—90.

Meyer H. 1845—1860. Zur Fauna der Vorwelt. Bd. I (1845), 52 S.; Bd. 4 (1860), 142 S.

Olson E. C. 1960. A trilophosaurid reptile from the Kootenai formation (Lower Cretaceous). J. Paleontol., vol. 34, pp. 551—555.

Pabst W. 1908. Die Tierfährten in dem Rotliegenden Deutschlands. Nova Acta Leopold. Bd. 89, SS. 315—482. Parrington F. R. 1953. On *Aenigmatosaurus grallator*, gen. et sp. nov., a problematic reptile from the Lower Trias. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (12), vol. 6, pp. 721—738. Peabody F. E. 1952. *Petrolacosaurus kansensis* Lane, a Pennsylvanian reptile from Kansas, Paleontol. Contribs Univ. Kansas, vol. 10, pp. 1—41. Piveteau J. 1926. Paléontologie de Madagascar. XIII. Amphibiens et Reptiles permien. Ann. Paléontol., t. 15, p. 128.

Robinson P. L. 1957. An unusual sauropsid dentition. Proc. Linnean Soc. London, vol. 154, pp. 283—293.

Struntz C. 1928. Die Präparation eines *Pleurosaurus* Skeletts. Nat. Mus., Bd. 11, S. 534.

Watson D. M. S. 1914. *Pleurosaurus* and the homologies of the bones of the temporal region of the lizard's skull. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (8), vol. 14, pp. 84—96. Weigelt J. 1930. *Palaeochaenele jaekeli* nov. gen., nov. sp., ein neuer Rhynchocephale aus dem Mansfelder Kupferschiefer. Leopoldina, Bd. 6, SS. 625—642.—1932. Ein Reptilkiefer aus dem eisbleber Kupferschiefer. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 525—530. Williston S. W. 1910. New Permian reptiles; rhachitiform vertebrates. J. Geol., vol. 18, pp. 585—600.—1911. A new family of reptiles from the Permian of New Mexico. Amer. J. Sci., (4), vol. 31, pp. 378—398.—1913. An ancestral lizard from the Permian of Texas. Sci., (n. s.), vol. 38, pp. 825—826.—1913a. The skulls of *Araeoscelis* and *Casea*, Permian reptiles. J. Geol., vol. 21, pp. 743—747.—1914. The osteology of some American Permian vertebrates. J. Geol., vol. 22, pp. 364—419.

Sauropterygia

Бажанов В. С. 1958. Относительно плеозавра и ихтиозавра из верхней юры Западного Казахстана. Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, т. 2, стр. 72—76. Алма-Ата. Изд-во АН КазССР. Боголюбов Н. Н. 1909. Об остатках двух пресмыкающихся (*Cryptocleidus stibirskenensis* nov. sp. et *Ichthyosaurus steleodon* nov. sp.), найденных проф. А. П. Павловым на Болге. Ежегодн. по геол. и минерал. России, т. 11, стр. 42—50.—1911. Из истории плеозавров в России. М., 412 стр.—1912. Заметки о плеизозаврах из верхней юры России. Зап. Российск. о-ва геол. и минерал., т. 14, стр. 4—7.

Кабанов К. А. 1959. Захоронения юрских и меловых пресмыкающихся в районе Ульяновска. Изв. Ка-

заяв. филиала АН СССР, сер. геол., 1959, № 7, стр. 211—214.

Меннер В. В. 1948. Остатки плезиозавров из среднеюрских отложений Восточной Сибири. Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 98, стр. 3—50.

Новожилов Н. И. 1948. Два новых плезиозавра из нижнеюрского яруса Поволжья. Докл. АН СССР, т. 60, стр. 115—118.—1948а. О некоторых особенностях в устройстве темных костей у плезиозаврид. Докл. АН СССР, т. 60, стр. 285—288.

Православлев П. А. 1915. Остатки юного плезиозавра из верхне-меловых отложений р. Лиски. Донской обл. Ежегодн. по геол. и минерал. России, т. 17, стр. 225—260.—1916. Эласмосавр из верхне-меловых отложений Донской обл. Тр. Петербургск. о-ва естествоиспыт., т. 38, стр. 153—332.

Рождественский А. К. 1947. Находка гигантского плезиозавра в Заволжье. Докл. АН СССР, т. 56, стр. 197—199. Рязинин Н. А. 1908. Два новых плезиозавра из юрских и меловых отложений России. Тр. Геол. ком-та, вып. 43, стр. 1—34.—1939. Новые находки плезиозавров в Советской Арктике и шейный позвонок *Plesiosaurus latispinalis* Owen с о-ва Уединения в Карском море. Пробл. Аркт. н.и. ин-та, т. 9, стр. 49—54.

Andrews C. W. 1895. Note on a skeleton of a young plesiosaur from the Oxford Clay of Peterborough. Geol. Mag., (4), vol. 2, pp. 241—243.—1895a. On the development of the shoulder girdle of a Plesiosaur (*Cryptoclidus oxoniensis* Phillips sp.) from the Oxford clay. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (6), vol. 15, pp. 333—346.—1895b. On the structure of the skull in *Peloneustes phylarchus*, a plesiosaur from the Oxford Clay. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (6), vol. 16, pp. 242—256.—1895b. The pectoral and pelvic girdles of *Muraenosaurus plicatus*. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (6), vol. 16, pp. 429—434.—1896. On the structure of the plesiosaurian skull. Quart. J. Geol. Soc., vol. 52, pp. 246—253.—1896a. Note on the pelvis of *Cryptoclidus oxoniensis* (Phillips). Geol. Mag., (4), vol. 3, pp. 145—148.—1897. On the structure of the skull of a plesiosaur. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 53, pp. 177—185.—1909. On some new Plesiosauria from the Oxford Clay of Peterborough. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (8), vol. 4, pp. 418—429.—1910. Note on a mounted skeleton of a small plesiosaur, *Peloneustes phylarchus* Seeley sp. Geol. Mag., (5), vol. 7, pp. 110—112.—1910a. A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay. Pt. I. London, 205 p.—1911. On the structure of the roof of the skull and of the mandible of *Peloneustes* with some remarks on the plesiosaurian mandible generally. Geol. Mag., (5), vol. 8, pp. 160—164.—1911a. Description of a new plesiosaur (*Plesiosaurus capensis*, sp. nov.) from the Uitenhage beds of Cape Colony. Ann. South Afric. Mus., vol. 7, pp. 309—322.—1922. Description of a new plesiosaur from the Weald Clay of Berwick (Sussex). Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 78, pp. 285—288.—1922a. Note on the skeleton of a large plesiosaur (*Rhomalosaurus thurstoni* sp. nov.) from the Upper Lias of Northamptonshire. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (9), vol. 10, pp. 407—415. Arthaber G. 1924. Die phylogenie der Nothosaurier. Acta Zool., Bd. 5, pp. 439—516.

Bigot A. 1938. Saurpterygiens du Jurassique du Calvados. Bull. Soc. géol. France, (5), t. 8, pp. 631—657. Boulenger G. A. 1896. On a nothosaurian reptile from the Trias of Lombardy, apparently referable to *Lariosaurus*. Trans. Zool. Soc. London, vol. 14, pp. 1—10. Brandes Th. 1914. Plesiosaurien aus dem unteren Lias von Halberstadt. Palaeontographica, Bd. 61, SS. 41—56. Broili F. 1907. Über die Reste eines Nothosauriden aus den Kössener Schichten. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., S. 337.—1927. Ein Saurpterygier aus dem Arlbergsschicht-

ten. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., SS. 205—228.—1930. Plesiosaurierreste von der Insel Quiriquina. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 63, Abt. B., SS. 497—514. Brown B. 1913. A new plesiosaur, *Leurospondylus*, from the Edmonton Cretaceous of Alberta. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 605—615.

Cabrera A. 1941. Un plesiosauria nuevo del cretáceo del Chubut. Rev. Museo La Plata, (n. s.), t. 2, pp. 113—130. Carte A., Bailey W. H. 1863. Description of a new species of *Plesiosaurus* from the Lias near Whitby. Roy. Dublin Soc. J., vol. 4, pp. 160—170. Case E. C. 1936. A nothosaur from the Triassic of Wyoming. Contr. Mus. Paleontol., Univ. Michigan, vol. 5, pp. 1—34. Combe W. D. 1821. Notice on the discovery of a new fossil animal forming a link between the *Ichthyosaurus* and the *Crocodylus*. Trans. Geol. Soc. London, vol. 5, pp. 559—594.—1822. Additional notices on the fossil genera *Ichthyosaurus* and *Plesiosaurus*. Trans. Geol. Soc. London, (2), vol. 1, pp. 103—123. Cope E. D. 1868. [Remarks on *Clidastes*, *Nectoporphus* and *Elasmosaurus*] Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1868, p. 181.—1869. [Remarks on *Clidastes*, *Polycotylus* and *Elasmosaurus*] Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 11, p. 117.—1870. Synopsis of the extinct Batrachia and Reptilia of North America. Trans. Amer. Philos. Soc., (n. s.), vol. 14, pp. 34—61.—1870a. On *Elasmosaurus platyrus*. Amer. J. Sci., (2), vol. 1, pp. 140—141.—1871. On the fossil reptiles and fishes of the Cretaceous rocks of Kansas. 4th Ann. Rept. U. S. Geol. Surv. Wyoming a. Terr. by F. V. Hayden, vol. 2, pp. 385—424. Corroy G. 1929. Les vertébrés du Trias de Lorraine. Ann. Paléontol., t. 17, pp. 83—136. Cragin F. W. 1888. Preliminary description of a new or little known saurian from the Benton of Kansas. Amer. Geologist., vol. 2, p. 404—407.—1891. New observations on the genus *Trinacromerum*. Amer. Geologist., vol. 8, pp. 171—174.

Dames W. 1890. *Anarosaurus pumilio* nov. gen. nov. sp. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 42, SS. 74—83. 1895. Die Plesiosaurier der süddeutschen Liasformation. Abhandl. Kgl. Akad. Wiss. Berlin, phys.-math. Kl., N. 2, SS. 1—83. Deecke W. 1886. Über Lariosaurien und einige andere Saurier der lombardischen Trias. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 38, S. 170.—1895. Notiz über ein Nothosauriden-Fragment. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 47, SS. 303—306. Delar J. B. 1959. The Mesozoic reptiles of Dorset, pt. 2. Proc. Dorset Nat. Hist. a. Antiq. Field Club, vol. 80, pp. 52—90. Deslongchamps E. 1870. *Polypuctodon archiaci*. Etudes géologiques et paléontologiques sur l'embranchement de la Seine et les falaises de la Haute-Normandie, par G. Lenier. Havre, 245 p.

Edinger T. 1921. Über Nothosaurus. I. Ein Steinkern der Schädelhöhle. II. Zur Gamenfrage. Senckenbergiana, Bd. 3, SS. 121—205.—1922. Über Nothosaurus. III. Schädel und im Keuper. Senckenbergiana, Bd. 4, SS. 37—42.—1930. «Hirnausschnitt des *Plesiosaurus*» Paläontol. Z., Bd. 12, SS. 135—136.—1935. *Pistosaurus*. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 74, Abt. B., SS. 321—359. Eichwald E. 1862. Die vorweltliche Fauna und Flora des Grünsandes der Umgegend von Moskau. Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, t. 35, pp. 355—410.—1868. Lethæa rossica ou paléontologie de la Russie, t. 2, pp. 1195—1285. Stuttgart. Etheridge R. J. 1897. An Australian Saurpterygion *Cimoliosaurus* converted into Opal. Rec. Austral. Mus., vol. 3, p. 1904. A second saurpterygion converted into opal, from the Upper Cretaceous of White Cliffs, New South Wales. Rec. Austral. Mus., vol. 5, pp. 306—316.

Fischer P. 1869. Mémoire sur le *Phiosaurus grandis*, reptile gigantesque du Kimmeridge Clay du Havre. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, t. 5, pp. 253—269. Fischer von Waldheim G. 1847. Notice sur quelques sauriens

fossiles du gouvernement de Moscou. Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, t. 19, pp. 90–107. Follet A. 1949. Note sur une dent de Plesiosauren voisin de *Plesiosaurus jerox* Sauvage du Fuller's earth d'Écouché (Orne). Bull. Soc. Amis Sci. Nat. Rouen, t. 85, pp. 22–24. Fraas E. 1896. Die schwäbischen Trias-Saurier. Stuttgart, 17 S.—1910. Plesiosauren aus dem oberen Lias von Holzmaden. Paläontographica, Bd. 57, SS. 105–140. Fraas O. 1881. *Simosaurus pustulus* aus der Lettenkohle von Hohe- neck. Jahres. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 37. Frisch K. 1894. Beitrag zur Kenntnis der Saurier des Hall'schen unteren Muschelkalks. Abhandl. Naturforsch. Ges. Halle, Bd. 20, SS. 271–302.

Geissler G. 1895. Über neue Saurier-Funde aus dem Muschelkalk von Bayreuth. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 47, SS. 331–355. Giebel C. G. 1847. Fauna der Vorwelt, Bd. 1, Abt. 2, 217 S. Leipzig. Glaucoud P. 1896. Les poissons et les reptiles du Jurassique des environs de Poitiers, d'Angoulême et de la Rochelle. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 24, pp. 155–171. Gross K. 1944. Über den Bau der Zähne von *Plesiosaurus jerox* (Sauvage). Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Monatsh., Abt. B., S. 227–230.—1948. Beiträge zur Geologie und Paläontologie des Warthegebietes. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abhandl., Abt. B., SS. 239–257. Gürlich G. 1884. Über einige Saurier des obersteichischen Muschelkalks. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 36, SS. 125–142.—1886. Über *Dactylosaurus*. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 38, S. 457.—1891. Über einen neuen *Notiosaurus* von Gogolin in Oberschlesiens. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 43, SS. 967–970.

Haas G. 1959. Plesiosaur vertebra from the Cenomanian of the Ma'ayan Netafim near Eilat. Bull. Res. Council Israel, (B), vol. 7, pp. 203–204. Hector J. 1874. On the fossil Reptilia of New Zealand. Trans. a. Proc. New Zealand Inst., vol. 6. Hermann R. 1907. *Plesiosaurus* sp. aus dem Ornaten des fränkischen Jura. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 667–669. Hooger J. 1959. Die Funde der Nothosaurier im Hooger bei Wintersvein Niederlandes. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh., S. 274. Huene E. V. 1944. *Cymatosaurus* und seine Beziehungen zu anderen Sauriergruppen. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Monatsh., Abt. B., SS. 192–222. Huene F. 1902. Übersicht über die Reptilien der Trias. Geol. u. Paläontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 6, SS. 1–84.—1920. Neue Beobachtungen an *Simosaurus* und ihre Verwertung zur Stammesgeschichte der Sauriergruppe. Z. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. 23, SS. 206–209.—1921. Neue Beobachtungen an *Simosaurus*. Acta Zool., Bd. 2, SS. 201–239.—1923. Ein neuer Plesiosaurer aus dem oberen Lias Württembergs. Jahres. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 79.—1929. Ein Plesiosaurer im Keuper. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B., SS. 556–558.—1934. Ein grosser *Plesiosaurus* aus dem schwäbischen Ornaten. Jahres. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 90, SS. 31–46.—1935. Ein Plesiosaurerrest aus Grönlandischen oberem Jura. Medd. Grönland, Bd. 99, N. 4, SS. 1–10.—1937. Plesiosaurier in kurländischen Jura. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B., SS. 50–52.—1938. Ein Plesiosauride aus Abessinien. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B., SS. 370–376.—1942. Pachyplesiosauriden im süddeutschen obersten Muschelkalk. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B., SS. 290–295.—1944. Ein beachtenswerter Humerus aus unterstem Muschelkalk und seine Bedeutung. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Monatsh., Abt. B., SS. 223–227.—1951. Der älteste Sauriergruppe- Rest. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh., 1951, SS. 86–87.—1952. Skelett und Verwandtschaft von *Simosaurus*. Paläontographica, Abt. A., Bd. 102, SS. 163–182.—1957. Ein neuer primitiver Nothosauridae aus Braunschweig. Paläontol. Z., Bd. 31, SS. 92–98.—1958. Aus

den Lechtaler Alpen ein neuer *Anarosaurus*. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh., SS. 382–384. Hulke J. W. 1870. Note on some plesiosaurian remains obtained by J. C. Mansel in Kimmeridge Bay, Dorset. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 26, pp. 611–622.—1892. On the shoulder girdle in Ichthyosauria and Sauriopygia. Proc. Roy. Soc. London, vol. 52, pp. 233–255. Hutchinson H. N. 1922. A model of *Peloneustes phylarchus*. Geol. Mag., vol. 59, pp. 309–310. Hutton F. W. 1894. On a new plesiosaur from the Waitara River. Trans. a. Proc. New Zealand Inst., vol. 26, pp. 354–358. Huxley T. H. 1858. On a new species of *Plesiosaurus* from Street, near Glas- tonbury, with remarks on the structure of the atlas and axis vertebrae and of the cranium in that genus. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 14, p. 281–294.

Jaccard F. 1907. Notes sur les *Peloneustes phylarchus* Seeley du Musée paléontologique de Lausanne. Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat., (5), t. 43, pp. 393–398. Jaekel O. 1905. Über den Schädelbau der Nothosauriden. Sitzungsb. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, Bd. 60, SS. 60–84. Jakovlev N. N. 1903. Über *Plesiosaurus* Reste aus der Wolga-Stufe an der Lena in Sibirien. Zan. Rossijsk. mineral. o-ba, (2), t. 41, str. 13–16.

Kiprijanoff W. 1883. Studien über die fossilen Reptilien Russlands. 3. Gruppe Thaumatosauria n. aus der Kreide-Formation und dem moskau Jura. Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, (7), t. 31, pp. 1–57. Knight W. C. 1895. A new Jurassic plesiosaur from Wyoming. Sci. (n. s.), vol. 2, p. 449.—1898. Some new Jurassic vertebrates from Wyoming. Amer. J. Sci., (4), vol. 5, pp. 378–380. Koken E. 1887. Die Dinosaurier, Crocodiliden und Sauriopygier des norddeutschen Wealden. Paläontol. Abhandl., Bd. 3, SS. 309–419.—1893. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Nothosaurus*. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 45, SS. 337–377.—1896. Die Reptilien des norddeutschen Wealden. Paläontol. Abhandl., Bd. 7, SS. 117–126.—1905. Neue Plesiosaurierreste aus dem norddeutschen Wealden. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 681–693. Kuhn O. 1935. Sauriopygia. Fossilium Catalogus. I. Animalia, Pt. 69, 127 S.—1939. Ein neuartiger Reptilwirbel aus dem Kupferschiefer. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B., SS. 334–338. Kuhn-Schneider E. 1960. Ein neuer Pachyplesiosaurer von der Stulseralp bei Bergün (Kt. Graubünden, Schweiz). Eclogae Geol. Helv., Bd. 52, SS. 639–658.—1961. Der Schädel von *Simosaurus*. Paläontol. Z., Bd. 35, SS. 95–113.—1962. La position des notosaurides dans le système des reptiles. Colloq. internat. Centre nat. rech. sci. N 104, pp. 135–144. Kunisch H. 1888. Über eine Saurierplatte aus dem obersteichischen Muschelkalk. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 40, SS. 671–693.

Leidy J. 1865. Brief review of a memoir on the Cretaceous reptiles of the United States. Annual Rept. Smithsonian. Inst., pp. 66–73. Linder H. 1913. Beiträge zur Kenntnis der Plesiosaurier-Gattungen *Peloneustes* und *Plesiosaurus*; nebst Anhang: Über die beiden ersten Halswirbel der Plesiosaurier. Geol. u. Paläontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 11, SS. 339–409. Longman H. A. 1924. Some Queensland fossil vertebrates. Mem. Queensl. Mus., vol. 8, pp. 16–28.—1930. *Kronosaurus queenslandicus*, a gigantic Cretaceous plesiosaur. Mem. Queensl. Mus., vol. 10, pp. 4–7.—1932. Restoration of *Kronosaurus queenslandicus*. Mem. Queensl. Mus., vol. 10, p. 98. Lucas F. A. 1903. A new plesiosaur. Smithsonian. Misc. Collect., vol. 45, p. 96. Lydekker R. 1888. Notes on the Sauriopygia of the Oxford and Kimmeridge Clays. Geol. Mag., (3), vol. 5, pp. 350–356.—1889. On the generic position of the so called *Plesiosaurus indicus*. Rec. Geol. Surv. India, vol. 22, pp. 49–50.—1889a. On the remains and affinities of five genera Mesozoic reptiles. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 45, pp. 41–59.—1889b. Catalogue of fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum. Pt. II, The orders

Ichthyopterygia und Sauropterygia. London, 307 p.—1890. Dinosaurs of the Wealden and the Sauropterygians of the Purbeck and Oxford Clay. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 46, pp. 36–53.—1890a. Supplement to Catalogue of fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum, pt. 4, pp. 226–277. London.

Mansel-Pleydel J. C. 1889. *Cimoliosaurus richardsoni* Lydekker. Proc. Dorset Nat. Hist. and Antiq. Field Club, vol. 10, pp. 171–179. Marsh O. G. 1891. Geological horizons as determined by vertebrate fossils. Amer. J. Sci., (3), vol. 42, pp. 336–338. Mehl M. C. 1912. *Muraenosaurus reedii* sp. nov. and *Tricleidus? laramensis* Knight, American Jurassic plesiosaurs. J. Geol., vol. 20, pp. 344–352. Meyer H. 1832. Palaeontologia. Frankfurt am Main, 560 S.—1841. *Thaumatosaurus oolithicus*, der fossile Wundersaurier aus dem Oolith. Neues Jahrb. Mineral., Geogn., Geol. u. Petrefaktenkunde, SS. 176–184.—1855. Zur Fauna der Vorwelt. Die Saurier des Muschelkalke mit Rücksicht auf die Saurier aus dem buntem Sandstein und Keuper. Frankfurt am Main, 167 S.—1856. *Thaumatosaurus oolithicus* aus dem Oolith von Neuffen. Palaeontographica, Bd. 6, SS. 14–18.—1856a. *Ischyrodon meriani* aus dem Oolith in Frickthale. Palaeontographica, Bd. 6, SS. 19–21.

Neaveyerson E. 1935. Reptiles from the Oxford Clay of Peterborough in the geological collection of the University of Liverpool. Proc. Liverpool Geol. Soc., vol. 16, pp. 234–262. Nopsca F. 1923. Vorläufige Notiz über die Pachyostose und Osteosklerose einiger mariner Wirbeltiere. Anat. Anz., Bd. 56, SS. 353–359.—1928. On some nothosaurian reptiles from the Trias. Geologica Hungar., Ser. palaeontol., Bd. I, SS. 20–44.

Owen R. 1840. Report on British fossil reptiles, Pt. I. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., vol. 9 (1839), pp. 78–80.—1841. Odontography. London, 288 p.—1842. Report on British fossil Reptiles, Pt. 2. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., vol. 11 (1841), pp. 60–65.—1854. Reptilia and Pisces in Museum of Royal College of Surgeons, England. London, 184 p.—1861. Monograph of the fossil Reptilia of the Cretaceous formations. Suppl. 3. Plesiosauria and Sauropterygia. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, vol. 12, pp. 20–25.—1861a. Monograph on the fossil Reptilia of the Kimmeridge Clay, No 1. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, vol. 13, pp. 15–16.—1863. Monograph on the British fossil Reptilia from the Kimmeridge Clay, No 2. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, vol. 14, pp. 27–28.—1864. Monograph on the fossil Reptilia from the Cretaceous formations. Suppl. 4. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, vol. 16, pp. 1–18.—1869. Monograph of the fossil Reptilia from the Kimmeridge Clay, No 3. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, vol. 22, pp. 1–12.—1869a. A history of British fossil Reptilia (1849–1884), vol. 3, pp. 152–153. London.

Persson P. O. 1963. A revision of the classification of the Plesiosauria with synopsis of the stratigraphical and geographical distribution of the group. «Lunds Univ. Arsskr.» (2), vol. 59, 60 p.

Peyer B. 1931. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. IV. *Ceresiosaurus calcanii* nov. gen., nov. sp. Abhandl. Schweiz. palaeontol. Ges., Bd. 51, SS. 3–68.—1932. Sauriezurteil aus der Lettenkohle der Schambelen. Eclogae Geol. Helv., Bd. 25, SS. 277–282.—1932a. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. V. *Pachypleurosaurus edwardsi*. Abhandl. Schweiz. palaeontol. Ges., Bd. 52, N. 3, SS. 1–18.—1933–1934. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. VII. Neubeschreibung der Saurier von Perledo. Abhandl. Schweiz. palaeontol. Ges., Bd. 53 (1933), SS. 3–58; 54 (1934), SS. 61–130.—1938. Über das Gliedermassenskelett der Nothosauriden. Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges., Zürich, Bd. 83, SS. 225–237.—1939. Die Triasfauna der

Tessiner Kalkalpen. XIV. *Paranothosaurus amsleri* nov. gen., nov. spec. Abhandl. Schweiz. Palaeontol. Ges., Bd. 62, N. 4, SS. 1–87.

Rau R. 1957. Die Wiederherstellung und Neuaufstellung unserer Flossenechse *Plesioneustes*. Natur u. Volk, Bd. 87, SS. 262–266. Riabinin A. N. 1909. Zwei Plesiosauren aus den Jura- und Kreideablagerungen Russlands. Mém. Comité géol. St. Pétersburg, (2), t. 43, pp. 1–49. Rusconi C. 1948. Plesiosauros del Jurassico de Mendoza. An. Soc. cient. Argent., t. 146, pp. 327–351. Russell S. L. 1931. Fresh water plesiosaurs. Canad. Field Naturalist, vol. 45, pp. 135–137.—1935. A plesiosaur from the Upper Cretaceous of Manitoba. J. Paleontol., vol. 9, pp. 385–389.

Saint-Saine J. 1955. Sauropterygia. «Traité de paléontologie», Ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 429–456. Paris. Sauvage H. E. 1873. Notes sur les reptiles fossiles. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 1, pp. 365–386.—1876. Notes sur les reptiles fossiles. 4. *Liopleurodon*. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 4, pp. 435–442.—1879. Prodrôme des plesiosaures et des elasmosaures des formations Jurassiques supérieures de Boulogne-sur-Mer. Ann. Sci. Nat. Paris, (6), Zool., t. 8, art. 13, pp. 1–38.—1880. Synopsis des poissons et des reptiles des terrains jurassiques de Boulogne-sur-Mer. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 8, p. 524–547.—1898. Vertébrés fossiles du Portugal. Lisbonne.—1912. Les plesiosaures du terrain Jurassique du Boulonnais. Bull. Soc. acad. Boulogne, t. 9, p. 186. Schrammen A. 1899. Beitrag zur Kenntnis der Nothosauriden des unteren Muschelkalke in Oberschlesien. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 51, SS. 388–408. Schroeder H. 1914. Wirbeltiere der Rüdersdorfer Trias. Abhandl. Kgl. preuss. geol. Landesanst. (N. F.), Bd. 65, SS. 1–98. Schuster J., Bloch R. 1925. Unterkiefer von *Nothosaurus raabii*. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, S. 60. Seeley H. G. 1865. On *Plesiosaurus macropterus*, a new species from the Lias of Whity. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (3), vol. 15.—1865a. On two new plesiosaurs from the Lias. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (3), vol. 16.—1871. On a new species of plesiosaur from the Portland limestone. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 8, pp. 180–186.—1874. On *Muraenosaurus leedsi*, a plesiosaurian from the Oxford Clay. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 30, pp. 197–208.—1874a. Note on the generic modifications of the plesiosaurian pectoral arch. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 30, pp. 436–449.—1877. On the vertebral column and pelvic bones of *Plesiosaurus evansi* (Seeley), from the Oxford Clay of St. Neotts. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 33, pp. 716–723.—1882. On *Neusticosaurus pusillus* Fraas, an amphibious reptile having affinities with the terrestrial Nothosauria and with the marine Plesiosauria. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 38, pp. 350–366.—1887. On the mode of the development of the young in *Plesiosaurus*. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., 1887, pp. 697–698.—1892. The nature of the shoulder girdle and clavicular arch in the Ichthyosauria and Sauropterygia. Proc. Roy. Soc. London, vol. 51, pp. 119–151. Skuphos T. G.—1893. Über *Parthanosaurus zitteli* und *Micropleurosaurus schlosseri*, nov. gen., nov. sp., aus den Voralberger Partnachschichten. Abhandl. Kais.-kgl. geol. Reichsanst., Bd. 15, N. 5, 15 S. Smellie W. R. 1915. On a new plesiosaur from the Oxford Clay. Geol. Mag., (6), vol. 2, pp. 341–343.—1916. *Aptractolepis teretipex*: a new plesiosaur in the Hunterian museum Glasgow University. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, vol. 51. Sollas W. J. 1881. On a new species of *Plesiosaurus* (*P. conybeari*) from the Lower Lias. Charnmouth, with observations on *P. megacephalus*. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 37, pp. 440–481. Struve B. W. 1957. Flossen-Echsen. Natur u. Volk, Bd. 87, SS. 249–262. Stutchbury S. 1846. Description of a new species of *Plesiosaurus* in the museum of the Bristol

Institution. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 2, pp. 411—417. Swinton W. E. 1930. Preliminary account of a new genus and species of Plesiosaur. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (10), vol. 6, pp. 206—209.—1930a. A new plesiosaur from Warwickshire. Nat. Hist. Mag., vol. 2, pp. 271—275.—1948. Plesiosaurs in the City Museum, Bristol. Proc. Bristol Naturalist Soc., vol. 27, pp. 343—360.—1930a. A new plesiosaur from Warwickshire. Nat. Hist. Mag., vol. 2, pp. 271—275.—1948. Plesiosaurs in the City Museum, Bristol. Proc. Bristol Naturalists Soc., vol. 27, pp. 343—360.

Tarlo L. B. 1958. A review Plesiosaurs. Proc. 15th Intern. Congr. Zool., London, pp. 438—442.—1958a. The scapula of *Plesiosaurus macromerus* Phillips. Paleontology, London, vol. 1, pp. 193—199.—1959. *Plesiosaurus brachyspondylus* (Owen) from the Kimmeridge Clay. Palaeontology, London, vol. 1, pp. 283—291.—1960. A review of Upper Jurassic plesiosaurs. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol. vol. 4, pp. 145—189. Trautschold H. 1860. Recherches géologiques aux environs de Moscou. Couches Jurassique de Galiowa. Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, t. 33, pp. 338—361.—1862. Nomenclator palaeontologicus der jurassischen Formation in Russland. Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, t. 35, pp. 356—407.—1876. Ergänzung zur Fauna des russischen Jura. Jan. Pocc. минерал. о-ва, (2), t. 12, стр. 79—111.

Volz V. 1902. *Proneusticosaurus*, ein neue Sauropterygier-Gattung aus dem untersten Muschelkalk Oberschlesien. Palaeontographica, Bd. 49, SS. 121—162.

Wagner J. A. 1852. Neu-aufgefundene Saurier-Ueberreste aus den lithographischen Schiefer und dem oberen Jurakalke. Abhandl. Math.-phys. Kl. Kgl. bayer. Akad. Wiss., Bd. 6, SS. 663—710. Wand Kunz-mu. 1959. Über eine neue fossil Reptilform von Provinz Hupen, China. Acta Palaeontol. Sin., vol. 7, pp. 367—378. Watson D. M. S. 1909. A preliminary note on two new genera of Upper Liassic plesiosaurs. Mem. a. Proc. Manchester Literary a. Philos. Soc., vol. 54, N 4, pp. 1—28.—1910. Upper Liassic Reptilia. Pt. 2. Sauropterygia of Whitby Museum. Mem. and Proc. Manchester Literary a. Philos. Soc., vol. 54, N 11, pp. 1—13.—1911. A plesiosaurian pectoral girdle from the Lower Lias. Mem. a. Proc. Manchester Literary a. Philos. Soc., vol. 55, N 16, pp. 1—7.—1911a. Upper Liassic reptilia. Pt. 3. *Microcleidus macropterus* (Seeley) and the limbs of *Microcleidus homalospondylus* (Owen). Mem. a. Proc. Manchester Literary a. Philos. Soc., vol. 55, N 17, pp. 1—9.—1924. The elasmosaurid shoulder girdle and forelimb. Proc. Zool. Soc. London, pp. 885—917.—1951. The paleontology and modern biology. New Haven, 216 p. Wegner T. 1914. *Brancauros brancai*, nov. gen., nov. sp., ein Elasmosauride aus dem Wealden Westfalens. Festschrift für Prof. W. v. Branca, SS. 235—305. Leipzig. Wells S. P. 1943. Elasmosaurid plesiosaurs with description of new material from California and Colorado. Mem. Univ. California, vol. 13, pp. 125—254.—1952. A review of the North American Cretaceous elasmosaurs. Univ. Calif. Pubs. Bull. Dept. Geol. Sci., vol. 29, pp. 47—144.—1962. A new species of elasmosaur from the Aptian of Colombia and a review of the Cretaceous plesiosaurs. Univ. Calif. Pubs. Geol. Sci., vol. 44, N 1, 96 p. White T. E. 1936. On the skull of *Kronosaurus queanlandicus* Longman. Occasion Pap. Boston Soc. Nat. Hist., vol. 8, pp. 219—228.—1940. Holotype of *Plesiosaurus longirostris* Blake and classification of the Plesiosaurs. J. Paleontol., vol. 14, pp. 451—467. Wieland G. R. 1910. *Plesiosaurus* (*Polypthyrodon*) *mexicanus* Wieland, Paragones Inst. geol. Mexico, t. 3, pp. 359—365. Williston S. W. 1889. A new plesiosaur from the Niobrara Cretaceous of Kansas. Trans. Kansas Acad. Sci., vol. 12, pp. 174—178.—1897. A new plesiosaur from the Kansas Comanche Cretaceous. Kansas Univ. Quart.,

vol. 6, pp. 57.—1903. North American plesiosaurs. Pt. I. Pubs. Field Nat. Hist. Mus., Geol. ser., vol. 2, N 1, pp. 1—77.—1903a. On the structure of the plesiosaurian skull. Sci. (n. s.), vol. 17, p. 980.—1906. North American plesiosaurs: *Elasmosaurus*, *Cimoliosaurus* and *Polycotylus*. Amer. J. Sci., (4), vol. 21, pp. 221—236.—1907. The skull of *Brachachaenetus*, with observations on the relationships of plesiosaurs. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 32, pp. 477—489.—1908. North American Plesiosaurs: *Trinacromerum*. J. Geol., vol. 16, pp. 715—736. Williston S. W., Moodie R. L. 1913. A new plesiosaurian genus from the Niobrara Cretaceous of Nebraska. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 24, pp. 120—121.—1917. *Ogmodirus martinii*, a new plesiosaur from the Cretaceous of Kansas. Kansas Univ. Sci. Bull., vol. 10, pp. 61—73. Wiman C. 1916. Ein Plesiosaurierwirbel aus der Trias Spitzbergens. Bull. Geol. Instn Univ. Upsala, vol. 13, pp. 223—226.

Yabe H., Shikama T. 1948. A new Lower Triassic nothosaurian from Ishu near Yanaizu, Monô-gun, Miyagi Prefecture. Proc. Imp. Acad. Japan, vol. 24, N 10, pp. 35—41. Young C. C. 1942. Fossil vertebrates from Kuangyuan, N. Szechuan, China. Bull. Geol. Soc. China, vol. 22, pp. 293—309.—1946. On the reptilian remains from Weiyuan, Szechuan, China. Bull. Geol. Soc. China, vol. 24, pp. 187—290.—1958. On the new Pachypleurosaurides from Keichow, south-west China. Vertebr. Palasiatica, vol. 2, pp. 69—81.—1959. On a new Nothosauria from the Lower Triassic beds of Kwangsi. Vertebr. Palasiatica, vol. 3, pp. 73—78.

Zangerl R. 1935. Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. IX. *Pachypleurosaurus edwardsi* Cornalia. Osteologie—Variationsbreite—Biologie. Abhandl. Schweiz. paläontol. Ges., Bd. 56, Art. 2, SS. 1—80.

Placodontia

Agassiz L. 1833—1843. Recherches sur les poissons fossiles. T. 1—5. Neuchâtel.

Boni A. 1937. Vertebrati retici italiani. Atti Reale Accad. naz. Lincei. Mem. Kl. Sci. Fis., Mat. e Nat., (6), t. 6, pp. 677—697.—1947. *Placochelys malancinini*, nuova forma di Placodonte del Retico Lombardo. Palaeontogr. ital., t. 43, pp. 1—13. Broili F. 1912. Zur Osteologie des Schädels von *Placodus*. Palaeontographica, Bd. 59, SS. 147—155.—1921. Ein neuer Placodontier aus dem Rheintal der bayerischen Alpen. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-phys. Kl., 1920, SS. 311—320. Brotzen F. 1955. Occurrence of vertebrates in the Triassic of Israel. Nature, vol. 176, pp. 404—405.

Corroy G. 1928. Les vertébrés du Trias de Lorraine. Ann. Paléontol., t. 17, pp. 415—130.

Drevermann F. 1915. Über *Placodus*. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., 1915, SS. 402—405.—1922. Das Skelett der Placodontier. Paläontol. Z., Bd. 4, SS. 98—104.—1928. Schädel und Unterkiefer von *Cymadomus*. Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Ges., Bd. 38, SS. 291—309.—1933. Das Skelett von *Placodus gigas* Agassiz im Senckenberg-Museum. Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Ges., Bd. 38, SS. 319—364.

Eddinger T. 1928. Das Zentralnervensystem von *Placodus gigas* Ag. Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Ges., Bd. 38, S. 311.

Fischer W. 1959. Neue Funde von *Henodus chelyops* von Huene im Tübingen Gipskeuper. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol. Monatsh., SS. 24—247.

Gregory W. K. 1946. Pareiasaurs versus placodonts as near ancestors to the turtles. Bull. Amer. Mus. Nat.

Hist., vol. 86, pp. 275—326. Gross W. 1937. Bemerkungen über die Finger-Phalangen des Frankfurter *Placodus gigas*. Senckenbergiana, Bd. 19, S. 6. Gürlich G. 1884. Über einige Saurier des oberelsässischen Muschelkalke. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 36, SS. 125—142.

Haas G. 1959. On some fragments of the dermal skeleton of *Placodontia* from the Trias of Arafel en Ghar, Sinai peninsula. Kgl. svenska vetenskapsakad. Handl., (N. S.), Bd. 7, SS. 1—19. Huene F. 1931. Ergänzungen zur Kenntnis des Schädels von *Placochelys* und seiner Bedeutung. Geol. hungar., Ser. palaeontol., Fasc. 9, SS. 1—17.—1933. Zur Lebensweise und Verwandtschaft von *Placodus*. Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Ges., Bd. 38, SS. 367—382.—1936. *Henodus chelyops*, ein neuer Placodontier. Palaeontographica, Bd. 84, SS. 99—148.—1938. Der dritte *Henodus*. Ergänzungen zur Kenntnis des Placodontiers. Palaeontographica, Bd. 89, SS. 105—114.—1947. *Placodus* recently mounted at Tübingen. Amer. J. Sci., vol. 245, p. 784.—1949. Eine biologische Museumsaufstellung von *Placodontia* in Tübingen. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Monatsh., Abt. B, SS. 76—80.—1958. Nachfrage zur Kenntnis von *Henodus chelyops* aus dem Tübinger Gipskeuper. Palaeontographica, Abt. A, Bd. 110, SS. 165—169.

Jaekel O. 1901. Über einen neuen Placodontiden aus dem unteren Keuper von Vespem am Plattensee in Ungarn. Z. Dtsch. Geol. Ges., Bd. 53, H. 4. Protokoll, SS. 56—57.—1902a. Über *Placochelys* nov. gen. und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Palaeontol., Bd. 1, SS. 127—144.—1907. *Placochelys placodonta* aus der Obertrias des Bakony. Resultate der wiss. Erforsch. des Balatonsees, Bd. 1, T. 1, Anhang: Palaeontol., SS. 1—90.

Kuhn O. 1933. *Placodontia*. Fossilius Catalogus, I: Animalia, Pt. 62, 15 S. Kuhn-Schneider E. 1943. Über einen weiteren Fund von *Paraplocodus broili* Peyer aus der Trias des Monte San Giorgio. Eclogae Geol. Helv., Bd. 35, SS. 174—183.—1959. Über das Gebiss von *Cymodus*. Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich, Bd. 104, SS. 174—180.—1960. Über Placodontier. Paläontol. Z., Bd. 34, SS. 91—102.

Lydekker R. 1890. Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum, pt. 4. London, 295 p.

Meyer H. 1847—1855. Zur Fauna der Vorwelt. Die Saurier der Muschelkalke, mit Rücksicht auf die Saurier buntem Sandstein und Keuper. Frankfurt am Main, 167 S.—1858. *Psophoderma alpinum* aus dem Dachsteinkalk der Alpen. Palaeontographica, Bd. 6, SS. 246—252.—1863. *Placodus andriani* aus dem Muschelkalk der Gegend von Braunschweig. Palaeontographica, Bd. 10, SS. 57—61.—1863a. Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias. Palaeontographica, Bd. 11, S. 475.—1868. Vollständiger Schädel von *Placodus gigas*. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., 1868, S. 48. Münster G. 1830. Über einige ausgezeichnete fossile Fischzähne. Bayreuth, 4 S.

Owen R. 1858. Description of the skull and teeth of the *Placodus laticeps* Owen, with indications of other new species of *Placodus* and evidence of the saurian nature of that genus. Philos. Trans. Roy. Soc. London, vol. 148, p. 169.

Peyer B. 1931. *Paraplocodus broili* nov. gen. nov. sp., ein neuer Placodontier aus der Tessiner Trias. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 570—573.—1931a. Über einen Placodontierzahn aus dem Lias von Arzo. Eclogae Geol. Helv., Bd. 24, SS. 271—274.—1931. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. III. Placodontia. Abhandl. Schweiz. paläontol. Ges., Bd. 51, Art. 5, SS. 4—25.—1935. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. VIII. Weitere Placodontierfunde. Abhandl. Schweiz. paläontol. Ges., Bd. 55, Art. 3, SS. 1—26.—1943. Über eine neue Reptilgattung

aus dem Gränzbilumenhorizont der anisichen Stufe der Trias des Monte St. Giorgio. Eclogae Geol. Helv., Bd. 35, SS. 173—174.—1944. Die Reptilien vom Monte San Giorgio. Neujahrsh. Naturforsch. Ges. Zürich, N 146, SS. 5—95.—1956. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XVIII. *Helvetiosaurus zollingeri* nov. gen., nov. sp. Abhandl. Schweiz. paläontol. Ges., 1955, Bd. 72, No. 2, SS. 1—50. Peyer B., Kuhn-Schneider E. 1955. Placodontia. «Traité de paléontologie», éd. J. Piveteau, t. 5, pp. 459—486. Paris.

Reiff W. 1942. Ergänzungen zum Panzerbau von *Henodus chelyops* Huene. Palaeontographica, Bd. 94, Abt. A, SS. 31—42. Rosenberg G. 1935. Ein Placodontierzahn aus dem Hauptdolomit der Niederösterreichischen Kalkalpen. Verhandl. Geol. Reichsanst., SS. 54—58.

Vialli G. 1947. Contributo allo studio della dantatura e della masticazione nei placodonti. Atti Soc. Ital. Sci. Nat., t. 86, pp. 109—126.

Ichthyopterygia

Бажанов В. С. 1958. Относительно плизавра и ихтиозавра из верхней юры Западного Казахстана. Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, т. 2, стр. 72—76. Алма-Ата, Изд-во АН Каз. ССР. Боголюбов Н. Н. 1909. Об остатках двух пресмыкающихся (*Cryptocleidus simbirskensis* nov. sp. et *Ichthyosaurus steleodon* nov. sp.), найденных проф. А. П. Павловым на Волге в симбирских мезозойских отложениях. Ежегодн. по геол. и минерал. России, т. II, стр. 42—50.—1910. О португальских ихтиозаврах. Изв. Импер. акад. наук. (6), т. 4, № 6, стр. 469—476.

Журавлев К. И. 1941. Ихтиозавры и плезозавры из горных сланцев Савельевского славянского рудника. «Природа», № 5, стр. 84—86.—1943. Находки остатков верхнеюрских рептилий в Савельевском славянском руднике. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, стр. 293—306.

Кабанов К. А. 1959. Захоронения торских и меловых пресмыкающихся в районе Ульяновска. Изв. Казанск. фил.-науч. АН СССР, сер. геол., т. 7, стр. 211—214. Казанский П. 1903. О костях ихтиозавра, найденных в Сызранском уезде Симбирской губернии. Тр. О-ва естествоиспыт. при Казанск. ун-те, т. 37, вып. 3, стр. 1—33.

Рябинин А. Н. 1912. О позвонке ихтиозавра из киммериджа Печорского края. Тр. Геол. музею АН, т. 6, вып. 2, стр. 43—48.—1946. Позвонки ихтиозавра из верхней триасы Колынского края. «Природа», № 9, стр. 57—58.

Andrews C. W. 1907. Notes on the osteology of *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley. Geol. Mag., (5), vol. 4, pp. 202—208.—1910. A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay, pt. 1. London, 205 p.—1915. Note on a mounted skeleton of *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley. Geol. Mag., (6) vol. 2, pp. 145—146.—1924. Note on an Ichthyosaurian paddle showing traces of soft tissues. Proc. Zool. Soc. London, p. 533—536. A. P. Peyer R. M. 1956. The osteology and taxonomy of the fossil reptile *Ophthalmosaurus*. Proc. Zool. Soc. London, vol. 126, pp. 403—447.—1961. On the cranial morphology of ichthyosaurs. Proc. Zool. Soc. London, vol. 137, pp. 333—370.

Baier J. J. 1708. Oryctographia norica. Norimbergae, 95 S. Bauer F. 1898. Die Ichthyosaurier des oberen weissen Jura. Palaeontographica, Bd. 44, SS. 283—328.—1901. *Ichthyosaurus bambergensis* spec. nov. Ber. Naturforsch. Ges. Bamberg, Bd. 18, N 3, 56 S.—1905. Osteologische Notizen über Ichthyosaurier. Anat. Anz., Bd. 18,

- SS. 574—588. Baur G. 1887. On the morphology and origin of the Ichthyopterygia. Amer. Naturalist, vol. 21, pp. 837—840. Besmer A. 1947. Beiträge zur Kenntnis des Ichthyosauriergebisses. Die Trias Fauna der Tessiner Kalkalpen. XVI. Schweiz. Paläontol. Abhandl., Bd. 65, Art. 5, SS. 1—21. Branca W. 1907. Sind alle im Innern von Ichthyosauriern liegenden Jungen aus naheliegenden Embryonen? Abhandl. Kgl. preuss. Akad. Wiss., phys.-math. Kl., N. 3, SS. 1—34. Broili F. 1907. Ein neuer *Ichthyosaurus* aus der norddeutschen Kreide. Palaeontographica, Bd. 54, SS. 139—162.—1908. Ichthyosaurierreste aus der Kreide. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 25, SS. 422—442.—1909. Neue Ichthyosaurierreste aus der Kreide Norddeutschlands und das Hypophysenloch bei Ichthyosauriern. Palaeontographica, Bd. 55, SS. 295—302.—1916. Einige Bemerkungen über die Mikosauridae. Anat. Anz., Bd. 49, SS. 474—494.—1942. Verfestigungen im Integument der Ichthyosaurier. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., SS. 37—52. Broom R. 1924. On the classification of the reptiles. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 51, pp. 39—65.
- Cabrera A. 1939. Sobre un nuevo *Ichthyosaurus* del Neuen. Nolas Museo La Plata, Paleontol., N. 21, t. 4, pp. 485—491. Camp C. L. 1942. *Ichthyosaurus rostra* from central California. J. Paleontol., vol. 16, pp. 362—371.
- Decaseaux C. 1954. L'arrière-crâne d'un Ichthyosaurien du Lias. Ann. Paléontol., t. 40, pp. 67—77.—1955. Ichthyopterygia. In: «Traité de paléontologie», ed. J. Pirotte, t. 5, pp. 376—408. Paris. Dames W. 1895. Ueber die Ichthyopterygier der Triasformation. Sitzungsber. Kgl. preuss. Akad. Wiss., math.-phys. Kl., Bd. 46, SS. 493—498. Döhl L. 1907. L'audition chez les Ichthyosauriens. Bull. Soc. Belge Géol., Paléontol. et Hydrol., t. 21, pp. 157—163.
- Edinger T. 1934. *Mixosaurus*-Schädelrest aus Rüdersdorf. Jahrb. Preuss. geol. Landesanst., Bd. 55, SS. 341—347.
- Fraas E. 1891. Die Ichthyosaurier der Süddeutschen Trias- und Jura-Ab Lagerungen. Tübingen, 81 S.—1894. Die Hautbedeckung von *Ichthyosaurus*. Jahresh. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 50, SS. 493—498.—1911. Embryonaler *Ichthyosaurus* mit Hautbedeckung. Jahresh. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 67, SS. 480—487.—1913. Ein unverdrückter *Ichthyosaurus*-Schädel. Jahresh. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 69, SS. 1—12.
- Gilmore C. W. 1905. Osteology of *Baptanodon* (Marsh). Mem. Carnegie Mus., vol. 2, pp. 77—129.—1906. Notes on the osteology of *Baptanodon*, with description of a new species. Mem. Carnegie Mus., vol. 2, pp. 325—342.
- Hawkins T. 1834. Memoirs on Ichthyosauri and Plesiosauri. London. Hauff B. 1953. Das Holzmadenbuch. Oehningen, 56 S. Hoffmann J. 1958. Einbettung und Zerfall der Ichthyosaurier im Lias von Holzmaden. Meyniana, Bd. 6, SS. 10—55. Huene F. 1916. Beiträge zur Kenntnis der Ichthyosaurier im deutschen Muschelkalk. Palaeontographica, Bd. 62, SS. 1—68.—1922. Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Berlin, SS. 1—114.—1922a. Bemerkungen über das Becken von *Ichthyosaurus quadriscissus*. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 277—282.—1923. Die Stammesentwicklung der Ichthyosaurier. Paläontol. Z., Bd. 5, SS. 265—271.—1923a. Lines of phyletic and biological development of the Ichthyopterygia. Bull. Geol. Soc. America, vol. 34, pp. 463—468.—1925. Ichthyosaurier aus der Kreide Argentiniens. Rev. Mus. La Plata, t. 28, pp. 234—238.—1925. Einige Beobachtungen an *Mixosaurus cornalianus* (Bassani). Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B., SS. 289—
- Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B., SS. 412—295.—1925a. *Shastasaurus*-reste in der alpinen Trias, 417.—1926. Neues Ichthyosaurierfunde aus dem schwäbischen Lias. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 55, Abt. B., SS. 66—86.—1927. Beitrag zur Kenntnis mariner mesozoischer Wirbeltiere in Argentinien. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B., SS. 22—29.—1928. Ein neuer *Eurhinosaurus* aus dem oberen Lias von Holzmaden. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 59, Abt. B., SS. 471—484.—1931. Neue Studien über Ichthyosaurier aus Holzmaden. Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Ges., Bd. 42, SS. 345—382.—1931a. Neue Ichthyosaurier aus Württemberg. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 65, Abt. B., SS. 305—320.—1935. Neue Beobachtungen an *Mixosaurus*. Paläontol. Z., Bd. 17, SS. 159—162.—1936. Ichthyosaurierreste aus Timor. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B., SS. 327—334.—1937. Die Frage nach Herkunft der Ichthyosaurier. Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala, Bd. 27, SS. 1—9.—1940. Ein ganzes Ichthyosaurierskelett aus den westschweizerischen Vorpalen. Mittell. Naturforsch. Ges. Bern, SS. 1—14.—1943. Bemerkungen über primitive Ichthyosaurier. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Monatsh., Abt. B., SS. 154—156.—1949. Ein Versuch, die *Stenopterygius*-Arten der oberen Lias in Zusammenhang zu bringen. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Monatsh., Abt. B., SS. 80—88.—1949a. Ein Schädel von *Mixosaurus* und die Verwandtschaft der Ichthyosaurier. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Monatsh., Abt. B., SS. 88—95.—1949. Das Hinterhaupt der Ichthyosaurier. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Monatsh., Abt. B., SS. 215—221.—1951. Ein neuer Fund von *Eurhinosaurus longirostris*. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Abhandl., Bd. 93, SS. 277—284.—1951a. Eine neue Ichthyosaurier-Gattung der mittleren Trias. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Abhandl., Bd. 94, SS. 80—92.—1952. Kurzer Überblick über die Ichthyosaurier des schwäbischen oberen Lias. Jahresh. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 107, SS. 51—59.—1960. Die Frage der Herkunft der Ichthyosaurier. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh., 1960, SS. 147—148.
- Jaekel O. 1904. Eine neue Darstellung von *Ichthyosaurus*. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 56, Monatsber., SS. 26—34.
- Kiprijanoff W. 1881. Studien über die fossilen Reptilien Russlands. I. Gattung *Ichthyosaurus* König aus dem Sewerschen Sandstein oder Osteolith der Kreidegruppe. Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, (7), t. 28, pp. 1—103. König K. 1821. On Ichthyosaurus. Trans. Geol. Soc. London, vol. 5, p. 563. Kripp D. 1954. Schwimmtechnische Betrachtungen bei grossen Hochseeschwimmern mit terminalen Antrieb vornehmlich bei Ichthyosauriern. Österr. Zool., Bd. 4, SS. 460—488. Kuhn O. 1934. Ichthyosauria. Fossilium Catalogus. I: Animalia. Pl. 63, 75 S.—1943. Ein Ichthyosaurierfund aus der deutschen Kreide. Natur und Kultur, Bd. 40, SS. 4—6.—1946. Ein Skelett von *Ichthyosaurus* (*Platypterygius*) *hercynicus* nov. sp. aus dem Aptium von Gitter. Ber. Naturforsch. Ges. Bamberg, Bd. 29, SS. 69—82.—1957. Amphibien und Reptilien stellen nur eine Klasse der Wirbeltiere dar. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsch. SS. 37—42.
- Liepmann W. 1926. Leichengeburt bei Ichthyosauriern. Sitzungsber. Heidelberg. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., 1926, Abt. B., SS. 1—11. Longmann H. A. 1922. An ichthyosaurian skull from Queensland. Mem. Queensl. Mus., vol. 7, pp. 246—256.—1943. Further notes on Australian ichthyosaurs. Mem. Queensl. Mus., vol. 12, pp. 101—104. Lydekker R. 1889. Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum. Pt. II. The orders Ichthyopterygia and Saurpterygia. London, 307 p.

- Merriam J. C. 1902. Triassic Ichthyopterygia from California and Nevada. Univ. Calif. Publs. Bull. Dept. Geol., vol. 3, pp. 63—108.—1903. New Ichthyosauria from the Upper Triassic of California. Univ. Calif. Publs. Bull. Dept. Geol., vol. 3, pp. 249—263.—1905. A primitive ichthyosaurian limb from the Middle Triassic of Nevada. Univ. Calif. Publs. Bull. Dept. Geol., vol. 4, pp. 33—38.—1905a. The types of limb structure in the Triassic Ichthyosauria. Amer. J. Sci., (4), vol. 19, pp. 23—30.—1905b. The occurrence of ichthyosaur-like remains in the Upper Cretaceous of Wyoming. Sci., (n. s.), vol. 22, pp. 640—641.—1906. Preliminary note on a new marine reptile from the Middle Triassic of Nevada. Univ. Calif. Publs. Bull. Dept. Geol., vol. 5, pp. 75—79.—1908. Triassic Ichthyosauria, with special reference to the American forms. Mem. Univ. California, vol. 1, 196 p.—1910. The skull and dentition of a primitive ichthyosaur from Middle Triassic. Univ. Calif. Publs. Bull. Dept. Geol., vol. 5, pp. 381—390.—1911. Notes on the relationships of the marine saurian fauna described from the Triassic of Spitzbergen by Wiman. Univ. Calif. Publs. Bull. Dept. Geol., vol. 6, pp. 317—327. Merriam J. C., Bryant H. C. 1911. Notes on the dentition of *Omphalosaurus*. Univ. Calif. Publs. Bull. Dept. Geol., vol. 6, pp. 329—332. Merriam J. C., Gilmore C. W. 1928. An ichthyosaurian reptile from marine Cretaceous of Oregon. Publs. Carnegie Inst. Washington, N 393, pp. 1—4. Murbarger M. 1957. Burial ground of ancient sea monsters. Desert Mag., vol. 18, pp. 4—7.
- Nace R. L. 1939. A new ichthyosaur from the Upper Cretaceous Mowry formation of Wyoming. Amer. J. Sci., vol. 237, pp. 673—686. Nielsen E. 1954. Tupilakosaurus heilmanni nov. gen. et nov. sp., ein interesting bathochromorph from the Triassic of East Greenland. Medd. Grønland, Bd. 72, SS. 1—32.
- Oehmichen E. 1938. Essai sur la dynamique des Ichthyosauriens longipinnati et particulièrement d'*Ichthyosaurus burgundiae* (Gaud.). Ann. Paléontol., t. 28, pp. 91—114. Orvig T. 1953. On the Mesozoic field of Andoya. I. Notes on the Ichthyosaurian remains collected in 1952, with remarks on the age of the vertebrate-bearing beds. Acta Borealia, A: Sci., vol. 4, pp. 1—32. Ottow B. 1951. Zur Fortpflanzungsphysiologie der Ichthyosaurier. Arkiv zool., Bd. I, SS. 31—42. Owen T. 1851. Monograph on the fossil Reptilia of the Cretaceous formations. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, vol. 5, pp. 68—80. 1860. Palaeontology; or, a systematic summary of extinct animals and their geological remains. Edinburgh, 420 p.—1881. Monograph of the fossil Reptilia of the Liassic formations. Pt. 3. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, vol. 35, pp. 83—104.
- Peyer B. 1939. Über *Tholodus schmidti* H. von Mey-er. Palaeontographica, Abt. A, Bd. 90, SS. 1—47.
- Reposi E. 1902. Il Mixosauro degli strati triassici de Besano in Lombardia. Atti Soc. ital. Sci. Nat., t. 41, pp. 363—372. Romer A. S. 1948. Ichthyosaur ancestors. Amer. J. Sci., vol. 246, pp. 109—121. Rusconi C. 1942. Nuevo genero de ictiosaurio Argentino. Bol. paleontol. Buenos Aires, N 13, pp. 1—2.—1948. Ictiosaurios del Jurásico de Mendoza (Argentina). Rev. Mus. Hist. Nat. Mendoza, t. 2, pp. 17—160.—1949. Presencia de Ictiosaurios en el Liásico de San Juan. Rev. Mus. Hist. Nat. Mendoza, t. 3, pp. 89—94.
- Seeley H. C. 1874. On the pectoral arch and fore limb of *Ophthalmosaurus*. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 30, pp. 696—707.—1880. On the skull of an *Ichthyosaurus*. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 36, p. 635.—1880a. Report on the mode of reproduction of certain species of Ichthyosaurs. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., 1880, pp. 68—76. Simonescu J. 1913. Ichthyosaurierreste aus der Trias von Dobrugea. Bull. Sect. Sci. Acad. Roumaine, Bd. 1, SS. 81—86. Sollas W. J. 1916. The skull of *Ichthyosaurus* studied in serial sections. Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 208, pp. 63—126. Steinmann G. 1908. Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Leipzig, 284 S. Stromer E. 1910. Neue Forschungen über fossile lungenatmende Meeresbewohner. Fortschr. naturwiss. Forschung, Bd. 2, SS. 83—114.
- Teichert C., Matheson R. S. 1944. Upper Cretaceous ichthyosaurian and plesiosaurian remains from Western Australia. Austral. J. Sci., vol. 6, pp. 167—170. Theodor C. 1854. Beschreibung des kolossalen *Ichthyosaurus trigonodon*. Münch. Trautschold H. 1879. Über eine *Ichthyosaurus*-Flosse aus dem Moskauer Kimmeridge. Zap. Russkikh. mineral. o-ba, (2), t. 14, стр. 168—173.
- Watson D. M. S. 1951. Paleontology and modern Biology. New Haven, 216 p. Whithern M. 1957. On the colour of an Ichthyosaur. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (12), vol. 9, pp. 742—744. Wiman C. 1910. Ichthyosaurier aus der Trias Spitzbergens. Bull. Geol. Instn Univ. Upsala, vol. 10, pp. 124—148.—1912. Über *Mixosaurus cornalianus* Bass. sp. Bull. Geol. Instn Univ. Upsala, vol. 11, pp. 230—241.—1916. Notes on the marine Triassic reptile fauna of Spitzbergen. Univ. Calif. Publs. Bull. Dept. Geol., vol. 10, pp. 69—73.—1921. Über den Beckengürtel bei *Stenopterygius quadriscissus*. Bull. Geol. Instn Univ. Upsala, vol. 18, pp. 19—32.—1930. Eine neue Reptilien-Ordnung aus der Trias Spitzbergens. Bull. Geol. Instn Univ. Upsala, vol. 22, pp. 183—196.—1933. Über *Gripipla longirostris*. Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal., (4), vol. 9, N 4, pp. 1—19. Woodward A. S. 1906. On two specimens of *Ichthyosaurus* showing contained embryos. Geol. Mag., (5), vol. 3, pp. 443—444.—1917. The so-called coproliths of ichthyosaurians and labyrinthodonts. Geol. Mag., (6), vol. 4, pp. 540—542. Wunnenberg C. 1950. Zur Ausbildung des Posidonienchiefers in der Umgebung von Braunschweig mit besonderer Berücksichtigung der Fossilisation. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh., Abt. B, SS. 146—182.—1959. Saurefunde im Olschiefer des norddeutschen Lias-Epsilon. Aufschluss, Bd. 10, SS. 115—119.
- Yakovlev N. N. 1902. Neue Funde von Triassauriern auf Spitzbergen. Zap. Ross. mineral. o-ba, (2), t. 40, стр. 179—202.—1904. Neue Funde von Triassauriern auf Spitzbergen. II. Zap. Ross. mineral. o-ba, (2), t. 41, стр. 165—169.
- Zbyszewski G., de Almeida M. F. 1952. Restes d'Ichthyosauriens dans le Lias de S. Pedro de Muel. Commun. Serv. Geol. Portugal, t. 33, pp. 5—40.

Testudinata

- Бажанов В. С., Пигулевский Н. И. 1955. О некоторых особенностях и возрасте третичных черепах *Testudo hegenbachi* Shoz. Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, т. 1. Алма-Ата, изд-во АН Каз. ССР, стр. 87—94. Богачев В. В. 1960. Новая политическая черепашка из Крыма. Тр. Азерб. н.-и. ин-та по добыче нефти, вып. 10, стр. 88—92.
- Габуния Л. К., Чхеидзе В. М. 1960. Гигантская наземная черепашка из олигоцена Бенары (Южная Грузия). Сообщ. АН Груз. ССР, т. 24, № 2, стр. 189—196.
- Кузнецов В. В. 1955. Черепашки из миоцена Приаралья. Олигоценовые черепашки Мынские-Суек в Центральном Казахстане. Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, т. 1. Алма-Ата, изд-во АН Каз. ССР, стр. 66—86.—1958. Крупная форма наземной черепашки

из миоцена Тургайского прогиба. Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, т. 2. Алма-Ата, изд-во АН Каз. ССР, стр. 60—68.—1959. Морская черепаха из неогена Павлодарского Припиратия. Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, т. 2. Алма-Ата, изд-во АН Каз. ССР, стр. 69—71.—1963. Черепахи палеогена и неогена Тургай и Северного Приаралья. Автореферат кандидатск. диссерт. Алма-Ата, 15 стр. Кузнецов В. В., Хозацкий Л. И. 1963. Новая находка неогеновой черепахи в северном Тянь-Шане. Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, т. 4. Алма-Ата, изд-во АН Каз. ССР, стр. 3—11. Кузнецов В. В., Ибрагимов И. М., Карабалаев К. К. 1964. Ископаемая наземная черепаха из Киргизии. Вестн. АН Киргиз. ССР.

Малеев Е. А. 1964. Новый черепахообразный ящер в Монголии. «Природа», № 3, стр. 106—108.

Павер К. Л. 1958. О находках костных остатков боковой черепахи *Emys orbicularis* (L.) на позднечетвертичных стоянках Тамула (Южная Эстония). Изв. АН УССР, № 1, стр. 75—78.

Пидолышко П. Г., Тарашук В. И. 1960. Новый род большой черепахи из позднекайнозойских отложений окрестностей Одессы 36. прач. Зоол. музею АН УССР, № 29, стр. 105—110.

Риббин А. Н. 1918. О черепахах из мезотических отложений Бессарабии. Тр. Геол. и минерал. музея Имп. акад. наук, 1915, т. 1, стр. 1—16.—1926. *Testudo mykita* nov. sp. из среднего миоцена Тургайской области. Тр. Геол. музея АН СССР, т. 1, стр. 53—62.—1927. Новая черепаха из нижнетертичных отложений Семичья. Изв. Геол. ком-та, т. 46, стр. 195—199.—1929. Морская черепаха из палеогена окрестностей Владикавказа. Зап. Российск. минерал. о-ва, т. 58, № 2, стр. 193—199.—1935. Остатки черепахи из верхнемеловых отложений пустыни Кызыл-Кум. Тр. Палеонтол. ин-та, т. 4, стр. 69—78.—1945. Черепаха из миоцена Крыма. Ежегодн. Вестер. палеонтол. о-ва, т. 12, стр. 126—132.—1948. Черепаха из юры Каратау. Тр. Палеонтол. ин-та, т. 15, вып. 1, стр. 94—98.

Татаринов Л. П. 1959. Новая черепаха семейства Baenidae из нижнего эоцена Монголии. Палеонтол. ж., № 1, стр. 100—113.—1959а. Особенности звукопроводящего аппарата ископаемых и современных черепах. Палеонтол. ж., № 3, стр. 112—116.

Хозацкий Л. И. 1941. Эколого-морфологическое исследование эволюции панциря наземных черепах. Тезисы диссерт. ЛГУ, 6 стр.—1944. Нахождение остатков гигантской наземной черепахи в плиоценовых отложениях Северного Казахстана. «Природа», № 1, стр. 80—82.—1945. Нахождение остатков морской черепахи в олигоценных отложениях Приаралья. Докл. АН СССР, т. 49, № 1, стр. 53—55.—1945а. Нахождение представителей *Trionyxoides* (Testudines, Reptilia) в плиоцене Украины. Докл. АН СССР, т. 49, № 6, стр. 455—457.—1946. Новые виды рода *Clemmys* Rüggen (Testudines, Reptilia) из плиоцена Украины. Докл. АН СССР, т. 52, № 7, стр. 617—620.—1947. Биомеханика панциря черепах, ч. I. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5, стр. 707—719.—1947а. Наземная черепаха из мезотических отложений Крыма. Докл. АН СССР, т. 58, № 9, стр. 2059—2062.—1947б. Черепахи рода *Clemmys* третичной фауны Казахстана. Изв. АН Каз. ССР, сер. зоол., № 36, вып. 6, стр. 125—129.—1948. Биомеханика панциря черепах, ч. II. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, стр. 37—52.—1948. Новые виды рода *Testudo Linne* (Testudines, Reptilia) из плиоцена Украины. Бюлл. Комис. по изуч. четвертичн. периода АН СССР, № 11, стр. 92—96.—1948а. О находении в Европейской части СССР сухопутных черепах. «Природа», № 4, стр. 59—60.—1948б. Об остатках черепах сармата Крыма. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы,

отд. геол., т. 23, вып. 3, стр. 17—22.—1949. История фауны черепах СССР в свете палеогеографии. Тр. II Всес. геогр. съезда, т. 3, стр. 221—230.—1949а. О гигантских черепахах плиоцена Украины. Докл. АН СССР, т. 64, № 3, стр. 387—389.—1951. Палеонтологическое и стратиграфическое значение ископаемых черепах. В сб.: «Вопросы палеонтологии», т. 1, стр. 20—31.—1953. О мезотических черепахах Керченского полуострова. Ежегодн. Всес. палеонтол. о-ва, т. 14, стр. 237—253.—1956. Остатки боковой черепахи из плиоцена Ставрополья. Ежегодн. Всес. палеонтол. о-ва, 1954—1955, т. 15, стр. 321—327.—1957. Пресноводные черепахи верхнего мела Ферганы. Докл. АН Тадж. ССР, вып. 22, стр. 19—21.—1957а. К истории черепах-триониксов в Казахстане. Изв. АН Каз. ССР, сер. биол., вып. 2, стр. 15—30.—1957б. Панцирь черепах из археологических раскопок в Мингечауре. Уч. зап. Аз. ун-та, № 12, стр. 101—112.—1958. Наземная черепаха неогена Северного Тянь-Шаня. Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, т. 2. Алма-Ата, изд-во АН Каз. ССР, стр. 39—64.—1958а. Современное и прошлое распространение черепах в СССР. Пробл. зоогеографии суши. Львовский ун-т, стр. 319—324.

Abel O. 1912. Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart, 708 S.—1924. Die Erberungsgebiete der Wirbeltiere in die Meere der Vorzeit. Jena, 121 S. Adams A. L. 1866. On bones of chelonians from the ossiferous caves and fissures of Malta. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 22, pp. 594—595.—1877. On gigantic land-tortoises and a small freshwater species from the ossiferous caverns of Malta. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 33, pp. 177—191. Agassiz L. 1857. Contributions to the natural history of the United States. Vol. 1, 452 p., vol. 2, pp. 453—643. N. Y. Allen P. 1949. Notes on Wealden bone-beds. Proc. Geologists Assoc., vol. 60, pp. 275—283. Altena C. O. van R. 1951. Teyler's Museum systematic catalogue of the paleontological collection. 7-th suppl. Vertebrata from the Pleistocene Tegelien Clay, Netherlands. Arch. Mus. Teyler, (3), vol. 10, pp. 182—208. Ahl E. 1926. Über eine ausgestorbene Riesenschildkröte der Insel Teneriffa. Z. Dtsch. Geol. Ges., Bd. 77, SS. 575—580. Ami H. M. 1891. On some extinct vertebrata from the Miocene rocks of the northwest territories of Canada. Sci., vol. 18, p. 53. Ammon L. von. 1911. Schildkröten aus dem Regensburg Braunkohlent. 12. Jahresber. Separat-Beilage zum Naturwiss. Vereins Regensburg, 35 S. Anderson C. 1925. Notes on the extinct Chelonian genus *Meiolania*, with a record of a new occurrence. Rec. Austral. Mus., vol. 14, pp. 223—242.—1926. The extinct horned turtle *Meiolania*. Austral. Mus. Mag., vol. 2, pp. 360—362.—1930. *Meiolania platyceps* Owen and *Varanus* (*Megalania*) *priscus* (Owen). Rec. Austral. Mus., vol. 17, pp. 309—316. Andrews C. W. 1901. Preliminary note on some recently discovered extinct vertebrates from Egypt. Geol. Mag., (4), vol. 8, pp. 400—409, 436—444.—1903. On some pleurodian chelonians from the Eocene of the Fayum. Ann. a Mag. Nat. Hist., (7), vol. 11, pp. 115—122.—1904. Note the gigantic land-tortoise *Testudo amnion* from the upper Eocene of Egypt. Geol. Mag., (5), vol. 1, pp. 527—530.—1906. A descriptive catalogue of the tertiary vertebrate of the Fayum. London, 319 p.—1914. On the lower Miocene vertebrates from British East Africa. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 70, pp. 163—186.—1919. A description of a new species of zeuglodon and of leathery turtle from the Eocene of Southern Nigeria. Proc. Zool. Soc. London, pp. 309—319.—1920. Note on two new species of fossil tortoises. Ann. a Mag. Nat. Hist., (9), vol. 5, pp. 145—149.—1921. On a new chelonian from the Kimmeridge clay of Swindon. Ann. a Mag. Nat. Hist., (9), vol. 7, pp. 145—153. Appleby R. M. 1961. On the cranial morphology of ichthyosaurs. Proc. Zool. Soc. London, vol. 137, pp. 353—370. Arthur G. 1898. Über *Trionyx vstratus* nov. sp. von Au am Leithagebirge. Beitr. Paläontol. u.

Geol. Österr.-Ungarns, Bd. 11, SS. 179–198. Auffenberg W. 1958. Fossil turtles of the genus *Terrapene* in Florida. Bull. Florida State Mus., vol. 3, pp. 53–92.—1961. A correction concerning the phalangeal formula of the turtle *Stylomys nebrascensis* Leidy. Copeia, pp. 496–498.—1962. A redescription of *Testudo hexagonata* Cope. Herpetologica, vol. 18, pp. 25–34.—1962a. *Testudo amphitoxa* Cope referred to *Stylomys*. Amer. Mus. Novitates, N 2120, pp. 1–10.—1963. Fossil testudine turtles of Florida. Genera *Geochelone* and *Floridemys*. Bull. Florida State Mus., vol. 2, pp. 53–97. Avnimelech M. 1949. On vertebrate remains in Senonian phosphate beds in Transjordan. Eclogae geol. Helv., vol. 42, pp. 486–490.

Bachmayer F. 1957. Ein fossiler Schildkrötenrest (*Clemmys ukoi* nov. sp.) aus oberpannonischen Süsswasserablagerungen von Gramatneßdiel. Ann. Naturhistor. Mus. Wien, Bd. 61, SS. 78–89.—1958. Fossile Schildkröten aus jungtertiären Ablagerungen von Österreich. Univers. Bd. 13, SS. 710–715. Bachmayer F., Schaffner H. 1959. Ein bemerkenswerter Schildkrötenfund (*Ptychogaster grundensis* nov. sp.) aus dem Untertorton von Grund, Niederösterreich. Ann. Naturhistor. Mus. Wien, Bd. 63, SS. 82–89. Ballerstedt M. 1921. Über das Plastron der Schildkröten des Keupers und die Gestalt der Panzerschale von *Proganochelys quenstedtii* Baur nach dem Tübingen Fossil. Paläontol. Z., Bd. 4, SS. 64–74. Barbour T., Stetson H. C. 1931. A revision of the Pleistocene species of *Terrapene* of Florida. Bull. Mus. Compar. Zool., vol. 72, pp. 255–290. Baller J. R. 1926. Estudio de restos fosiles de Tortugas recientemente encontrados en Cataluña. Bol. Inst. geol. España, (3), t. 6, pp. 145–162. Bate D. M. A. 1914. On remains of a gigantic land tortoise (*Testudo gymnicus* nov. sp.) from the Pleistocene of Menorca. Geol. Mag., (6), vol. 1, pp. 100–107. Baur G. 1887. On the morphology of the carapace of the Testudinata. Amer. Naturalist, vol. 21, p. 89.—1887a. Osteologische Notizen über Reptilien. II. Über die Stellung der Trionychidae zu den übrigen Testudinata. Zool. Anz., Bd. 10, SS. 96–102.—1888. Osteologische Notizen über Reptilien. III–V. Zool. Anz., Bd. 11, SS. 417–424, 592–597; 736–740.—1889. Die systematische Stellung von *Dermochelys* Blainv. Biol. Zbl., Bd. 9, SS. 149–153, 180–191, 618–619.—1889a. The systematic position of *Meiolania* Owen. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (6), vol. 3, pp. 54–62.—1889b. On *Aulacochelys* Lydekker, and the systematic position of *Anosteira* Leidy and *Pseudotrionyx* Dollo. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (6), vol. 3, pp. 273–276.—1889c. On *Meiolania* and some points in the osteology of the Testudinata. Am. a. Mag. Nat. Hist., (6), vol. 4, pp. 37–45.—1889d. Osteologische Notizen über Reptilien. VI. Zool. Anz., Bd. 12, SS. 40–47.—1890. Nachträgliche Bemerkungen über die systematische Stellung von *Dermochelys* Blainv. Biol. Zbl., Bd. 9, SS. 618–619.—1890a. On the classification of the Testudinata. Amer. Naturalist, vol. 24, pp. 530–536.—1891. Notes on some little known American fossil tortoises. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, pp. 411–430.—1891a. On the relationships of *Carettochelys* Ramsay. Amer. Naturalist, vol. 25, pp. 631–639.—1891b. The pelvis of the Testudinata, with notes on the evolution of the pelvis in general. J. Morphol., vol. 4, pp. 345–359.—1892. Der Carpus der Schildkröten. Anat. Anz., Bd. 7, SS. 206–211.—1893. Notes on the classification and taxonomy of the Testudinata. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 31, pp. 210–225.—1893a. Notes on the classification of the Cryptodira. Amer. Naturalist, vol. 27, pp. 672–675.—1896. Der Schädel einer neuen grossen Schildkröte (*Adeletochelys*). Anat. Anz., Bd. 12, SS. 314–319.—1896a. Bemerkungen über die Phylogenie der Schildkröten. Anat. Anz., Bd. 12, SS. 561–570. Bell T. 1836. Zoological observations on a new fossil species of *Chelydra* from Oenigen. Trans. Geol. Soc. London, (2), vol. 4, pp. 379–381. Bemmelen J. F. van. 1895. Bemerkungen zur Phylogenie der Schildkröten. Compt. Rend. III. Intern. Congr. zool. Leyden, pp. 322–335.—1896. Bemerkungen über den Schädelbau der *Dermochelys coriacea*. Festschrift für Gegenbaur, Bd. 2, SS. 279–286. Leipzig. Berggren J. O. u. x F. M. 1931. Sur une *Clemmys* du Pontien Catalan. Bull. Soc. hist. nat. Toulouse, t. 61, pp. 72–78.—1931a. Le genre *Allaeochelys* et ses caractères adaptifs. Bull. Soc. hist. Nat. Toulouse, t. 61, pp. 161–181.—1932. Sur la place des *Trionyx* dans la classification des chéloniens. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 195, pp. 1407–1409.—1932a. Sur une *Clemmys* de la Débruge. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, t. 64, pp. 403–409.—1932b. Chéloniens fossiles conservés au Muséum d'Histoire Naturelle de Munich. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, t. 64, pp. 523–525.—1933. Monographie paléontologique de la faune des vertébrés des sables de Montpellier. II. Chéloniens. Trav. Lab. Géol. Univ. Lyon, fasc. 23, mém. 2, 32 p.—1933a. Remarques sur les chéloniens fossiles de la famille des Amphichélyides. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 197, pp. 1449–1451.—1933b. Sur l'*Emys camperi* du Musée de Bruxelles. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 9, N 5, pp. 1–13.—1933a. Sur une nouvelle espèce de *Testudo* du bassin Lutétien de Palette. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, t. 65, pp. 508–520.—1934. Le groupe des chéloniens pleurodires au cours des temps géologiques. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 198, pp. 597–599.—1934a. Monographie de quelques chéloniens fossiles conservés au Muséum de la Ville de Marseille. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, t. 26, mém. 3, pp. 1–19.—1934. Catalogue des chéloniens fossiles conservés à Vienne (Autriche). Bull. Soc. hist. nat. Toulouse, t. 66, pp. 369–376.—1935. Contribution à l'étude paléontologique des chéloniens. Mém. Soc. géol. France, (n. s.), t. 11, mém. 25, pp. 1–215.—1936. *Brodia manusensis*, nov. sp. tortue paludine de l'Oligocène de Manosque. Bull. Soc. géol. France, (5), t. 6, pp. 59–62.—1936a. Chéloniens fossiles conservés au laboratoire de géologie de la faculté des sciences de Clarendon-Ferrand. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, t. 69, pp. 50–58.—1936b. Jurassique supérieur de Saint-Jean-de-Barrou (Aude). *Platycheilus courantii* (nov. sp.). Bull. Soc. études Sci. Aude, t. 40, pp. 221–224.—1936c. Monographie des chéloniens fossiles conservés au Laboratoire de géologie de la faculté des sciences de Lyon. Trav. Lab. géol. Univ. Lyon, t. 31, N 26, pp. 1–40.—1936d. Sur l'origine du groupe des Trionychoides. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 203, pp. 1087–1089.—1936e. *Thalassochelys lezernensis*, tortue nouvelle du Nord de la France. Ann. Soc. géol. Nord, t. 61, pp. 35–42.—1937. Chéloniens fossiles du Kiméridgien du Cape de la Hève. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, t. 71, pp. 180–191.—1938. *Archaeochelys pougeti*, nov. gen., nov. sp., tortue fossile du Permien de l'Aveyron. Bull. Soc. Géol. France, (5), t. 8, pp. 67–75.—1938a. Chéloniens fossiles d'Espagne. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, t. 72, pp. 257–288.—1938b. Découverte d'une tortue fossile dans le Permien de Saint-Christophe (Aveyron). Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 206, pp. 274–275.—1932. Remarques sur les Chéloniens fossiles de la famille des Carettochélyides. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 234, pp. 2302–2304.—1952a. Les chéloniens fossiles de Gafsa. Appendix to: Arambourg C., «Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc—Algérie—Tunisie)». Notes Mém. Serv. Geol. Maroc, t. 92, pp. 375–396.—1953. Chéloniens fossiles des terrains tertiaires de la Vénétie. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 236, pp. 222–224.—1953a. Les gisements de Chéloniens fossiles de la Vénétie. Compt. Rend. Congr. Soc. savantes Paris et départ., N 78, pp. 87–92.—1953b. Révision de la faune de chéloniens des terrains tertiaires de la Vénétie. Ricerca Sci., t. 23, pp. 385–389.—1955. Testudinata. In: «Traité de paléontologie», ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 487–544.—1955a. La famille des Eusarkiides. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 240, pp. 1455–1457.—1956. Tortue marine du Kiméridgien du Boulonnais. Compt. Rend.

622

Soc. géol. France, (6), t. 6, pp. 293–294.—1957. *Tennidomys*, nouveau genre de cheloniens lacustres du Néogène de Catalogne. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, t. 244, pp. 1236–1238.—1958. *Trachyspis turbulensis* nov. sp. Tortue paludine nouvelle de la province de Teruel. *Estud. géol.*, 1957, vol. 14, N 35–36, pp. 279–286.—1958a. Les reptiles fossiles du Tertiaire de la Catalogne. *Estud. géol.*, 1957, vol. 14, N 39, pp. 129–219. Berry C. T. 1937. More complete remains of a Chelonian, *Syllomus crispatus* Cope, from the Miocene of Virginia. *Amer. Mus. Novitates*, N 953, pp. 1–12.—1941. The dentary of *Syllomus crispatus* Cope. *Amer. Mus. Novitates*, N 1132, pp. 1–2. Berry C. T., Lynn W. G. 1936. A new turtle, *Peritessius virginianus*, from the Miocene of Virginia. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, vol. 76, pp. 175–190. Bertossi F. 1939. Architettura radiografica delle ossa lunghe di Cheloni fossili e viventi. *Riv. ital. Paleontol.*, t. 45, N 3–4, pp. 29–50. Bien M. N. 1937. On the turtle remains from the archaeological site of Anyang, Honan. *Bull. Geol. Soc. China*, vol. 17, pp. 121–133. Bienz A. 1895. *Dermatemys mavii* Gray, eine osteologische Studie. *Rev. Suisse Zool.*, Bd. 3, SS. 61–135. Boda A. 1927. *Clemmysopsis sopronensis* nov. gen., nov. sp. aus der unteren pannonischen Stufe. *Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Abt. B, SS. 375–383. Bohlin B. 1953. Fossil reptiles from Mongolia and Kansu. *Rept. Sci. Exped. Northwest Prov. China*, publ. 37, vol. 6, N 6, pp. 1–113. Botez I. G. 1921. Sur quelques tortues éocène du genre *Ocadia*. *Bull. Soc. géol. France*, (4), t. 21, pp. 80–86. Boulenger G. A. 1887. On the systematic position of genus *Miotania*. *Owen. Proc. Zool. Soc. London*, pp. 554–555.—1888. On the characters of the Chelonian families Pelomedusidae and Chelydidae. *Ann. a. Mag. Nat. Hist.*, (6), vol. 1, pp. 346–347.—1888a. Remarks on a note by Dr. G. Baur on pleurodiran chelonians. *Ann. a. Mag. Nat. Hist.*, (6), vol. 2, p. 354.—1889. Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles of the British Museum. *London*, 311 p.—1889a. Remarks in reply to Baur's article on the systematic position of *Miotania*. *Ann. a. Mag. Nat. Hist.*, (6), vol. 3, pp. 138–142.—1891. On some Chelonian remains preserved in the Museum of Royal College of Surgeons. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 4–8.—1918. Sur la place des chéloniens dans la classification. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, t. 167, pp. 514–518. Bräm H. 1951. *Testudo c. stehlini* v. Reinach aus dem Stampfen der Umgebung von Yverdon. *Eclogae geol. Helv.*, Bd. 44, SS. 427–444.—1952a. *Phrygaster reianchi* sp. nov. aus dem Aquilan des Wischgräber bei Langenthal. *Eclogae geol. Helv.*, Bd. 45, SS. 319–332. Brattstrom B. H. 1953. The amphibians and reptiles from Rancho la Brea. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.*, vol. 11, pp. 367–386.—1954. Amphibians and reptiles from Gypsum Cave, Nevada. *Bull. S. Calif. Acad. Sci.*, vol. 53, pp. 8–12.—1955. Records of some Pliocene and Pleistocene reptiles and amphibians from Mexico. *Bull. S. Calif. Acad. Sci.*, vol. 54, pp. 1–4.—1961. Some new fossil tortoises from Western North America, with remarks on the zoogeography and paleoecology of tortoises. *J. Paleontol.*, vol. 35, pp. 543–560. Brattstrom B. H., Stur A. 1959. A new species of fossil turtle from the Pliocene of Oregon, with notes on other fossil *Clemmys* from Western North America. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, vol. 58, pp. 65–71. Brogniez F. 1890. Essai d'une classification des Reptiles. *Paris*, Bronn H. 1848–1849. *Index paleontologicus oder Uebersicht der bis jetzt bekannten fossilen Organismen*. Bd. 1 (1848), 755 SS.; Bd. 2 (1848a), SS. 777–1382; Bd. 3 (1849), 1106 SS. Broom R. 1924. On the classification of the reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 51, pp. 39–65.

Campana D. de. 1917. Resti di *Testudo* nel Miocene Superiore di Capudjar presso Salfonico. *Boll. Soc. geol. ital.*, t. 36, pp. 69–78. Capellini G. 1884. i che-

lonio veronese (*Protosphargis veronensis*, Cap.). *Atti Reale Acad. Lincei*, Mem. Cl. Sci. Fis., Math. e Natur., (3), t. 18, pp. 291–320.—1898. Le plastré marginali della *Protosphargis veronensis*. *Rend. Reale Acad. Sci. Ist. Bologna*, (n. s.), t. 2, pp. 97–113. Carr A. 1952. Hand-book of turtles. The turtles of the United States, Canada and Baja California. Ithaca, 542 p. Carrington da Costa J. 1958. Novos metaples para o gênero *Rossia* (Testudinata, Pelomedusidae). *Comuns Serv. Geol. Portugal*, t. 42, pp. 5–30. Case E. C. 1897. On the osteology and relationships of *Protostega*. *J. Morphol.*, vol. 14, pp. 21–60.—1898a. *Toxochelys*. *Univ. Geol. Surv. Kansas*, vol. 4, pp. 370–385.—1901. [The Eocene reptiles of Maryland] Maryland Geol. Surv., Eocene, pp. 95–98.—1904. [Reptilia of Maryland] Maryland Geol. Surv., Miocene, pp. 62–64.—1905. The osteology of the Diadectidae and their relations to the Chelydosauria. *J. Geol.*, vol. 13, pp. 126–159.—1919. Notes on a specimen of *Stylomys nebrascensis* Leidy. *Amer. J. Sci.*, (4), vol. 47, pp. 435–438.—1925. A specimen of *Stylomys nebrascensis* Leidy, with the skull preserved. *Contribs Mus. Geol. Univ. Michigan*, vol. 2, pp. 87–91.—1927. A new species of trionychid turtle, *Amyda nelsoni*, from the Eocene beds of southwestern Wyoming. *Contribs Mus. Geol. Univ. Michigan*, vol. 2, pp. 223–226.—1936. A specimen of *Stylomys nebrascensis* Leidy, showing the bones of the feet and limbs. *Contribs Mus. Paleontol. Univ. Michigan*, vol. 5, pp. 69–73.—1939. A nearly complete turtle skeleton from the Upper Cretaceous of Montana. *Contribs Mus. Paleontol. Univ. Michigan*, vol. 6, pp. 1–19. Chabanaud P. 1934. Contribution à l'ostéologie des chéloniens pleurodires de la famille des Pelomedusidae. Faune des colonies françaises. *Paris*, t. 5, pp. 235–308. Chapman F. 1920. New or little known Victorian fossils in the National Museum. XXIV. On a fossil tortoise in Ironstone from Carapook, near Casterton, Melbourne. *Proc. Roy. Soc. Victoria*, (n. s.), vol. 32, pp. 11–13. Chardrin P. T. 1943. The Lycopoda beds and the Sungari series in Manchuria according to the Japanese geologists. *Geobiologia*, vol. 1, pp. 78–81. Cheng Z. W. 1963. A new anostérine turtle from Linchu, Shantung. *Verbr. Palasiatica*, vol. 3, pp. 273–277. Chitani Y. 1925. On a new fossil *Trionyx* from Yamaguchi Prefecture. *J. Geol. Soc. Japan*, vol. 32, pp. 28–33. Chow Minchen. 1954. Cretaceous turtles from Labyang, Chantung. *Acta paleontol. sin.*, vol. 2, pp. 395–408.—1955. Note on the remains of *Chinemys* from Hsiatsaowan, Shihlung, Northern Anhwei. *Acta Paleontol. Sin.*, vol. 3, pp. 69–72.—1956. Supplementary notes on *Anosteira maomingensis*. *Acta Paleontol. Sin.*, vol. 4, pp. 233–238. Chow Minchen, Liu Chia-Lung. 1955. A new Anostérine turtle from Maoming, Kwangtung. *Acta Paleontol. Sin.*, vol. 3, pp. 275–282. Chow Minchen, Yeh Siang-kuei. 1957. A new eocene *Platypeltis* from Lushih, Honan. *Verbr. Palasiatica*, vol. 1, pp. 259–262.—1958. A new species of *Trionyx* from Jushe, Shansi. *Verbr. Palasiatica*, vol. 2, pp. 51–55. Clark J. 1932. A new turtle from the Duchesne Oligocene of the Uinta Basin, Northeastern Utah. *Ann. Carnegie Mus.*, vol. 21, pp. 131–160.—1932a. A new anostérine from the Uinta Eocene. *Ann. Carnegie Mus.*, vol. 21, pp. 161–170.—1937. The stratigraphy and paleontology of the Chadron formation in the Big Badlands of South Dakota. *Ann. Carnegie Mus.*, vol. 25, pp. 261–350. Coker R. 1910. Diversity in the scutes of Chelonina. *J. Morphol.*, vol. 21, pp. 11–75. Colbert E. H., Romer A. S. 1952. The Mesozoic tetrapods of South America. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 99, pp. 237–254. Collins R. L. 1951. A new turtle, *Toxochelys weiskii*, from the Upper Cretaceous of West Tennessee. *J. Tennessee Acad. Sci.*, vol. 26, pp. 262–269. Collins R. L., Lynn W. G. 1936. Fossil turtles from Maryland. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, vol. 76, pp. 151–173. Cope E. D. 1867. On *Eucastes*, a genus of extinct Che-

Ionians. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, p. 39—42.—1867a. An addition to the vertebrate fauna of the Miocene period. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, pp. 142—143.—1868. On some Cretaceous Reptilia. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, pp. 233—242.—1869. Synopsis of the extinct Reptilia found in the Mesozoic and Tertiary strata of New Jersey. «Geology of New Jersey», by G. H. Cook, Appendix B. pp. 733—742. Newark.—1869a. The fossil reptiles of New Jersey. Amer. Naturalist, vol. 3, pp. 88—90.—1869. Third contribution to the fauna of Miocene period of USA. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, p. 12.—1870. Review of Meek's «Die bis jetzt bekannten Schildkröten». Amer. J. Sci., (2), vol. 1, pp. 136—139.—1870a. Synopsis of extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. Trans. Amer. Philos. Soc., vol. 14, pp. 123—168, 235.—1871. On some Reptilia of the Cretaceous formation of the United States. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 11, p. 274.—1871a. On *Adocus*, a genus of Cretaceous Emydidae. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 11, pp. 295—198.—1871b. On the Adocidae. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 11, pp. 547—553.—1871c. On the extinct tortoises of the Cretaceous of New Jersey. Amer. Naturalist, vol. 5, pp. 562—564.—1871r. On the homologies of some of the cranial bones of Reptilia. Proc. Amer. Assoc. Advanc. Sci., vol. 19, (1870), pp. 214—216.—1872. List of Reptilia of the Eocene formation of New Jersey. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, pp. 15—17.—1872a. Synopsis of the species of Chelydridae. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, pp. 22—29.—1872b. On the extinct tortoises the Cretaceous of New Jersey. Proc. Amer. Assoc. Advanc. Sci., vol. 20 (1871), pp. 344—345.—1872c. On the geology and palaeontology of the Cretaceous strata of Kansas. Annual Rept. U. S. Geol. Surv. Territ., vol. 5 (1871): Montana, pp. 334—335.—1873. Supplement to the «Synopsis of the extinct Batrachia and Reptilia of North America». Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 12, pp. 43—48.—1873a. On a new Testudinate from the Chalk of Kansas. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 12, pp. 308—310.—1873b. A description of the genus *Protostegia*, a form of extinct Testudinata. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 12, pp. 422—433.—1873c. Descriptions of some new Vertebrata from the Bridger group of the Eocene. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 12, pp. 461—464, 468.—1873r. Third account of new Vertebrata from the Bridger Eocene of Wyoming territory. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 12, p. 471.—1873a. On a new genus of Pleurodira from the Eocene of Wyoming. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 12, pp. 472—478.—1873c. Descriptions of new extinct reptiles from the Upper Green River Eocene basin, Wyoming. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 12, pp. 555.—1873x. On the extinct Vertebrata from Eocene of Wyoming. Ann. Rept. U. S. Geol. Surv. Territ., vol. 6 (1872): Wyoming, pp. 545—649.—1873a. Second notice of extinct Vertebrata from the Tertiary of the Plains. Palaeontol. Bull., N 15, pp. 1—6.—1873x. Synopsis of new Vertebrata from the Tertiary of the Colorado. Washington, 19 p.—1874. Report on the vertebrate paleontology of Colorado. Ann. Rept. U. S. Geol. Surv. Territ., vol. 7 (1873): Colorado, pp. 453—454.—1874a. Review of the Vertebrata of the Cretaceous period found west of the Mississippi river. Bull. U. S. Geol. a. Geogr. Surv. Territ., vol. 1, N 2, pp. 3—48.—1875. Report on the vertebrate fossils from the Fort Union group of Milk River. Brit. North Amer. Boundary Commission Rept on Geol. etc., by G. M. Dawson, Montreal, pp. 333—337.—1875a. Systematic catalogue of the Eocene Vertebrata of New Mexico. Rept. Geogr. a. Geol. Explor. a. Surv. West 100th meridian, Washington, 3 (vol. 3), pp. 5—37.—1875. The Vertebrata of the Cretaceous formation of the West. Rept. U. S. Geol. Surv. Territ., vol. 2, pp. 90—113, 256, 264.—1876. Descriptions of some vertebrate remains from the Fort Union beds of Montana. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, pp. 257—258.—1877. Report upon the extinct Vertebrata. Ann. Rept. Geogr.

Explor. a. Surv. west 100th Meridian by G. M. Wheeler, vol. 4 (palaeontol.), pp. 1—370.—1877a. Report on the geology of the region of the Judith River, Montana. Bull. U. S. Geol. a. Geogr. Surv. Territ., vol. 3, pp. 565—597.—1878. On a new species Adocidae from the Tertiary of Georgia. Proc. Amer. Philos. Soc., 1877—1878, vol. 17, pp. 82—84.—1878a. On reptile remains from the Dakota beds of Colorado. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 17, p. 196.—1878b. On some new or little known reptiles and fishes of the Cretaceous of Kansas. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 17, p. 176.—1878c. Palaeontology of Georgia. Amer. Naturalist, vol. 12, p. 128.—1878r. [Note on fossils obtained by Mr Russel S. Hill, including bones of *Protostegia gigas*] Amer. Naturalist, vol. 12, p. 137.—1880. The relations of the horizons of extinct Vertebrata of Europe and America. Bull. U. S. Geol. and Geogr. Surv. Territ., vol. 5 (1879), pp. 33—54.—1880a. Observations on the faunas of the Miocene Tertiaries of Oregon. Bull. U. S. Geol. and Geogr. Surv. Territ., vol. 5, 1879, pp. 55—69.—1882. The reptiles of the American Eocene. Amer. Naturalist, vol. 16, pp. 979—993.—1883. Contribution to the history of the Vertebrata of the Lower Eocene of Wyoming and New Mexico. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 20, pp. 143—146.—1884. The Vertebrata of the Tertiary formations of the West. I. Rept. U. S. Geol. Surv. Territ., vol. 3, pp. 120—151, 762—770.—1886. Dollo on extinct tortoises. Amer. Naturalist, vol. 20, p. 567.—1886a. A giant armadillo from the Miocene of Kansas. Amer. Naturalist, vol. 20, pp. 1044—1046.—1887. Lydekker, Boulenger and Dollo on fossil tortoises. Geol. Mag., (3), vol. 4, pp. 572—573.—1888. Synopsis of the vertebrate fauna of the Puerco series. Trans. Amer. Philos. Soc., (n. s.), vol. 16, pp. 301; 305—307.—1889. Synopsis of the families of Vertebrata. Amer. Naturalist, vol. 23, pp. 849—877.—1891. Boulenger on Rhynchocephalia, Testudinata and Crocodilia. Amer. Naturalist, vol. 25, pp. 813—814.—1891a. On Vertebrata of the Tertiary and Cretaceous rocks. Contribs. Canad. Palaeontol., vol. 3, N 4, pp. 5—26.—1892. A contribution to the vertebrate paleontology of Texas. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 30, pp. 127—128.—1892a. Report of paleontology of Vertebrata. 3th Annual Rept. Geol. Surv. Texas, 1891, pp. 251—259.—1892b. The age of the staked plains of Texas. Amer. Naturalist, vol. 26, pp. 49—50.—1893. A contribution to the knowledge of the fauna of the Blanco beds of Texas. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1892, pp. 226—227.—1893a. A preliminary report on the vertebrate paleontology of the Iliano Estacado. 4th Annual Rept. Geol. Surv. Texas, pp. 1—136.—1895. Taylor on box tortoises. Amer. Naturalist, vol. 29, pp. 756—757.—1895a. Reply to Dr. Baur's critique on my paper on the paracarpital bone of the scaled reptiles. Amer. Naturalist, vol. 29, pp. 1003—1005.—1896. Sixth contribution to the knowledge of the marine Miocene fauna of North America. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 33, pp. 139—140.—1896a. The ancestry of Testudinata. Amer. Naturalist, vol. 30, pp. 398—400.—1899. Vertebrate remains from Fort Kennedy bone deposit. J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, (2), vol. 11, pp. 194—197. Current R. 1923. Eine tortue fossile. Bull. Soc. Etudes Sci. Aude, t. 28, pp. 69—70. Cragin F. W. 1894. Vertebrates from the Neocomian shales of Kansas. Colorado Coll. Stud., vol. 5, pp. 69—73.

Dacqué E. 1912. Die fossilen Schildkröten Ägyptens. Geol. und Palaeontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 10, SS. 274—337. D'alquist W. W. 1962. Tortoises from the Pliocene of Texas, Texas, J. Sci., vol. 14, pp. 192—196. Darnes W. 1892. Ueber Hautveränderungen aus dem unteren, tiär von Alabama. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 44, S. 842.—1894. Die Chelonier der norddeutschen Tertiärformation. Palaeontol. Abhandl., (2), Bd. 2, SS. 197—220.—1897. Über Meeres-Schildkröten aus der oberen Kreide von Kopenhagen. Medd. Dansk Geol. Foren., Bd. 1, N 4. Delfortrie E. 1872. Les Chéloniens du Miocène supérieur de la Gironde. Actes Soc. Inn. Bordeaux,

(3), t. 7 (1869—72), pp. 399—440. Depéret C. 1885. Description géologique du bassin Tertiaire du Roussillon. Ann. Sci. Géol., t. 17, pp. 214—222.—1887. Sur la *Testudo peripinnata*, gigantesque tortue du Pliocène. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 105, p. 1275.—1890. Sur la découverte d'une tortue de terre géante, au mont Libéron. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 110, p. 915.—1890a. Les animaux pliocènes du Roussillon. Mém. Soc. géol. France, Paléontol., N 3, pp. 161—164.—1894. Note paléontologique complémentaire sur les terrains tertiaires de la Bresse. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 22, pp. 717—718.—1895. Über die Fauna von miozänen Wirbeltieren aus der ersten Mediterraustufe von Egenburg. Sitzungsber. math.-naturwiss. Kl. Kais. Akad. Wiss. Wien, Bd. 104, SS. 412—414. Depéret C., Douxami H. 1902. Les vertébrés oligocènes de Pyramont-Challonges. Abhandl. Schweiz. palaeontol. Ges., Bd. 29, SS. 1—50. Deraniyagala P. E. P. 1931. Testudinate evolution. Proc. Zool. Soc. London, 1930, pp. 1057—1070.—1934. Some phylogenetic features in the testudine turtle, *Dermochelys coriacea*. Ceylon J. Sci., (B), vol. 18, pp. 199—206. Doignon L. 1884. Première note sur les Chéloniens de Bernisart. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 3, pp. 63—79.—1886. Première note sur les Chéloniens du Bruxellien. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 4, pp. 75—96.—1886a. Première note sur les chéloniens Landiens (Éocène inférieur) de la Belgique. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 4, pp. 129—141.—1887. On some Belgian fossil reptiles. Geol. Mag., (3), vol. 4, pp. 392—396.—1887a. *Psephophorus*. Ann. Soc. Sci. Bruxelles, 1886—1887, t. 11, pp. 139—176.—1888. Sur le genre *Eucastes*. Ann. Soc. géol. Nord, t. 15, pp. 114—122.—1888a. On the humerus of *Eucastes*. Geol. Mag., (3), vol. 5, pp. 261—267.—1888b. Première note sur les Chéloniens oligocènes et néogènes de Belgique. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 5, pp. 59—98.—1901. Sur l'origine de la Tortue Luth (*Dermochelys coriacea*). Bull. Soc. Roy. Sci. Médic. et Nat. Bruxelles, pp. 1—26.—1903. *Eochelone brabantica*, Tortue marine nouvelle du Bruxellien (Éocène moyen) de la Belgique et l'évolution des Chéloniens marins. Bull. Acad. Roy. Sci. Belgique, pp. 792—800.—1903a. Sur l'évolution des Chéloniens marins (Considérations bionomiques et phylogéniques). Bull. Acad. Roy. Sci. Belgique, pp. 801—850.—1907. Nouvelle note sur les reptiles de l'Éocène inférieur de la Belgique. Bull. Soc. Belge Géol., Paléontol. et Hydrol., t. 21, pp. 81—85.—1912. Sur les premiers restes de tortues fossiles recueillis au Congo. Bull. Acad. Roy. Sci. Belgique, (5), t. 2, pp. 8—9.—1913. *Podocnemis congolensis*, tortues fluviales nouvelles du Congo et l'évolution des Chéloniens fluviales. Ann. Mus. Congo belge, Sci. Géol., (3), t. 1, pp. 47—65.—1923. *Emys camperi* est une tortue marine. Bull. Acad. Roy. Sci. Belgique, (5), t. 9, pp. 416—426.—1925. *Bartuchelys*, genre nouveau de tortues, découvertes dans le Paléocène du Congo. Bull. Acad. Roy. Sci. Belgique, (5), t. 10, pp. 613—635. Drevermann F. 1927. Eine Riesenschilddrüse der Vorzeit. Ber. Senckenberg. Naturforsch. Ges., Bd. 57, SS. 439—442. Duméril A. M. C., Bibron G. 1834—1835. Érptologie générale, t. I (1934), 447, p.; t. 2 (1935), 570 p. Paris.

Endô R., Shikama T. 1942. Mesozoic reptilian fauna in the Jehol Mountainland, Manchoukuo. Bull. Centr. Nat. Mus. Manchoukuo, vol. 3, pp. 1—20. Fries C. G., d. 1934. Su alcuni avanzi di vertebrati terziari della Sirtica. Missione Sci. Reale Accad. Italia a Cufra, (1931), t. 3, pp. 257—279.

Falconer H. 1868. On a fossil species of *Emys* from the Siwalik Hills, referable to the existing *Emys tecta* (Bell.) Falconer's Palaeontol. Mem., vol. 2, p. 292. Falconer H., Carpenter P. T. 1844. On the osteological characters and palaeontological history of the *Colossochelys atlas*. Proc. Zool. Soc. London, pp. 54, 84. Fitzgerald I. 1836. Entwurf einer systematischen Anordnung der Schild-

kröten. Ann. Wiener Mus. Naturgeschichte, Bd. 1, SS. 105—128. Fletcher H. O. 1960. Turtles of the past. Austral. Mus. Mag., vol. 13, pp. 191—195. Foetterle F. 1865. Fossile Schildkröten aus Wies. Jahrb. Kgl.-kgl. geol. Reichsanst., Bd. 15, Verhandl., S. 7. Fourtau R. 1920. Contribution à l'étude des vertébrés miocènes de l'Égypte. Cairo, 121 p. Fraas E. 1899. *Proganochelys quenstedtii* Baur (*Psammochelys keuperina* Quenstedt). Ein neuer Fund der Keuperschilddröten aus dem Stubensandstein. Jahresh. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 55, SS. 401—424.—1903. *Thalassemus marina* E. Fraas aus dem oberen weissen Jura von Schnaitheim, nebst Bemerkungen über die Stammesgeschichte der Schildkröten. Jahresh. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 59, SS. 72—104.—1913. *Proterochersis*, eine pleurodire Schildkröte aus dem Keuper. Jahresh. Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 69, SS. 13—20. Friant M. 1942. Interprétation de la ceinture scapulaire endosquelettique, des Chéloniens. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., (2), t. 14, pp. 303—306. Fries C. 1924. Zur Phylogenie des Schildkrötenpanzers. Zool. Anz., Bd. 61, SS. 277—280. Fritsch A. 1871. Zur Anatomie der Elephanten-Schildkröten. Abhandl. böhmisch. Ges. Wiss., Bd. 4, 1870—1905. Synopsis der Saurier der böhmischen Kreideformation. Sitzungsber. Kgl. böhmisch. Ges. Wiss. Math.-Naturwiss. Kl. N 8, 7 S. Fuchs E. 1938. Die Schildkrötenreste aus dem Oberpläz Braunkohlentertiär, Palaeontographica, (A), Bd. 89, SS. 57—104. Fuchs H. 1915. Ueber den Bau u. die Entwicklung des Schädels der *Chelone imbricata*. In: «Reise in Ostafrika» von A. Voeltzkow, Bd. 5, N 1, SS. 1—325.—1920. Über die Verknöcherung des Innenskelettes am Schadel der Seeschilddröten, nebst Bemerkungen über das geschlossene Schläfendach. Ann. Anz., Bd. 52, SS. 353—389, 449—479; Bd. 53, SS. 1—36, 353—363. Fucini A. 1909. La *Chelone simondai*. Paleontogr. Ital., t. 15, pp. 101—124.—1912. *Trionyx pliocenicus* Lawley. Paleontogr. Ital., t. 18, pp. 1—28.

Gadow H. 1900. Orthogenetic variations in the shells of *Chelonia*. Proc. Cambridge Philos. Soc., vol. 10, pp. 35—37. Galloway E. C. 1948. A new extinct emydid turtle from the Lower Pliocene of Oklahoma. Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist., vol. I, pp. 269—275.—1948a. Pliocene and Pleistocene records of fossil turtles from Western Kansas and Oklahoma. Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist., vol. I, pp. 281—284.—1953. A contribution to the Tertiary geology and paleontology of northeastern Colorado. Vertebrata, Paleontol. Contrib. Univ. Kansas, vol. 13, art. 4, pp. 1—120. Gaudry A. 1890. Les enchaînements du monde animal dans les temps géologiques. Fossiles secondaires. Paris, pp. 246—254.—1903. [Note sur une mâchoire de Tortue des Sables de Cuisse] Bull. Soc. géol. France, (4), t. 3, pp. 190—191. Gervais P. 1859. Zoologie et paléontologie françaises. Paris, 544 p.—1867—1869. Zoologie et paléontologie générale. T. 1 (1867), 263 p.; t. 2 (1869), 72 p.—1872. L'ostéologie du Spargue luth. Nouvelles arch. Mus. Hist. Natur. Paris, t. 8, pp. 199—228.—1877. Tortue gigantesque fossil à Brésil. J. zool. Paris, t. 6, pp. 281—285. Giebel C. G. 1866. *Cistudo anhaltina* nov. sp. aus der Latdörfer Z. ges. Naturwiss., Bd. 27, SS. 1—11. Gilbert J. Z. 1898. On the skull of *Xerobates (?) undata* Cope. Kansas Univ. Quart., (A), vol. 7, pp. 143—148. Gill E. D. 1953. Catalogue of quaternary types and figured specimens in the National Museum, Melbourne. Mem. Nat. Mus. Melbourne, vol. 18, pp. 157—168. Gilmore C. W. 1916. Description of a new species of tortoise from the Jurassic of Utah (*Glyptops utahensis*). Ann. Carnegie Mus., vol. 10, pp. 7—12.—1916a. Description of two new species of fossil turtles from the Lance formation of Wyoming. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 50, pp. 641—646.—1916b. The fossil turtles of the Uinta formation. Mem. Carnegie Mus., vol. 7, pp. 101—161.—1916c. Vertebrate faunas of the Ojo Alamo, Kirtland, and Fruitland forma-

tions. Prof. Pap. U. S. Geol. Surv., N. 98-Q, pp. 279—308.—1919. Reptilian faunas of the Torrejon, Puerco, and underlying Upper Cretaceous formations of San Juan county, New Mexico. Prof. Pap. U. S. Geol. Surv., N-119, pp. 1—68.—1919a. New fossil turtles, with notes on two described species. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 56, pp. 113—132.—1923. A new fossil turtle, *Kinosternon arizonense*, from Arizona. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 62, art. 5, pp. 1—8.—1923a. A new species of *Aspideretes* from the Belly River Cretaceous of Alberta. Proc. and Trans. Roy. Soc. Canada, (3), vol. 17, N. 4, pp. 1—12.—1927. On fossil turtles from the Pleistocene of Florida. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 71, art. 15, pp. 1—10.—1930. A nearly complete shell of the extinct turtle *Trachemys sculpta*. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 77, art. 10, pp. 1—5.—1931. Fossil turtles of Mongolia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 59, pp. 213—257.—1933. A new species of extinct turtle from the Upper Pliocene of Idaho. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 82, art. 9, pp. 1—7.—1934. Fossil turtles of Mongolia. Second contribution. Amer. Mus. Novitates, N. 689, pp. 1—14.—1935. On the Reptilia of the Kirtland formation of New Mexico, with descriptions of new species of fossil turtles. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 83, pp. 159—188.—1937. A new marine turtle from the Miocene of California. Proc. Calif. Acad. Sci., (4), vol. 23, pp. 172—174.—1945. A slab of fossil turtles from Eocene of Wyoming, with notes on the genus *Echmatemys*. Amer. J. Sci., vol. 243, pp. 102—107.—1946. Reptilian fauna of the North Horn formation of Central Utah. Prof. Pap. U. S. Geol. Surv., N 210-C, pp. 28—53.—1946a. The osteology of the fossil turtle *Testudo praestans* Lambie, with notes on other species of *Testudo* from the Oligocene of Wyoming. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 96, pp. 293—310. Glaessner M. F. 1926. Neue Emydenide aus dem Wiener Becken und die fossilen *Clemmys*-Arten des Mittelmeergebietes. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. math.-naturwiss. Kl., Abt. 1, Bd. 135, SS. 51—71.—1930. Eine neue Schildkröte aus dem itenischen Miozän. Ann. Naturhist. Mus. Wien, Bd. 44, SS. 413—417.—1933. Die Tertiärschildkröten Niederösterreichs. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol. Beil. Bd. 69, Abt. B, SS. 353—387.—1942. The occurrence of the New Guinea turtle (*Carettochelys*) in the Miocene of Papua. Rec. Austral. Mus., vol. 21, pp. 406—109. Goette A. 1899. Ueber die Entwicklung der knöchernen Rückenschildes der Schildkröten. Z. Wiss. Zool., Bd. 66, SS. 407—434. Gomez y Royo J. 1934. Las grandes tortugas fósiles de la Ciudad Universitaria (Madrid). Bol. Real Soc. españ. hist. nat., t. 34, pp. 457—463.—1935. Las grandes tortugas del Seudodiluvial castellano. Bol. Real Soc. españ. hist. nat., t. 35, pp. 463—486.—1946. Los vertebrados del Terciario continental Colombiano. Rev. Acad. colombiana cienc. nat., t. 6, pp. 496—512. Grabbe A. 1884. Beitrag zur Kenntnis der Schildkröten des deutschen Wealden. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 36, SS. 17—28. Graman F. 1956. Schildkröten vom dem Melanien von Borken (Niederhessische Jenke) (*Trionyx, Anosteira*). Notizbl. Hessisch. Landesamtes Bodenforsch. Wiesbaden, Bd. 86, SS. 16—20. Gray J. E. 1844. Catalogue of tortoises, crocodiles and amphibiaenians in the British Museum. London, 80 p.—1864. The genera of Chelydidae and the characters furnished by the study of their skulls. Proc. Zool. Soc. London, pp. 128—135.—1869. Notes on the families and genera of tortoises (Testudinata) and on characters afforded by the study of their skulls. Proc. Zool. Soc. London, pp. 165—225.—1871. Notice of a fossil Hydraspidae (*Testudo leithii* Carter) from Bombay. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 8, pp. 339—340.—1873. Additional notes on the form of the bones in the sternum of very young tortoises. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 9, pp. 319—323.—1873a. Genera of turtles oisopodes and their skeletons. Proc. Zool. Soc. London, pp. 395—411.—1873b. Notes on mud-tortoises and on the skulls of different

kinds. Proc. Zool. Soc. London, pp. 38—72.—1873a. On an adult skeleton of a *Tyrse nitolica* (*Trionyx triangulus*). Ann. a. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 9, pp. 470—471.—1873c. On the original form, development and cohesion of the bones of the sternum of Chelonians. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 11, pp. 461—172.—1873d. On the skull of *Sternotherus*. Proc. Zool. Soc. London, p. 393.—1873e. Skulls and alveolar surfaces of land tortoises. Proc. Zool. Soc. London, pp. 722—728. Gregory W. K. 1946. Pareiasaurs versus placodonts as near ancestors to the turtles. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 86, pp. 275—326. Günther A. 1875. Description of the living and extinct races of gigantic Land-Tortoises. Philos. Trans. Roy. Soc. London, vol. 165, pp. 251—284.—1877. The gigantic Land-Tortoises (living and extinct). London, 96, pp.—1896. *Testudo ephippium*. Novitates Zool., vol. 3, pp. 329—334.—1898. On gigantic Tortoises. Proc. Linnean Soc. London, vol. 110, pp. 14—29.

Haberlandt G. 1875. Über eine fossile Land-Schildkröte des Wiener Beckens. Verhandl. Kais.-Kgl. Geol. Reichsanst., SS. 288—289.—1876. Ueber *Testudo praestans* nov. sp., die erste fossile Land-Schildkröte des Wiener Beckens. Jahrb. Kais.-Kgl. Geol. Reichsanst., Bd. 26, SS. 243—248. Haddon A. C. 1882. On the extinct Land-Tortoises of Mauritius and Rodriguez. Trans. Linn. Soc. London, (2), vol. 2, Zool., pp. 155—163. Harrassowitz H. 1919. Eocene Schildkröten von Messel bei Darmstadt. Zbl. Mineral., Geol. u. Palaeontol., SS. 147—154.—1922. Die Schildkröte *Anosteira* von Messel bei Darmstadt und die Abstammung der Trionychiden. Paläontol. Z., Bd. 4, SS. 93—97.—1922a. Die Schildkröte *Anosteira* von Messel bei Darmstadt und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung. Abhandl. Hessisch. geol. Landesanst., Bd. 6, SS. 132—238. Hart P. C. 1925. Ueber die Entwicklung des Schultergürtels der Schildkröten. Tijdschr. nederl. dierv. Ver., (2), Bd. 19, SS. 75—106. Hatcher J. B. 1905. Vertebrate fauna of the Judith River beds. Bull. U. S. Geol. Surv., N 257, pp. 67—103. Hauser A. 1870. *Psephophorus polygonus* aus dem Sandstein von Neudöfl. Verhandl. Kais.-Kgl. Geol. Reichsanst., S. 342. Haughton S. H. 1928. On some reptilian remains from the dinosaur beds of Nyassaland. Trans. Roy. Soc. South Africa, vol. 16, pp. 67—75. Hay O. P. 1895. On certain portions of the skeleton of *Protostega gigas*. Publs Field. Mus. Nat. Hist., Zool., vol. 1, pp. 57—62.—1896. On the skeleton of *Toxochelys latiremis*. Publs Field. Mus. Nat. Hist., Zool., vol. 1, pp. 101—106.—1898. On *Protostega*, the systematic position of *Dermochelys*, and the morphology of the chelonian carapace and plastron. Amer. Naturalist, vol. 32, pp. 929—948.—1899. A sensus of the fossil Vertebrata of North America. Sci., (n. s.), vol. 10, pp. 681—684.—1899a. Descriptions of two new species of Tortoises from the Tertiary of the United States. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 22, pp. 21—24.—1899b. On the nomenclature of certain fossil vertebrates. Amer. Geologist, vol. 24, pp. 345—349.—1901. Description of a new species of *Baëna* (*B. hatcheri*) from the Laramie beds of Wyoming. Ann. Carnegie Mus., vol. 1, pp. 325—326.—1902. Bibliography and catalogue of fossil Vertebrata of North America. Bull. U. S. Geol. Surv., N 179, 868 p.—1902a. Descriptions of two species of extinct Tortoises, one new. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, vol. 54, pp. 383—388.—1903. Description of a new genus and species of Tortoise from the Jurassic of Colorado. Ann. Carnegie Mus., vol. 2, pp. 201—204.—1903a. On the existing genera of the Trionychidae. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 42, pp. 268—274.—1903b. Two new species of fossil turtles from Oregon. Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol., vol. 3, pp. 237—241.—1904. On the finding of skulls of Trionychidae in the Bridger deposits of Wyoming. Sci., (n. s.), vol. 19, p. 254.—1904a. A new gigantic Tortoise from the Miocene of Co-

lorado. Sci. (n. s.), vol. 19, pp. 503–504.—19046. On some fossil turtles belonging to the Marsh collection in Yale University Museum. Amer. J. Sci., (4), vol. 18, pp. 261–276.—1905. On the group of fossil turtles known as Amphibelydia; with remarks on the origin and relationships of the suborders, super-families, and families of Testudinata. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 21, pp. 137–176.—1905a. A revision of the species of the family of fossil turtles called Toxochelyidae, with descriptions of two new species of *Toxochelys* and a new species of *Parotochelys*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 21, pp. 177–186.—1905b. On the skull of a new Trionychid, *Conchochelys admirabilis*, from the Puerco beds of New Mexico. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 21, pp. 335–338.—1905c. On two new species of turtles from the Judith River beds. Ann. Carnegie Mus., vol. 3, pp. 178–182.—1905f. The fossil turtles of the Bridger basin. Amer. Geologist, vol. 35, pp. 327–342.—1905f. Turtles of the Bridger basin (Abstract). Sci., (n. s.), vol. 21, p. 992.—1906. Description of new species of turtles of the genus *Testudo*, collected from the Miocene. Ann. Carnegie Mus., vol. 4, pp. 15–20.—1906a. Description of two new genera (*Echmidemys* and *Xenochelys*) and two new species of fossil turtles. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 22, pp. 27–31.—1906b. On two interesting genera of Eocene turtles, *Chisternon* Leidy and *Anosteira* Leidy. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 22, pp. 155–160.—1906a. Reptilia (Pleistocene). Maryland Geol. Surv. Pleistocene and Pleistocene, pp. 169–170.—1907. Descriptions of seven new species of turtles from the Tertiary of the United States. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 23, pp. 847–863.—1908. The fossil turtles of North America. Pubs. Carnegie Inst. Washington, № 75, 568 p.—1908a. Descriptions of five species of North American fossil turtles, four of which are new. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 35, pp. 161–169.—1909. Descriptions of two species of fossil turtles, *Xenochelys stenopora* and *Chisternon (?) interpositum*. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 36, pp. 191–196.—1909a. Dr. Williston on «The fossil turtles of North America». Sci., (n. s.), vol. 29, pp. 341–342.—1910. Descriptions of eight new species of fossil turtles from West of the 100th meridian. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 38, pp. 307–326.—1911. A fossil specimen of the alligator Snapper (*Macrochelys temminckii*) from Texas. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 50, pp. 452–455.—1912. Chelonia (Symposium on ten years progress in vertebrate paleontology). Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 23, pp. 212–220.—1916. Descriptions of some Floridian fossil vertebrates, belonging mostly to the Pleistocene. Ann. Rept. Florida Geol. Surv., vol. 8, pp. 41–73.—1917. On a collection of fossil vertebrates made by Dr. F. W. Gragin in the Equis beds of Kansas. Sci. Bull. Univ. Kansas, vol. 10, pp. 39–51.—1920. Descriptions of some Pleistocene vertebrates found in the United States. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 58, pp. 133–135.—1922. On the phylogeny of the shell of the Testudinata and the relationships of *Dermochelys* J. Morphol., vol. 36, pp. 421–444.—1923. Characteristics of sundry fossil vertebrates. Pan-Amer. Geologist, vol. 39, pp. 114–120.—1923a. Oligocene sea turtles of South Carolina. Pan-Amer. Geologist, vol. 40, pp. 29–31.—1923b. The Pleistocene of North America and its vertebrate animals from the States east of the Mississippi river and from the Canadian provinces east of longitude 95°. Pubs. Carnegie Inst. Washington, N 322, 495 p.—1924. The Pleistocene of the middle region of North America and its vertebrate animals. Pubs. Carnegie Inst. Washington, N 322a, pp. 239–247, 252, 305.—1926. A collection of Pleistocene vertebrates from southwestern Texas. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 68, art. 24, pp. 1–18.—1927. The Pleistocene of the western region of North America and its vertebrate animals. Pubs. Carnegie Inst. Washington, N 322B, 346 p.—1928. Further consideration of the shell of *Chelys* and of the constitution of the armor of turtles in general. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 73, art.

3, pp. 1–12.—1929–1930. Second bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North America, vol. I–II. Pubs. Carnegie Inst. Washington, N 390, 916 p., 1074 p. Heller F. 1936. Eine oberpliocäne Wirbeltierfauna aus Rheinhesen. Neues Jahrb. Mineral., Geol. und Paläont. Beil.-Bd. 76, Abt. B, SS. 99–160. Heritsch F. 1909. Jungtertiäre Trionyxreste aus Mittelsteiermark. Jahrb. Kais.-kgl. Geol. Reichsanst., Bd. 59, SS. 333–382.—1910. Ein Jugendexemplar von *Trionyx retersi* R. Hoesnes aus Schönnegg bei Wies. Mitt. Naturwiss. Vereines Steiermark, Bd. 46, SS. 348–355. Hernández-Pacheco E. 1917. Hallazgo de tortugas gigantes en el Mioceno de Alcalá de Henares. Bol. Real Soc. Españ. Hist. Nat., t. 17, pp. 194–202. Hibbard C. W. 1914. A new Land Tortoise, *Testudo riggsi*, from the Middle Pliocene of Seward county, Kansas. Sci. Bull. Univ. Kansas, vol. 30, pp. 71–76.—1954. A new Pliocene vertebrate fauna from Oklahoma. Pap. Michigan Acad. Sci., vol. 39, pp. 339–359. Hibbard C. W., Riggs E. S. 1949. Upper Pliocene vertebrates from Keefe canyon, Meade county, Kansas. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 60, pp. 825–860. Hörnes M. 1848. *Pseudophorus polygona* von Neudorf. Ber. Mitt. Freunde Naturwiss., Wien, Bd. 3, SS. 159–160. Hoesnes R. 1881. Zur Kenntnis der Mittelmiozänen Trionyxformen Steiermarks. Jahrb. Kais. kgl. Geol. Reichsanst., Bd. 31, SS. 479–482.—1882. Trionyxreste des Klagenfurter Museums von Trifail in Südsteiermark. Verhandl. Kais.-kgl. Geol. Reichsanst., SS. 39–40.—1892. Neue Schildkrötenreste aus steirischen Tertiärlagerungen. Verhandl. Kais.-kgl. Geol. Reichsanst., SS. 242–246. Hoffmann C. K. 1860. Schildkröten. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. 6, Abt. 3, Leipzig, SS. 1–442. Hooijer D. A. 1948. Pleistocene vertebrates from Celebes. II. *Testudo margae* sp. nov. Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wet., (C), vol. 51, pp. 1169–1182. Hooijer R. W. 1900. Note on a Tortoise from the Wealden of the Isle of Wight. Geol. Mag., (4), vol. 7, pp. 263–265.—1905. On a new tortoise from the Lower Headon beds of Hordwell, *Nicoria hordensis*, sp. nov. Geol. Mag., (5), vol. 2, pp. 66–68. Huebner E. von 1926. Die Saurierfauna des Portlandkalkes von Solothurn. Eclogae Geol. Helv., Bd. 19, SS. 584–603.—1926a. Einige Schildkrötenreste aus der obersten Trias Württembergs. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 509–514.—1943. Bemerkungen über Valleng Ausführung über den Schildkrötenpanzer. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläont., Monatsch., Abt. B, SS. 198–200. Hummel K. 1927. Die Schildkrötenabgattung *Trionyx* im Eozän von Messel bei Darmstadt und im aquitanischen Blätterstein von Münzenberg in der Wetterau. Abhandl. Hessisch. Geol. Landesanst., Bd. 8, H. 2, SS. 1–96.—1928. Allgemeine Ergebnisse von Studien über fossile Weichschildkröten (Trionychia). Paläontol. Z., Bd. 10, SS. 53–59.—1929. Die Fossilien Weichschildkröten (Trionychia). Eine morphologisch-systematische und stammesgeschichtliche Studie. Geol. u. paläontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 16, SS. 360–487.—1932. Trionychia fossilia. Fossilium catalogus. I. Animalia, pt. 52, 106 S.—1935. Schildkröten aus der mittelozeänen Braunkohle des Geiselsteins. Nova acta Leopold., (N. F.), Bd. 2, SS. 457–483. Huxley T. H. 1887. Preliminary note on the fossil remains of a Chelonian reptile, *Ceratochelys sthenurus*, from Lord Howe's Island, Australia. Proc. Roy. Soc. London, vol. 42, pp. 232–238.

Jaccard A. 1858. Note sur les restes de tortues fossiles du terrain d'eau douce du Locle. Bull. Soc. Sci. Nat. Neuchâtel, t. 4, pp. 431–434.—1888. Sur les animaux vertébrés fossiles de l'étage Oeningen de Locle. Bull. Soc. Sci. Nat. Neuchâtel, t. 16, p. 52.—Jaeckel O. 1902. Ueber *Placochelys* nov. gen. und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten. Neues Jahrb. Mineral. Geol. u. Paläontol., Bd. I, SS. 127–144.—1911. Die fossilen Schildkrötenreste von Trilim. In: «Die Pithecanthropus-Schichten auf Java. Geol. u. paläontol. Ergebnisse

der Trimilexpedition» von Selenka E., Blanckenhorn M. Leipzig, SS. 75–81.—1914. Ueber die Wirbeltierfauna in der oberen Trias von Halberstadt. *Palaeontol. Z.*, Bd. 1, SS. 155–213.—1915–1916. Die Wirbeltierfauna aus dem Keuper von Halberstadt. II. Testudinata. I. *Stegochelys dux* nov. gen., nov. sp. *Palaeontol. Z.*, Bd. 2, SS. 88–214, 251.—Johnston C. S. 1937. Osteology of *Bismachelys cahoyensis*, a new turtle from the Pliocene of Texas. *J. Geol.*, vol. 45, pp. 439–447. Joleaud L. 1906. Description des terriens néogènes de la plaine du Comtat. Reptiles, Crocodiliens et Chéloniens. *Mém. Acad. Vaucluse*, (2), t. 6, pp. 356–362.

Kälin J. 1940. Zur Morphogenese des Panzers der Schildkröten (abstract). Verhandl. Schweiz. naturforsch. Ges., Bd. 20, S. 174. Kesteven H. L. 1910. The anatomy of the head of the green turtle *Chelone mydas* Latr. Pl. I. The skull. *J. a. Proc. Roy. Soc. N. S. Wales*, vol. 44, pp. 368–400. Killias R. 1957. Die funktionell-anatomische und systematische Bedeutung der Schilfenreduktionen bei Schildkröten. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, Bd. 33, SS. 307–354.

Knowlton F. H. 1911. Remarks on the fossil turtles accredited to the Judith River formation. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, vol. 13, pp. 51–65. Kobayashi T. a. Suzuki K. 1942. On fossil birds in the Cretaceous Sangari series in Manchoukuo. *J. Fac. Sci., Univ. Tokyo*, sect. 2, Geol., vol. 6, pp. 75–90. Koch A. 1904. Die fossilen Fische der Becksiner Cementmergels. *Ann. Hist.-nat. Mus. nat. hung.* Bd. 2, SS. 21–25. Koch F. 1915. Über *Trionyx erodius*, nov. sp. aus dem Mittelmeerraum von Voca in Kroatien. *Glasnik Hrvatsk. prirodos. Društva*, Zagreb, Bd. 27, SS. 203–211. Koenen A. 1891. *Chelone ingens* von Koenen, nov. sp. In: «Die Ober-oligozöofauna des Dobergers» vol. E. Lienenklaus, Jahresber. Naturwiss. Vereins Osnabrück. Bd. 8, SS. 55–56. Koenen H. E. 1940. The geology and vertebrate paleontology of the Fort Logan and Deep River formations of Montana. *Amer. J. Sci.*, vol. 238, pp. 837–862. Kormos T. 1911. Une nouvelle espèce de tortue (*Clemmys méhelyi* nov. sp.) du Pliocène Hongrois. *Földt. közlöny*, Bd. 41, SS. 506–512. Korrington P. 1938. Über den Schultergürtel der Schildkröten. *Anat. Anz.*, Bd. 86, SS. 259–268. Kraus F. 1873. The skeleton of *Sphargis corticaea*. *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, (4), vol. 12, p. 77. Kuhn O. 1938. Beiträge zur Keuperfauna von Halberstadt. *Palaeontol. Z.*, Bd. 21, SS. 258–286. 1941. Testudinata triadica. *Fossilium catalogus*, I. Animalia, pt. 14, S. 12.—1942. Über *Cyclotosaurus hemprichi* Kuhn und einige weitere Tetrapodenreste aus dem Keuper von Halberstadt. *Beitr. Geol. Thüringen*, Bd. 6, SS. 181–197.—1949. Ein Fund von *Plesiochelys* (Testudines, Pleurodira) aus dem unteren Malm Nordfrankens. *Neues Jahrb. Mineral. Geol. u. Paläontol.*, Monatsh., Abt. B, SS. 347–351. Kunkel B. W. 1912. On a double fenestral structure in *Emys*. *Anat. Rec.*, vol. 6, pp. 267–280.—1912a. The development of the skull of *Emys talaria*. *J. Morphol.*, vol. 23, pp. 693–780. Kuss S. E. 1968. Schildkrötenreste (*Ptychogaster buchbergensis* nov. sp., *Occidia malhaneri* nov. sp., *Trionyx* sp.) aus dem äquitanen Tonlager von Buchberg in der Pfalz. *Notizbl. Hessisch. Landesamtes Bodenforsch. Wiesbaden*, Bd. 86, SS. 50–76.

Lambe L. M. 1901. Notes on a Turtle from the Cretaceous Rocks of Alberta. *Ottawa Naturalist*, vol. 15, pp. 63–67.—1902. On *Trionyx joveatus* Leidy and *Trionyx vagans* Cope. *Ann. Rept. Geol. Surv. Canada*, 1901, pp. 81–86.—1902. New genera and species from the Belly River series (Mid-Cretaceous). *Contributions Canada. Palaeontol.*, vol. 3, pp. 25–81.—1906. Description new species of *Testudo* and *Baena*. *Ottawa Naturalist*, vol. 19, pp. 187–196.—1906a. *Boremys*, a new Chelonian genus from the

Cretaceous of Alberta. *Ottawa Naturalist*, vol. 19, pp. 232–234.—1908. The Vertebrata of the Oligocene of the Cypress Hills, Saskatchewan. *Contribs. Canada. Palaeontol.*, vol. 3, pt. 4, pp. 1–65.—1913. Description of a new species of *Testudo*, and of a remarkable specimen of *Stylomys nebrascensis*. *Ottawa Naturalist*, vol. 27, pp. 57–63.—1914. On new species of *Aspideretes* from the Belly River formation of Alberta, with further information regarding the structure of the carapace of *Boremys pulchra*. *Proc. a. Trans. Roy. Soc. Canada*, (3), vol. 8, sect. 4, pp. 41–16. Lane H. H. 1910. A paired entoplastron in *Trionyx* and its significance. *Proc. Indiana Acad. Sci.*, 1909, pp. 345–350. Lang F., Rüttimeyer J. 1867. Die fossilen Schildkröten von Solothurn. *Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturwiss.*, Bd. 22, N. 5, SS. 1–48. Laube G. C. 1896. *Pygmaeochelys michelotiana*, ein neuer Schildkrötenrest aus dem böhmischen Turon. *Lotos*, Bd. 44, SS. 23–32.—1896. Schildkrötenreste aus der böhmischen Braunkohlenformation. *Abhandl. Dtsch. naturwiss.-med. Vereins Böhmen*. «Lotos», Bd. 1, 19 S.—1898. Bericht über einen neuen *Trionyx*. *Verhandl. Kais.-kgl. geol. Reichsanst.*, SS. 232–233.—1900. Neue Schildkröten und Fische aus der böhmischen Braunkohlenformation. *Abhandl. Dtsch. naturwiss.-med. Vereins Böhmen*. «Lotos», Bd. 2, SS. 37–56.—1901. Synopsis der Wirbeltierfauna der böhmischen Braunkohlenformation. *Abhandl. Dtsch. naturwiss.-med. Vereins Böhmen*. «Lotos», Bd. 2, SS. 167–186. Leidy J. 1867. *Stylomys nebrascensis* nov. gen. nov. sp. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, vol. 5, pp. 172–173.—1851a. Description of *Testudo lala* and *Emys hemispherica*. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, vol. 5, p. 173.—1851b. [*Emys owenii*] *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, vol. 5, p. 327.—1851c. [*Chelonia grandaeva* Leidy, *Trionyx priscus* Leidy, sp. nov.] *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, vol. 5, p. 329.—1852. Description of the remains of extinct Mammalia and Chelonian from Nebraska Territory. «*Rept. Geol. Surv. Wisconsin, Iowa and Minnesota*» by D. D. Owen, *Philadelphia*, pp. 534–572.—1852a. [*Emys culbertsoni* *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, vol. 6, p. 34.—1852b. [*On fossil Tortoises from Nebraska*] *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, vol. 6, p. 59.—1854. The ancient fauna of Nebraska. *Smithson. Contributions Knowledge*, vol. 6, art. 7, pp. 101–111, 115–1856. Notice of remains of extinct reptiles and fishes discovered by Dr. F. V. Hayden in the Bad Lands of the Judith River, Nebraska territory. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, vol. 8, p. 73.—1856a. Notice of remains of extinct turtles of New Jersey. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, vol. 8, pp. 303–304.—1860. Description of vertebrate fossils. «*Postpliocene Fossils of South Carolina*» by F. S. Holmes, pt. 11–15, pp. 99–122.—1860a. Extinct Vertebrata from the Judith River and great Lignite formation of Nebraska. *Trans. Amer. Philos. Soc.*, (2), vol. 11, pp. 139–154.—1865. Memoir on the extinct reptiles of the Cretaceous formation of the United States. *Smithson. Contributions Knowledge*, vol. 14, art. 6, pp. 104–114, 119–122.—1868. Notice of some vertebrate remains from Lincoln Co., Texas. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, vol. 176.—1869. Notice on some extinct vertebrates from Wyoming and Dakota. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, pp. 66–67.—1870. [Description *Batemys wyomingensis*, and *Emys stevensoniana*] *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, pp. 4–5.—1870a. [Description of *Emys, Bæna*] *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, pp. 123–124.—1871. [On extinct fossil turtles from Wyoming, *Anosteira* and *Tytemys*] *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, pp. 102–103.—1871a. Remarks on fossils from Oregon. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, pp. 248.—1871b. Remarks on a fossil *Testudo* from Wyoming and on supposed fossil turtle eggs. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, pp. 154–155.—1871c. Remarks on fossil vertebrates from Wyoming. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, pp. 228–229.—1871d. Remarks on fossil vertebrates from Wyoming. *Amer. J. Sci.*, (3), vol. 2, pp. 373–373.—1871e. Report on the ver-

- tebrate fossils of the Tertiary formations of the West. 4th Ann. Rept. U. S. Geol. a. Geogr. Surv. Territ., 1870: Wyoming, pp. 365—367.—1872. On a new genus of extinct turtles. [*Chisternon*] Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, p. 162.—1872a. On the fossil vertebrates of the early Tertiary formation of Wyoming. 5th Ann. Rept. U. S. Geol. a. Geogr. Surv. Territ., 1871: Montana, pp. 366—370.—1873. Contribution to the extinct vertebrate fauna of the Western Territories. Rept. U. S. Geol. Surv. Territ., vol. 1, p. 132—180, 223—227, 260—261, 269—270, 339—343.—1877. Description of vertebrate remains, chiefly from the phosphate beds of South Carolina. J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, (2), vol. 8, pp. 232—233.—1889. Description on vertebrate remains from Peace Creek, Florida. Trans. Wagner Free Inst. Sci. Philadelphia, vol. 2, pp. 27—31. Lérèche M. 1906. Note sur les vertébrés éocènes de la Loire inférieure. Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest France, Nantes, (2), t. 6, p. 182. Liebus A. 1930. Neue Schildkrötenreste aus den Tertiären Süßwassersystemen von Preschen bei Bilin in Böhmen. Rozpr. Státn. geol. Ústavu, Českosl. Republ., Bd. 4, SS. 1—28. Longman H. A. 1915. On a giant turtle from the Queensland Lower Cretaceous. Mem. Queensl. Mus., vol. 3, pp. 24—29.—1929. Palaeontological notes. Specimens from a well at Brigalow. Mem. Queensl. Mus., vol. 9, p. 248. Loomis F. B. 1904. Two new river reptiles from the Titanotherium beds. Amer. J. Sci., (4), vol. 18, pp. 429—430.—1909. Turtles from the upper Harrison beds. Amer. J. Sci., (4), vol. 28, pp. 17—26.—1927. A giant tortoise from Florida. Amer. J. Sci., (5), vol. 13, pp. 435—438. Lörenthey E. 1903. Zwei neue Schildkrötenarten aus dem Eocän von Kolozsár. Földt. Közöny, Bd. 33, SS. 193—208, 249—266. Loret L. 1892. Les reptiles fossiles du Rhône. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, t. 5, N. 1, pp. 1—139. Lovridge A., Williams E. E. 1957. Revision of the African tortoises and turtles the suborder Cryptodira. Bull. Mus. Comp. Zool., vol. 115, pp. 163—560. Ludwig H. 1879. *Plesiochelys menckei*. Palaeontographica, Bd. 26, SS. 1—14. Lydekker R. 1885. Indian Tertiary and Post-Tertiary Vertebrate: Siwalik and Narbada Chelonia. Palaeontol. Indica, (10), vol. 3, pt. 6, pp. 155—210.—1886. On a new emydid chelonian from the Pliocene of India. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 42, pp. 540—541.—1886a. L. Dollo on new chelonians from the Eocene of Belgium. Geol. Mag., (3), vol. 3, pp. 521—523.—1887. The fossil Vertebrate of India. Rec. Geol. Surv. India, vol. 20, pt. 2, pp. 64—66, 76—77.—1887a. Indian Tertiary and Post-Tertiary Vertebrate: Eocene Chelonia from the Salt-Range. Palaeontol. Indica, (10), vol. 4, pt. 3, pp. 59—65.—1889. Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum. Pt. 3: Chelonia. London, 235 p.—1889a. Note on some points in the nomenclature of fossil reptiles and amphibians. Geol. Mag., (3), vol. 6, p. 325.—1889b. On a skull of the chelonian genus *Lytoloma*. Proc. Zool. Soc. London, pp. 60—66.—1889a. On remains of Eocene and Mesozoic Chelonia. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 45, pp. 227—246.—1889c. On certain chelonian remains from the Wealden and Purbeck. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 45, pp. 511—518.—1889a. Preliminary notice of new fossil Chelonia. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (6), vol. 3, pp. 53—54.—1889c. On the Land-Tortoises of the Siwalik. Rec. Geol. Surv. India, vol. 22, pt. 4, pp. 209—212.—1891. On a new species of *Trionyx* from the Miocene of Malta and a chelonian scapula from the London clay. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 47, pp. 37—40.—1910. Vertebrate palaeontology in 1909. Sci. Progr., vol. 4, London, pp. 469—476. Lydekker R., Boulenger G. A. 1887. Notes on Chelonia from the Purbeck, Wealden and London Clay. Geol. Mag., (3), vol. 4, pp. 270—275. Lynn W. G. 1929. A nearly complete carapace of a fossil turtle *Amyda virginiana* (Clark). Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 76, art. 26, pp. 1—4.—1937. Variation in scutes plates in the box-turtle, *Terrapene carolina*. Amer. Naturalist, vol. 71, pp. 421—426. Lynn W. G., Ulrich M. C. 1950. Experimental production of shell abnormalities in turtles. Copeia, pp. 253—262.
- Maack G. A. 1869. Die bis jetzt bekannten fossilen Schildkröten. Palaeontographica, Bd. 18, SS. 393—336. Macarovič N., Vanecek S. 1960. Sur les restes de tortues de la faune de Maluveni de la Moldavie meridionale. Ann. Sci. Univ. Jasi, (2), Sci. Nat., t. 6, pp. 377—386. Maluquer J. 1919. Les Tortugues de Catalunya. Trab. Mus. Cienc. Nat. Barcelona, Zool. ser., t. 7, pp. 93—159. Mansel-Pleydell J. C. 1888. Fossil reptiles of Dorset. Proc. Dorset Nat. Hist. a. Antiq. Field Club, vol. 9, pp. 1—40. Mantell G. A. 1841. On the fossil remains of turtles in the Chalk formation. Philos. Trans. Roy. Soc. London, vol. 131. Marsh O. C. 1890. Notice of some extinct Testudinata. Amer. J. Sci., (3), vol. 40, pp. 177—179.—1896. Vertebrate fossils of the Denver basin. In: «Geology of the Denver basin Colorado» by E. Emmons, pt. 2, Palaeontol. sect. 2. Monogr. U. S. Geol. Surv., vol. 27, pp. 473—527. Martin H. 1930. Fossil turtles skulls and jaws. Black Hills Engineer, vol. 18, pp. 254—256. Matsumoto H. 1918. On a fossil new *Trionyx* from Hokkaido. Sci. Repts. Tôhoku Imp. Univ., (2), Geol., vol. 3, p. 57.—1929. On a new fossil land turtle from the Eocene of Kyushu. Sci. Repts. Tôhoku Imp. Univ., (2), vol. 13, pp. 17—22. Matthew W. D. 1921. Fossil vertebrates and the Cretaceous-Tertiary problem. Amer. J. Sci., (5), vol. 2, pp. 200—227. Mengaud L., Bergounioux F. M. 1937. Sur le gisement à *Platycheilus courantii* Berg. de Saint-Jean-de-Barron (Aude). Compt. Rend. Soc. géol. France, pp. 239—241. Merriam J. C. 1912. Marine reptiles. Symposium on ten years progress in vertebrate palaeontology. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 23, pp. 221—223.—1916. Tertiary vertebrate fauna from the Cedar mountain region of Western Nevada. Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol., vol. 9, pp. 161—198. Merwe N. J. van der. 1940. Die skelet morfologie van *Pelomedusa galeata* (Wagler). Tydskr. wetenskap. kuns. (N. F.), Bd. 1, SS. 67—86. Meyer H., von 1837—1865. Briefliche Mitteilungen. Neues Jahrb. Mineral., Geogn., Geol. u. Petrefactenkunde, 1837, S. 674; 1838, SS. 415, 668, 1939, SS. 76—77, 699; 1840, S. 96; 1841, S. 699; 1842, SS. 579, 698—704; 1844, SS. 329, 564; 1846, S. 462; 1847, SS. 181, 454, 572; 1849, SS. 547—550; 1850, S. 1195; 1852, SS. 74, 301, 831; 1854, SS. 47, 575; 1858, S. 296; 1859, S. 723; 1860, SS. 556, 558—559; Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Palaeontol., 1863, S. 444; 1864, SS. 206, 698; 1865, S. 843.—1839. [*Eurysternum wagneri* und *Indiochelys fitzingeri*] In: «Beiträge zur Petrefactenkunde von G. Münster, Bayreuth, SS. 59—75.—1839a. Die fossilen Säugetiere, Reptilien und Vögel aus den Molassegebilden der Schweiz. Neues Jahrb. Mineral., Geogn., Geol. u. Petrefactenkunde, SS. 1—9.—1840. *Idiochelys wagneri*. In: «Beiträge zur Petrefactenkunde von G. Münster, Bd. 3, SS. 11—18.—1845. Zur Fauna Vorwelt. Fossile Säugetiere, Vögel und Reptilien aus der Molasse-Mergel von Oeningen. Frankfurt am Main, 52 S.—1846. Reptilien aus der Wealdenformation Norddeutschlands. In: «Monographie der norddeutschen Wealdenbildungen» von W. Duncker, Cassel, 79 S.—1847. [*Palaeochelys busseensis*] Jahresh. Vereins Vaterl. Naturh. Würtemberg, Bd. 3, SS. 167—168.—1852. Ueber *Chelydra murchisoni* und *Chelydra dacheni*. Palaeontographica, Bd. 2, SS. 237—247.—1854. Ueber den Jugendzustand der *Chelydra dacheni* aus der Braunkohle des Siebengebirges. Palaeontographica, Bd. 4, SS. 55—60.—1855. Schildkröten und Vögel aus dem Fischschiefer von Glarus. *Helochelys daubiana* aus dem Grünsande von Kelheim in Bayern. Palaeontographica, Bd. 4, SS. 84—106.—1856. Schildkröten und Säugetiere aus der Braunkohle von Turnau in Steyermark. *Trichaspis lardyi* aus der Molasse der Schweiz. Palaeontographica, Bd. 6, SS. 50—58.—1860. Zur Fauna der Vorwelt. Reptilien aus dem lithographischen Schiefer des Jura

in Deutschland und Frankreich. Frankfurt am Main, 142 S., 1864. *Parachelys eichstättensis*. Palaeontographica, Bd. 11, S. 289.—1866. Ueber die fossilen Reste von Wirbeltieren. Zu *Chelydra decheni* aus der Braunkohle des Siebengebirges. Palaeontographica, Bd. 15, SS. 32–35, 41–47. Miller H. W. Jr. 1956. A check list of the cretaceous and tertiary vertebrates of New Jersey. J. Paleontol., vol. 29, pp. 903–914. Miller L. H. 1942. A Pleistocene tortoise from the McKittick asphalt. Trans. San Diego Soc. Nat. Hist., vol. 9, pp. 439–442. Milstead W. W. 1956. Fossil turtles of Friesenhahn Cave, Texas. Copeia, pp. 162–171. Misuri A. 1910. Sopra un nuovo chelonio del calcare miocenico di Lecce. Paleontogr. Ital. 1, 16, pp. 119–136.—1911. Sopra un nuovo Trionichide dell'arenaria miocenica di Bellunese. Perugia. Mlynarski M. 1951. The ability to recognize complete forms from their fragments in the water tortoises Emynidae. Bull. Intern. Acad. Cracovie, (B), SS. 253–270.—1953. Zółw błotny *Emys orbicularis* (L.) z płocenu Polski. Acta geol. polon., t. 3, SS. 545–572.—1955. The systematic position of the Pliocene turtle from Tienhsui, Kansu (North China). Acta Paleontol. Sin., vol. 3, pp. 161–169.—1956a. Zółwie z płocenu Polski. Asta geol. polon., t. 5, pp. 161–214.—1956. On a new species of emydid-turtle from the Pliocene of Poland. Acta paleontol. polon., t. 1, pp. 152–164.—1956. Studia nad morfologią panzerza żółwi współczesnych i koralnych. Acta zool. cracoviensis, t. 1, pp. 1–19.—1959. *Geomyda eureka* (Wegner), Testudines, Emydidae, from a new locality in Poland. Acta paleontol. polon., t. 4, pp. 91–100.—1959a. *Glirichelys knorri* (Gray)—a chelonid from Carpathian marlites shales (Poland). Acta paleontol. polon., t. 4, pp. 177–192. Monod T. 1950. Découverte d'une tortue fossile dans l'Éocène inférieur de Popenguine (Sénégal). Compt. Rend. Pres. Conf. Intern. Afric. Ouest. Dakar, t. 1, p. 216. Moodie R. L. 1908. The relationship of the turtles and pleiosaurs. Sci. Bull. Univ. Kansas, vol. 4, pp. 319–327. Moret L. 1935. *Rhinocelys amaberti*, nouvelle espèce de tortue marine du Vraconien de la Fesque, près de Villard de Lans (Isère). Bull. Soc. géol. France, (5), t. 5, pp. 605–618. Moser mann J. E. 1956. Variation and relative growth in the plastral scales of the turtle *Kinosternon integrum* Leconte. Misc. Publs Mus. Zool., Univ. Michigan, N 97, pp. 1–43. Mukerjee P. N. 1949. Fossil tortoise shell from Worli Hill, Bombay. Proc. 35th Indian Sci. Congr., N 3, p. 152. Müllerried F. K. G. 1943. Fossiles raros de Mexico. III. Una Tortuga fossil del estado de Chiapas. An. Inst. Biol. Univ. Mexico, t. 14, pp. 623–624. Münster G. 1853. Die Gehörwerkzeuge des Seeschildkröten. Jahresber. Naturwiss. Vereins Halle, Bd. 5, SS. 238–242.

Nauack E. T. 1926. Beiträge zur Kenntnis des Skelettes der paarigen Gliedmaßen der Wirbeltiere. II. Ueber Beckenbedeckung. Morphol. Jahrb., Bd. 56, SS. 22–89. Negri A. 1892. Trionici eocenici ed oligocenici del Veneto. Mem. mat. e fis. soc. Ital. Sci., (3), t. 8, art. 7, pp. 1–53.—1893. Nuove osservazioni sopra i trionici delle ligniti di Monteviale. Padova, 20 p. Newman H. H. 1906. Correlated abnormalities in the scutes and bony plates of Chelonina. Sci., (n. s.), vol. 23, p. 526.—1906. The significance of scute and plate "abnormalities" in Chelonina. Biol. Bull., vol. 10, pp. 68–114. Nick L. 1912. Das Kopskelett von *Dermochelys coriacea* L. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 33, SS. 1–238. Nielsen E. 1959. Eocene turtles from Denmark. Medd. dansk. geol. Foren., Bd. 14, SS. 98–114.—1963. On the post-cranial skeleton of *Eosphargis breineri* Nielsen. Medd. dansk. geol. Foren., Bd. 15, SS. 281–313. Nilsson T. 1946. The structure of the elithrium in plagiosaurs and the descent of Chelonina. Arkiv Zool., vol. 37, N 11, pp. 1–18. Noack H. 1907. Über die Entwicklung des Mittelohres von *Emys europaea*. Arch. microscop. anat. Entwickl. gesch., Bd. 63, SS. 457–490. Noble G. F. 1923. Chelys and the phylogeny of the turtles. Amer. Naturalist, vol. 57, pp. 377–

379. Nopcsa F. von. 1922. A case secondary adaptation in a tortoise. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (9), vol. 10, pp. 165–157.—1923. Kalkolitikotium, a primitive amphichelydean tortoise from the uppermost Cretaceous of Hungary. Paleontol. Hung., Bd. 1, N 1, pp. 1–34.—1923a. On the geological importance of the primitive reptilian fauna of the uppermost Cretaceous of Hungary; with a description of a new tortoise (*Kalkolitikotium*). Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 79, pp. 100–116.—1923b. Reversible and irreversible evolution; a study based on reptiles. Proc. Zool. Soc. London, pp. 1645–1659.—1926. Über Becken und Nahrung von *Prosparghis*. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 285–287.—1928. Palaeontological notes on reptiles. IV. *Helochelys* and *Hyalechelys*, two little-known tortoises from the Wealden and Purbeck formations. Geol. hung., Ser. Paleontol., Bd. 1, Fasc. 1, SS. 41–51.—1930. Zur systematischen Stellung dreier von Wiman aus China beschriebener fossiler Schildkröten. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 510–512.—1931. Sur des nouveaux restes de tortues du Danien du Midi de la France. Bull. Soc. géol. France, (5), t. 1, pp. 223–235. Noutlet J. B. 1867. Nouveau genre de tortues fossiles proposé sous le nom d'*Allauchelys*. Mém. Acad. Sci. Toulouse, (6), t. 5, pp. 172–177. Oelrich M. 1950. A new *Testudo* from Madison county, Montana. Contribs Mus. Paleontol., Univ. Michigan, vol. 8, pp. 43–58.—1952. A new *Testudo* from the Upper Pliocene of Kansas with additional notes on associated Rexroad mammals. Trans. Kansas Acad. Sci., vol. 55, pp. 300–311.—1953. A new boxturtle from the Pleistocene of South-Western Kansas. Copeia, pp. 33–38.—1958. Riesenschildkröten einst und jetzt. Universum, Bd. 13, SS. 716–718. Oertel W. 1914. *Toxochelys gigantea* nov. sp., eine neue Schildkröte aus dem Aptien von Hannover. Jahresber. Niedersächs. geol. Vereins Hannover, Bd. 7, SS. 19–106.—1915. Beiträge zur Kenntnis der oberjuraschen Schildkrötenagattung *Hydropelta*. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 336–348.—1914. Die Schildkrötenfauna des nordwestlichen Jura. Paläontol. Z., Bd. 6, SS. 43–79. Oga I. 1907. The anatomy of *Clemmys japonica*. Dobutsugaku zasshi, vol. 19, pp. 205–221, 257–278. Ogushi K. 1911. Anatomische Studien an der japanischen dreikrallen Lippenschildkröte (*Trionyx japonicus*). I. Morphol. Jahrb., Bd. 43, SS. 1–106.—1913. Der Kehlppf von *Trionyx japonicus*. Anat. Anz., Bd. 45, SS. 481–503. Olson E. C. 1947. The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. Fieldiana, Geol., vol. 11, p. 1–53. Osborn H. F. 1902. On Vertebrata of the Mid-Cretaceous of the North-West territory. Contribs. Canad. Paleontol., vol. 3, p. 2, pp. 7–21. Owen R. 1841. Description of the remains of six species of marine turtles from the London Clay. Proc. Geol. Soc. London, vol. 3, pp. 570–576.—1842. Report on British fossil reptiles. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., vol. 11, 1841, pp. 160–180.—1842a. Description of the remains of bird, tortoise and lacertian from the Chalk. Trans. Geol. Soc. London, (2), vol. 6, pp. 411–413.—1848. The archetype and homologues of the vertebrate skeleton. London, 203 p.—1849. On the development and homologues of the carapace and plastron of chelonian reptiles. Philos. Trans. Roy. Soc. London, pp. 151–170.—1850. Monograph on the fossil Reptilia of the London Clay. Pt. 2, suppl. 1 (*Platemys*). Monogr. Paleontogr. Soc. London, vol. 3, p. 1–4.—1851. Monograph of the fossil Reptilia of Cretaceous formation: Chelonina. Monogr. Paleontogr. Soc. London, vol. 5, pp. 1–118.—1853. Monograph on the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck formations. Pt. 1. Chelonina. Monogr. Paleontogr. Soc. London, vol. 7, pp. 1–12.—1855. Figures relatives cheloniens fossiles. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 37.—1858. Monograph on the fossil Reptilia of the London Clay. Pt. 1, suppl. 1 (*Emys*). Monogr. Paleontogr. Soc. London, vol. 10, pp. 77–79.—1860. On the orders of fossil and recent Reptilia, and their distribution in time. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., vol.

29, 1859, pp. 153—166.—1880. A monograph of the fossil Reptilia of the London Clay. Vol. 2, pt. 1. *Chelone gigas*, pp. 1—4. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, vol. 34.—1882. On an extinct chelonian reptile (*Notochelys costata* Owen) from Australia. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 38, pp. 178—183.—1883. Notice of portions of skeleton of the trunk and limbs of great horned saurian (*Megalania*). Proc. Roy. Soc. London, vol. 34, p. 267.—1886. Description of fossil remains of two species of *Meiolania* from Lord Howe Island. Philos. Trans. Roy. Soc., vol. 177, pp. 471—480.—1888. On parts of the skeleton of *Meiolania platyceps* (Owen). Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 179, pp. 81—191. Owen R. Bell T. 1849. A monograph on the fossil Reptilia of the London Clay. Pt. I. *Chelonia*, pp. 1—76. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, vol. 2, 1848.

Packer E. L. 1940. A new turtle from the marine Miocene of Oregon. Oregon State Monogr., Stud. Geol., vol. 2, pp. 1—31. Palmer W. 1909. Description of a new species of leatherback turtle from the Miocene of Maryland. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 36, pp. 369—373. Pandya C. T. 1951. Skull of *Lissemys punctata granosa*. J. Univ. Bombay (n. s.), vol. 20B, pp. 41—50. Pantaneli D. 1893. *Testudo amiatina* nov. sp. Atti Soc. Toscana Sci. Nat., Mem., vol. 12, pp. 128—138. Paraskevaidis J. 1965. Zwei Schildkrötenreste aus dem Obermiozän von Chios. Ann. geol. pays hellén., (1), t. 6, SS. 133—141. Parker G. N. 1901. Correlated abnormalities in the skates and bony plates in the carapace of the sculptured tortoise. Amer. Naturalist, vol. 35, pp. 17—24. Parker W. K. 1879. On the development of the skull and its nerves in the Green turtle. Proc. Roy. Soc. London, vol. 28, pp. 329—345. Parks W. A. 1933. New species of dinosaurs and turtles from the Upper Cretaceous formations of Alberta. Univ. Toronto Stud., Geol. N. 34, pp. 3—33. Parmenter C. S. 1900. Fossil turtle from the Decade epoch. Trans. Kansas Acad. Sci., vol. 16, p. 67. Parsons T. S., Williams E. E. 1961. Two Jurassic turtle skulls: a morphological study. Bull. Mus. Compar. Zool., vol. 125, pp. 43—107. Pašić M., Kličarski V. 1969. Tortue fossile d'Éocène supérieur aux environs de Štip (Macédoine). Bull. Sci. Conseil Acad. R. P. F. Yougoslavie, t. 6, p. 15. Paula Couto C. de 1948. Sobre os vertebrados fósseis da coleção Sellow, do Uruguai. Bol. Serv. geol. e mineral. Brasil, t. 125, pp. 1—14.—1949. Novas observações sobre a paleontologia e geologia do depósito calcário de São José de Itaboraí. Notas prelim. e estud. Serv. geol. e mineral. Brasil, t. 49, pp. 1—13. Peters K. F. 1885. Schildkrötenreste aus den österreichischen Tertiärlagerungen. Denkschr. math.-naturwiss. Kl. Kais. Akad. Wiss., Bd. 9, N. 2, 22 S.—1858. Beiträge zur Kenntnis der Schildkrötenreste aus den österreichischen Tertiärlagerungen. In: «Beiträge zur Palaeontographie von Österreich» von F. Hauer, Bd. 1, H. 2, SS. 59—64.—1869. Zur Kenntnis der Wirbeltierfauna aus dem Miozänschichten von Eibiswald. I. Die Schildkrötenreste. Denkschr. Kais. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Bd. 29, SS. 111—124.—1869a. Ueber die Verwandtschaft von *Chelydropsis* von Eibiswald mit *Platychelys* aus dem Jura. Verhandl. Geol. Reichsanst., SS. 105—106.—1881. Der Schädel von *Trionyx styriacus*. Verhandl. Kais.-Kgl. Geol. Reichsanst., SS. 221—222. Peterson O. A. 1926. The fossils of the Frankstown Cave, Blair County, Pennsylvania. Ann. Carnegie Mus., vol. 16, pp. 251—254. Peyer B. 1942. Fossile Riesenschildkröten aus der oberen Süsswassermollasse der Umgebung von Zürich. Schweiz. palaeontol. Abhandl., 1940—1942, Bd. 63, SS. 1—47. Pictet F. J., Gaudin C., La Harpe P. de 1855—1857. Mémoire sur les animaux vertébrés trouvés dans le terrain sidérolitique du Canton de Vaud et appartenant à la faune Eocène. Matér. paléontol. Suisse, Genève, (1), livre 2, 120 p. Pictet F. J., Humbert A. 1857.

Description d'une *Emys* nouvelle (*Emys etatoni*) du terrain Jurassique supérieur des environs de St. Claude. Matér. paléontol. Suisse, Genève, (1), livre 4, 10 pp.—1856. Monographie des chéloniens de la Molasse Suisse. Matér. paléontol. Suisse, Genève, (1), livre 3, 71 p. Pictet F. J., Jaccard A. 1860. Description de quelques débris de reptiles et de poissons fossiles trouvés dans l'étage jurassique supérieur (Virgulien) du Jura neuchâtelois. Matér. paléontol. Suisse, Genève, (3), livre 1, pp. 15—20. Ping C. 1929. A new fossil land turtle from Homan. Bull. Geol. Soc. China, vol. 8, pp. 231—238.—1930. Notes on the shell of land tortoise from the ancient ruins of Anyang. Bull. Fan Memorial Inst. Biol., vol. 1, pp. 217—224.—1930a. On the remains of a turtle from Choukoutien. Bull. Geol. Soc. China, vol. 9, pp. 205—212.—1931.—1931. On a fossil *Clemmys*. Bull. Geol. Soc. China, vol. 11, pp. 97—100. Pomet A. 1847. Note sur les manières et les reptiles fossiles des terrains Eocènes de Paris intérieures au dépôt gypseux. Arch. Sci. Phys. et Nat., t. 4, p. 326.—1853. Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découvertes dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire. Paris, 193 p. Porta A. 1898. Nuovi Chelonii fossili del Piacentino. Riv. Ital. Paleontol., t. 4. Portis A. 1878. Ueber fossile Schildkröten aus dem Kimmeridge von Hannover. Cassel, 20 S.—1880. Di alcuni fossili terziarii del Piemonte e della Liguria appartenenti all'ordine dei Chelonii. Mem. Reale Accad. Sci. Torino, (2), t. 32, pp. 113—134.—1882. Les chéloniens de la molasse vaudoise conservés dans le Musée géologique de Lausanne. Mem. Soc. Paleontol. Suisse, t. 9, pp. 1—78.—1884. Nuovi chelonii fossili del Piemonte. Mem. Reale Accad. Sci. Torino, (2), t. 35, pp. 369—377.—1885. Resti di chelonii terziarii italiani. Atti Reale Accad. Sci. Torino, t. 20, pp. 1095—1140.—1887. Chelonii quaternari del bacino di Lefse in Lombardia. Boll. Reale Comit. geol. Italia, t. 18, pp. 50—58.—1901. Il *Procyonanthus sardus* Port., nuovo trionichide fossile della Sardegna. Boll. Soc. geol. ital., t. 20, p. 51.—1903. Sur l'interprétation de débris d'un chélonien des environs de Reims. Bull. Soc. géol. France, (4), t. 3, pp. 189—190. Pice L. J. 1953. Os quelônios da Formação Bauri, Cretáceo terrestre do Brasil meridional. Bol. Serv. Geol. Min. Brasil, N. 147, pp. 1—34.—1954. Um quelônio pleistodino no calcário da série apodi, Cretáceo do estado do Rio Grande do Norte. Notas prelim. e estud. Min. Agric., Dept. Nac. Prod. Mineral. Div. Geol. e Mineral., N. 85, pp. 1—12. Proctor J. B. 1922. A study of the remarkable tortoise *Testudo loevigardi* Blgr., and the morphogeny of the chelonian carapace. Proc. Zool. Soc. London, pp. 483—526. Purschke C. A. 1885. *Clemmys sarmatica* nov. sp. aus dem Tegel von Hernalz bei Wien. Denkschr. math.-naturwiss. Kl. Kais. Acad. Wiss., Bd. 50, SS. 185—192.

Quenstedt F. A. 1869. *Psammochelys keuperina*. Jahresh. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 45, SS. 120—130.

Reinach A., von 1900. Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken u. in benachbarten, ungefähr gleichalterigen Ablagerungen. Abhandl. Senckenberg. naturforsch. Ges., Bd. 28, SS. 1—135.—1903. Schildkrötenreste aus dem ägyptischen Tertiär. Abhandl. Senckenberg. naturforsch. Ges., Bd. 29, SS. 1—64.—1903a. Verläufige Mitteilung über neue Schildkröten aus dem ägyptischen Tertiär. Zool. Anz., Bd. 26, SS. 459—463. Riggs E. S. 1906. The carapace and plastron of *Basilemys sinuosa*. Publs Field Mus. Nat. Hist., Geol. Ser., vol. 2, pp. 249—256. Roberts D. C. 1962. A study of *Echinosaurus calypsoe* from the Uinta Eocene of Utah, and its redefinition as a subspecies of *E. septaria*. Bull. Mus. Compar. Zool., vol. 127, pp. 375—400. Rosenkrantz A. 1923. En *Trionyx* fra Cranial Kalkblokke i København. Medd. dansk. geol. Fören., Bd. 6, N. 19, SS. 3—14. Ruckes H. 1929. Studies in chelonian osteology. I. Truss and arch analogies in chelonian pelvis.

II. The morphological relationships between the girdles, ribs and carapace. Ann. N. Y. Acad. Sci., vol. 31, pp. 31–120.—1937. The lateral arcades of certain emyids and testudinids. Herpetologica, vol. 1, pp. 97–103.—1937. The postorbital bone of *Podocnemis (Chelonia)*. Herpetologica, vol. 1, pp. 117–119. R ü s c h k a m p f E. 1925. Die Seeschildkröte der Maastrichter Kreide. Ein Schädel von *Allopleuron (Chelone) hoffmanni* Gray. Palaeontol. Z., Bd. 7, SS. 122–140. R u s c o n i C. 1934. Tercera noticia sobre los vertebrados fósiles de las arenas puelchenses de Villa Ballester. An. Soc. cient. argent., t. 117, pp. 15–37.—1937. Contribución al conocimiento de la geología de la ciudad de Buenos Aires y sus alrededores y referencia de su fauna. Actas Acad. nac. cienc. Córdoba, t. 10, pp. 175–294.—1948. El Puelchense de Buenos Aires y su fauna (Plioceno Medio). Publ. Inst. fisiogr. y geol. Rosario, t. 33, 99 p.—1950. Notas sobre faunas Paleozoicas de Mendoza. An. Soc. cient. argent., t. 149, pp. 157–177. R u s e l l L. S. 1929. Paleocene vertebrates from Alberta. Amer. J. Sci., (5), vol. 17, pp. 162–178.—1930. A new species of *Aspideretes* from the Paskapoo formation of Alberta. Amer. J. Sci., (5), vol. 20, pp. 27–32.—1934. Fossil turtles from Saskatchewan and Alberta. Trans. Roy. Soc. Canada, (3), vol. 28, pp. 101–110. R ü t t i m e y e r L. 1873. Die fossilen Schildkröten von Solothurn. Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturwiss., Bd. 25, H. 2, SS. 1–185.—1874. Ueber den Bau von Schale und Schädel bei lebenden und fossilen Schildkröten. Verhandl. Naturforsch. Ges. Basel, Bd. 6, SS. 1–137. R u t o A. 1903. Quelques découvertes paléontologiques nouvelles. Bull. Soc. géol. Belgique, t. 17, pp. 193–197.

S a c c o F. 1894. Trionici di M. Bolca. Atti Reale Accad. Sci. Torino, t. 29, pp. 654–662.—1895. Trionici di Monteviale. Atti Reale Accad. Sci. Torino, t. 30, pp. 541–546. S a m p l a y o P. H., B a t a t t l e r J. R. 1914. *Trionyx marini* tortuga nueva del Oligoceno heridano. Notas y comunic. Inst. geol. y miner. España, t. 13, pp. 9–19. S a n s F. 1915. Una tortuga fósil en el eoceno de Girona. Bol. Real Soc. hist. Nat., t. 15, pp. 291–298. S a u v a g e H. E. 1873. Notes sur les reptiles fossiles. I. Sur deux tortues du terrain kimmeridgien de Boulogne-sur-Mer. 2. Sur une émyde des lignites tertiaires des Basses-Alpes. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 1, pp. 365–375.—1882. Recherches sur les reptiles trouvés dans le Gault de l'Est du Bassin de Paris. Mém. Soc. géol. France, (3), t. 2, pp. 1–41.—1888. Sur les reptiles trouvés dans les Portlandien supérieur de Boulogne-sur-Mer. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 16, pp. 627–628.—1897–1898. Vertébrés fossiles du Portugal. Lisbonne, pp. 7–8, 43.—1900. Catalogue des reptiles trouvés dans le terrain Jurassique supérieur du Boulonnais. Compt. Rend. Assoc. franç. Avanc. Sci., t. 28, 1899, pp. 416–419.—1900a. Les poissons et les reptiles du Jurassique supérieur de Fumel. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 28, pp. 496–499.—1902. Les Poissons et les reptiles du Jurassique supérieur du Boulonnais au Musée du Havre. Bull. Soc. géol. Normandie, t. 21, pp. 15–26.—1902. Recherches sur les vertébrés du Kiméridgien supérieur de Fumel. Mém. Soc. géol. France, Palaeontol., t. 9, N. 25, 32, pp. 1–41.—1902. Report of fossil vertebrates from the Upper Magdalena Valley, Colombia. Sci., (n. s.), vol. 114, pp. 186–187. S c h m i d t K. P. 1927. New reptilian generic names. Copeia, pp. 58–59.—1931. A fossil turtle from Peru. Publ. Field Mus. Nat. Hist., Geol. Ser., vol. 4, pp. 251–254.—1940. A new turtle of the genus *Podocnemis* from Cretaceous of Arkansas. Publ. Field Mus. Nat. Hist., Geol. Ser., vol. 8, pp. 1–12.—1944. Two new thalassemyd turtles from the Cretaceous of Arkansas. Publ. Field Mus. Nat. Hist., Geol. Ser., vol. 8, pp. 63–74.—1945. A new turtle from the Paleocene of Colorado. Fieldiana, Geol., vol. 10, N. 1, pp. 1–4. S c h m i d t W. J. 1916. Ueber den dermalen Ursprung der Neuralplatten des Schildkröten carapax. Zool. Anz., Bd. 47, SS.

9–14. S c h m i d t H. 1923. Ein untermiocäner Reptilienschädel ausguss. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., S. 117. Seeley H. G. 1871. Note on some chelonian remains from the London Clay. Ann. and Mag. Nat. Hist., (4), vol. 8, pp. 227–233.—1875. Note on *Pelobatochelys blakii*. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 31, pp. 234–237.—1876. On remains of *Emys hardwellensis*. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 32, pp. 445–450.—1880. Note on *Psephophorus polygonus* Meyer, a new type of chelonian reptile allied to the leathery turtle. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 36, pp. 406–413.—1881. The reptile fauna of the Gossau formation preserved in the geological Museum of the University of Vienna. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 37, pp. 693–709. S h a n e r R. F. 1926. The development of the skull of the turtle, with remarks on fossil reptile skulls. Anat. Rec., vol. 32, pp. 343–367. S h i k a m a T. 1953. On a new land turtle from Palaeogene of Hokkaido. Trans. and Proc. Palaeontol. Soc. Japan, (n. s.), N. 9, pp. 19–26.—1953a. *Senyuemys kihara*, gen. and sp. nov., a new terrapin from the Oligo-Miocene of North Kyusyu. Sci. Repts. Yokohama Nat. Univ., sect. II, N. 2, pp. 1–9.—1956. Miocene Chelonia of Japan. Sci. Repts. Yokohama Nat. Univ., sect. II, N. 5, pp. 35–62. S h u f e l d t R. W. 1921. Observations on the cervical region of the spine in chelonians. J. Morphol., vol. 35, pp. 213–222. Siebenrock F. 1897. Das Kapskelett der Schildkröten. Sitzungsber. math.-naturwiss. Kl. Kais. Akad. Wiss. Wien, Bd. 106, SS. 1–84.—1904. Über partielle Hemmungs-Erscheinungen bei der Bildung einer Rückenschale von *Testudo torneri* Siebenz. Sitzungsber. math.-naturwiss. Kl. Kais. Akad. Wiss. Wien, Bd. 113, SS. 29–34.—1907. Die Schildkrötenfamilie Cisternidae. Sitzungsber. math.-naturwiss. Kl. Kais. Akad. Wiss. Wien, Bd. 116, SS. 527–559.—1914. *Testudo kalksburgensis* Toulou aus dem Leithagebirge. Jahrb. Kais.-Kgl. Geol. Reichsanst., Bd. 64, SS. 357–362.—1919. *Emydura macquarri* Gray und der systematischen Wert des Nuchalschildes bei den Schildkröten. Zool. Anz., Bd. 50, SS. 273–277. Sieglbauer F. 1909. Zur Anatomie der Schildkrötenextremitäten. Arch. Anat. und Physiol., SS. 183–280. S i m p s o n G. G. 1937. New reptiles from the Eocene of South America. Amer. Mus. Novitates, N. 927, pp. 1–3.—1938. *Crocodylus*, Eocene horned turtle from Patagonia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 74, pp. 221–254.—1942. A Miocene tortoise from Patagonia. Amer. Mus. Novitates, N. 1209, pp. 1–6.—1943. Turtles and the origin of the fauna of Latin America. Amer. J. Sci., vol. 241, pp. 413–429. Sinclair W. J. 1903. A new tortoise from the auriferous gravels of California. Univ. California Publ. Biol. Dept. Geol., vol. 3, pp. 243–248. S m e t s G. 1887. *Chelone (Bryochelys) waterkeyni*, van Ben. Ann. Soc. Sci. Bruxelles, t. 11, N. 2, pp. 291–302.—1887a. *Chelyopsis littorea*, van Ben. Ann. Soc. Sci. Bruxelles, t. 11, N. 2, pp. 303–307.—1887b. Notices paléontologiques. II. Ann. Soc. Sci. Bruxelles, t. 11, N. 2, pp. 308–313.—1888. Les chélonies trapéziennes. Ann. Soc. Sci. Bruxelles, t. 12, N. 2, pp. 193–214.—1889. Les classification des Chéloniens. Ann. Soc. Sci. Bruxelles, t. 13, N. 2, pp. 1–107. S o r d e l l i F. 1872. Sulla tartaruga fossili di Lefte (*Emys europaea*). Atti. Soc. ital. Sci. nat., vol. 15, pp. 152–174. Sousa Torres A. 1947. Um *Trionyx* do Tortoniano Portugues. Bol. Soc. port. geol. cienc. nat., t. 15, pp. 109–111. Stäche G. 1905. *Sontiochelys* ein neuer Typus von Lurchschildkröten. Verhandl. Kais.-kgl. Reichsanst., SS. 285–292. Stätsche K. 1926. Sumpfschildkröten aus dem Weimarer Diluvium. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 216–222.—1928. Sumpfschildkröten aus hessischen Tertiärlagerungen. Abhandl. Hessisch. geol. Landesanst., Bd. 8, N. 2, SS. 1–72.—1929. Schildkrötenreste aus der oberen Kreide von Patagonien. Palaeontographica, Bd. 72, SS. 103–123.—1931. Die Schildkröten des Steinheimer Beckens. Palaeontographica, Suppl.-Bd. 8, N. 2, SS. 1–17.—1937. *Podocne-*

- mis brasiliensis*, nov. sp. aus der oberen Kreide Brasiliens. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil. Bd. 77, Abt. B, SS. 291–309.—1944. *Podocnemis brasiliensis* sp. nov. do Cretáceo Superior do Brasil. Bol. Serv. geol. e mineral. Brasil, t. 114, pp. 4–24.—1949. Eine Meerschilddrüse aus dem nordwest-deutschen Untereozän. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 99, SS. 78–95. Stefano G. de. 1092. Cheloniani fossili cenozoici. Boll. Soc. geol. ital., t. 21, pp. 263–304.—1902a. Studio sull' *Emys cuvieri* de Stefano dell'Eocene superiore parigino. Boll. Soc. geol. ital., (2), t. 3, pp. 37–68.—1902b. Un nuovo tipo di Chelonide dell'Eocene inferiore francese. Riv. ital. paleontol., t. 8, pp. 50–52.—1902a. *Stylenus bottii*. Riv. ital. paleontol., t. 8, pp. 72–76.—1902r. Un nuovo Chelonide della famiglia Trionychidae appartenente all'Eocene francese. Boll. Soc. geol. ital., t. 21, pp. 389–397.—1903. Chelonii anodonti e dentati. Boll. Soc. geol. ital., t. 22, pp. 363–371.—1903a. *Ptychogaster micotici* della Francia. Palaeontogr. ital., t. 9, pp. 61–94.—1905. Appunti sui batraci e sui rettili del Quercy. III. Boll. Soc. geol. ital., t. 24, pp. 17–67.—1905a. Les oadées fossiles. Atti Soc. ital. Sci. nat., vol. 44, pp. 37–47.—1906. Sopra una tartaruga fossile della Francia meridionale. Boll. Soc. geol. ital., t. 25, pp. 535–542.—1913. Sul *Chelone melii* Miquel sp. del calcare miocenico lecchese. Riv. ital. paleontol., t. 19, pp. 17–22.—1915. Note sopra alcune tartarughe fossili della sezione Cryptodira. Atti Soc. ital. Sci. nat., t. 54, pp. 65–84.—1917. Le tartarughe fossili della famiglia Ptychogasteridae e la classificazione della Cryptodira Clidosterna. Atti Soc. ital. Sci. nat., t. 55, pp. 278–288. Stirton R. A. 1947. The first Lower Oligocene vertebrate fauna from Northern South America. Complic. estud. geol. ofic. Colombia, t. 7, pp. 325–341.—1953. Vertebrate paleontology and continental stratigraphy in Colombia. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 64, pp. 603–622. Stoliczka F. 1870. Note on *Pangshura tecta*, and two other species of Chelonina, from the newer tertiary deposits of the Nerubaddi Valley. Rec. Geol. Surv. India, vol. 2, pp. 36–39. Stovall J. W., McNulty W. N. 1950. The vertebrate fauna and geologic age of Trinity River terraces in Henderson County, Texas. Amer. Midland Naturalist, vol. 44, pp. 211–250. Stromer E. 1906. Ueber die Bedeutung der fossilen Wirbeltiere Afrikas für die Tiergeographie. Verhandl. Dtsch. zool. Ges., Bd. 16, SS. 204–218.—1916. Entwicklung u. die Bedeutung der Land u. Süßwasser bewohnenden Wirbeltiere im Tertiär u. in der Kreide Ägyptens. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 68, SS. 397–425.—1926. Reste Land u. Süßwasser-Bewohnender Wirbeltiere aus den Diamantfeldern Deutsch-Südwestafrikas. «Die Diamantwüste Südwestafrikas» von E. Kaiser, Bd. 2, SS. 139–141, Berlin.—1928. Wirbeltiere im obermiocänen Filiz Münchens. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Abt., Bd. 32, SS. 42–46.—1934. Ergebnisse der Forschungen des Prof. F. Stromers in den Wästen Ägyptens. II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe, 14. Testudinata. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., (N. F.), H. 25, SS. 3–26.—1940. Die jungtertiäre Fauna des Flienz u. des Schweiss-Sandes von München. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., (N. F.), H. 48, SS. 1–103. Swinton W. E. 1930. On fossil Reptilia from Sokoto Province. Bull. Geol. Surv. Nigeria, vol. 13, 60 pp.—1941. A new fossil fresh-water tortoise from Burma. Rec. Geol. Surv. India, vol. 74, 1939, pp. 548–551. Szalai T. 1930. Biometrie u. methodologisch-systematische untersuchungen an rezenten u. fossilen Testudinaten. Palaeobiologica, Bd. 3, SS. 347–364.—1931. Über *Clemmys hemispherica* Gilmore. Földt. Közlev., Bd. 61, SS. 108–110.—1932–33. *Testudo schafferi* nov. sp., eine Riesenschilddrüse aus dem Pliozän von Samos. II. Biomechanische Untersuchungen am Schultergürtel der Testudinaten. Ann. Naturhist. Hofmus., Bd. 46, SS. 153–163.—1934. Die fossilen Schildkröten Ungarns. Folia zool., hydrobiol., Bd. 6, SS. 97–142.—1935. *Testudo lambrechtii* Szalai. Folia zool., hydrobiol., Bd. 7, SS. 175–178.—1936. *Testudo strandi* nov. sp., eine Riesenschilddrüse aus dem Miozän von Szurdokpüspök (Ungarn). Bemerkungen zur Frage der Insulation. Festschr. zur 60. Geburtstag von Prof. Dr. Embrik Strand. Riga, Bd. 1, SS. 78–83.—1939. Beschreibung einer ?*Emys* sp. aus dem Limno-quärtal von Rátka-ré Sarmatien (Ungarn). Festschr. zum 60. Geburtstag von Prof. Dr. Embrik Strand. Riga, Bd. 5, SS. 345–351.
- Takai F. 1938. On a fossil land turtle *Geocemys* dredged from Sasebo harbour. J. Geol. Soc. Japan, vol. 45, pp. 576–577. Taylor E. H. 1943. An extinct turtle of the genus *Emys* from the Pleistocene of Kansas. Sci. Bull. Univ. Kansas, vol. 29, pp. 249–254. Tappner W. 1913. Südsteirische *Trionyx*-Reste im Kärntner Landesmuseum in Klagenfurt. Verhandl. Kais. Kgl. Geol. Reichsanst., SS. 322–332.—1914. Fossile Schildkrötenreste von Görlich in Steiermark. Mitt. Naturwiss. Vereines Steiermark, Bd. 50, SS. 95–98.—1914a. *Trionyx plicocinus* Lawley = *Trionyx hilberii* R. Hoernes. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., t. 19, pp. 29–31.—1914b. Zur phylogenetischen Entwicklung der «proturioniden Trionychiden» des Tertiärs. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 628–638.—1915. Ein *Chelydra*-Rest von Görlich. Mitt. Naturwiss. Vereines Steiermark, Bd. 51, SS. 474–475. Thäfer K. 1910. Das Munddach der Schlangen u. Schildkröten. Morph. Jahrb., Bd. 12, SS. 471–518.—1912. Der Einspruch von Hugo Fuchs. Morph. Jahrb., Bd. 44, SS. 707–711. Thénius E. 1952. Die Schildkröten (Testudinata) aus dem Unterpliocän von Brunn-Vösendorf bei Wien. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh., SS. 318–334.—1953. Eine Riesenschilddrüse aus dem Helvet (Mittel-Miozän) von Grund (NO). Anz. Osterr. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl., Bd. 90, SS. 58–62.—1957. The status of the upper Pliocene turtle, *Testudo turgid* Cope. J. Paleontol., vol. 31, pp. 228–241. Theobald W. 1877. Description of a new emyline from the upper Tertiaries of the Northern Punjab. Rec. Geol. Surv. India, vol. 10, pp. 43–45.—1879. On a marginal bone of an undescribed tortoise from the upper Siwaliks. Rec. Geol. Surv. India, vol. 12, pp. 186–187. Tinkle D. W. 1961. Variation in shell morphology of North American turtles. I. Tulane Stud. Zool., vol. 9, pp. 331–349. Tokunaga S., Shimizu S. 1926. The Cretaceous formation of Futaba in Iwaki and its fossils. J. Fac. Sci., Univ. Tokyo, sect. 2, vol. 1, pp. 181–212. Touia F. 1902. Über eine fossile *Cistudo lutaria* Schneid. Verhandl. Naturwiss. Vereins Pressburg, (N. F.), Bd. 13, SS. 13–15.
- Ubaghs C. 1875. La *Chelonia hoffmanni*, Gray. Ann. Soc. géol. Belgique, t. 2, pp. 197–205.—1883. La mâchoire de la *Chelonia hoffmanni*, Gray. Ann. Soc. géol. Belgique, t. 10, pp. 25–35.—1888. Le crâne de la *Chelonia hoffmanni*. Bull. Soc. belge géol., paléontol. et hydrog., t. 2, Mém., pp. 383–392. Ullrich H. 1956. Fossile Sumpfschildkröten (*Emys orbicularis* L.) aus dem Diluvialtravertin von Weimar-Ehringsdorf Tautach und Tonna (Thür.). Geologie, Bd. 5, SS. 360–385. Vaillant L. 1877. Note sur la disposition des vertèbres cervicales chez quelques Chéloniens. Bull. Soc. philomat. Paris, (7), t. 1, pp. 13–15.—1877a. Note sur la composition anatomique des battants du plastron fermant la carapace chez les *Cistudes* et les *Cinosternes*. Bull. Soc. philomat. Paris, (7), t. 1, pp. 36–38.—1877b. Note sur la disposition des pièces osseuses dans le plastron des *Sternotheres*. Bull. Soc. philomat. Paris, 1876–1877, (7), t. 1, pp. 50–51.—1877c. Remarques sur la classification et les affinités réciproques des chéloniens. Bull. Soc. philomat. Paris, (7), t. 1, pp. 54–58.—1881. Mémoire sur la disposition des vertèbres cervicales chez les chéloniens. Ann. Sci. Nat., Zool., (6), t. 10, art. 7, pp. 1–106.—1880a. Sur la disposition des vertèbres cervicales chez les Chéloniens. Compt. Rend. Acad. Sci.

Paris, t. 97, pp. 1152—1154.—1894. Essai sur la classification générale des Chéloniens. Ann. Sci. Nat., Zool., (7), t. 16, pp. 331—345.—1903. Les tortues de terre géologiques. Rev. Sci., (4), t. 19, pp. 705—715.—1905. Variations observées sur le crâne chez le *Testudo radiata* Schaw. et chez la Jacarétina. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., t. 11, pp. 219—221. Valenciennes A. 1863. D'une espèce de Chélonien fossile d'un genre nouveau. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 56, pp. 317—322.—1863a. Sur un sternum de Tortue fossile des collines gypseuses de Sannois. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 57, pp. 853—854. Versluys J. 1909. Ein grosses Parapsphenoid bei *Dermochelys coriacea* L. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 28, SS. 284—294.—1910. Bemerkungen zum Parapsphenoid von *Dermochelys*. Anat. Anz., Bd. 36, SS. 487—496.—1912. Das Streptostylie-Problem u. die Bewegungen im Schädel bei Sauripsiden. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Suppl.-Bd. 15, SS. 545—716.—1914. On the Phylogeny of the Carapace, and on the Affinities of the Leathery Turtle, *Dermochelys coriacea*. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., vol. 83, 1913, pp. 791—807.—1914a. Über die Phylogenie des Panzers der Schildkröten u. über die Verwandtschaft der Lederschildkröte (*Dermochelys coriacea*) Paläontol., Bd. 1, SS. 321—347.—1915. Über die Phylogenie der Schläfenrücken u. Jochbögen bei den Reptilien. Sitzungsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl., Abt. B., Bd. 13, SS. 1—29.—1922. Eine lebende Anostelide, *Carettochelys insculpta* Ramsay. Paläontol. Z., Br. 5, SS. 97—99. Virchow H. 1919. Atlas u. Epistropheus bei den Schildkröten. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, SS. 303—332.—1926. Das Beinskelett von *Testudo* nach Form zusammengesetzt. Jahrb. Morphol. u. mikroskop. Anat., Abt. 2, Bd. 5, SS. 120—152.—1926a. Die Halswirbelsäule der Schildkröten. Verhandl. Anat. Ges., Bd. 35, SS. 214—222. Vogel G. 1913. Über Unregelmäßigkeiten an den Hornplatten von Schildkrötensternen. Schrift. Physik.-Ökon. Ges. Königsberg, Bd. 53, S. 3.—1915. Völkler H. 1913. Über das Stamm-, Gliedmaßen- u. Hautskelet von *Dermochelys coriacea* L. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 33, SS. 431—552.—1914. Zur Stammesgeschichte der Schildkrötenpanzer. Naturwiss. Wochenschrift, Bd. 29, SS. 169—200.

Wagner J. A. 1853. Beschreibung einer fossilen Schildkröte u. etlicher anderer Reptilienreste. Abhandl. Math.-Phys. Cl. Kgl. Bayer. Akad. Wiss., Bd. 7, SS. 241—264.—1861. Neue Beiträge zur Kenntnis der urweltlichen Fauna des lithographischen Schiefer. Abhandl. math.-phys. Kl. Kgl. bayer. Akad. Wiss., Bd. 9, SS. 67—94. Wagner G. 1898. On some turtle remains from the Fort Pierre. Kansas Univ. Quart., vol. 7A, pp. 201—203. Waite E. R. 1905. The osteology of the New Guinea turtle (*Carettochelys*). Rec. Austral. Mus., vol. 6, pp. 110—118. Walther W. G. 1922. Die Neu-Guinea-Schildkröte, *Carettochelys insculpta* Ramsay. Nova Guinea, Bd. 13, Zool., Lief. 5, SS. 607—702. Leiden. Wark A. F. 1923. New giant tortoise from the Pliocene of Florida. Amer. J. Sci., (5), vol. 17, pp. 400—402. Watson D. M. S. 1910. *Glyptops rütimeyeri*, a chelonian from the Purbeck of Swange. Geol. Mag., (5), vol. 7, pp. 311—314, 381—1914. *Eurostaurus africanus* Seeley and the ancestry of the Chelonina. Proc. Soc. London, pp. 1011—1020. Wegner T. 1911. *Chelone gwinnei* nov. sp. eine Meeresschildkröte aus dem Rupelton von Flörsheim. Ber. Senckenberg. naturforsch. Ges., Bd. 42, SS. 193—195.—1911a. *Desmerys bertelsmanni*, nov. gen. nov. sp., ein Beitrag zur Kenntnis der Thalassemydiidae. Palaeontographica, Bd. 58, SS. 105—132.—1917. *Chelonina guinneri* Wegner aus dem Rupelton von Flörsheim a. M. Abhandl. Senckenberg. naturforsch. Ges., Bd. 36, SS. 361—372. Wermuth H., Mertens R. 1961. Schildkröten, Krokodile, Brückenechsen. Jena, 422 S. Wieland G. R. 1896. *Archelon ischyros*, a new gigantic Cryptodire. Amer. J. Sci., (4), vol. 2, pp. 399—412.—1898. The Protostegian plastron. Amer. J. Sci., (4), vol.

5, pp. 15—20.—1900. The skull, pelvis, and probable relationships of the huge turtles of the genus *Archelon*. Amer. J. Sci., (4), vol. 9, pp. 237—251.—1900a. Some observations on certain well-marked stages in the evolution of the testudinate humerus. Amer. J. Sci., (4), vol. 9, pp. 413—424.—1902. Notes on the Cretaceous turtles, *Toxochelys* and *Archelon*, with a classification of the marine Testudinata. Amer. J. Sci., (4), vol. 14, pp. 95—108.—1903. Note on the Cretaceous turtle *Archelon*. I. On the structure of the carapace. II. Associated fossils. Amer. J. Sci., (4), vol. 15, pp. 211—216.—1904. Structure of the Upper Cretaceous turtles of New Jersey, *Adocus*, *Osteopygis*, and *Propleura*. Amer. J. Sci., (4), vol. 17, pp. 112—132.—1904a. Structure of the Upper Cretaceous turtles of New Jersey, *Lytoloma*. Amer. J. Sci., (4), vol. 18, pp. 183—196.—1905. A new Niobrara *Toxochelys*. Amer. J. Sci., (4), vol. 20, pp. 325—344.—1905a. Structure of the Upper Cretaceous turtles of New Jersey: *Agomphus*. Amer. J. Sci., (4), vol. 20, pp. 430—447.—1906. Plastron of the Protosteginae. Ann. Carnegie Mus., vol. 4, pp. 8—14.—1906a. The osteology of *Protostega*. Mem. Carnegie Mus., vol. 2, pp. 279—298.—1909. Revision of the Protostegidae. Amer. J. Sci., (4), vol. 27, pp. 101—130.—1912. Note on the dinosaur-turtle analogy. Sci., (n.s.), vol. 36, pp. 287—288.—1923. A new Paraná pleurodiran. Amer. J. Sci., (5), vol. 5, pp. 1—14. Williams E. E. 1950. Variation and selection in the cervical central articulation of living turtles. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 94, pp. 509—561.—1950a. *Testudo cubensis* and the evolution of Western Hemisphere tortoises. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 95, pp. 1—36.—1952. A new fossil tortoise from Mona Island, West Indies, and a tentative arrangement of the tortoises of the world. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 99, pp. 545—560.—1952a. A stauropylone skull from the Oligocene of South Dakota. Breviora, N 2, pp. 1—16.—1953. A new fossil tortoise from the Thomas Farm Miocene of Florida. Bull. Mus. Compar. Zool., vol. 107, pp. 537—549.—1953a. *Hydraspis leithii* (Carter) in the Eocene of India is a pelomedusid. Breviora, N 13, pp. 1—8.—1954. A new Miocene species of *Pelatus* and the evolution of that genus. Breviora, N 25, pp. 1—7.—1954a. *Clemmydopsis* Boda a valid lineage of emydid turtles from the European Tertiary. Breviora, N 28, pp. 1—9. 1954b. Absence of mesoplastra in a *Pelomedusa* (Testudinidae, Pelomedusidae). Breviora, N 29, pp. 1—4.—1954c. Additional reputed chelyid turtles on Northern Continents: *Palaeaspis conybearii* (Owen) — a Pelomedusid. Breviora, N 32, pp. 1—6.—1954r. *Dacquemys paleomorphia*, new genus, species from the Lower Oligocene of the Fayum, Egypt. Breviora, N 35, pp. 1—8.—1954g. A podochemid skull from the Miocene of Moghara, Egypt. Breviora, N 39, pp. 1—8.—1956. *Pelodocnemis bassleri*, a new species of pelomedusid turtle from the late Tertiary of Peru. Amer. Mus. Novitates, N 1782, pp. 1—10.—1956a. Review of *Traité de paléontologie*, t. 5, ed. by J. Piveteau. Copeia, pp. 130—132.—1957. *Hardella isocline* Dubois redescribed. Zool. med., vol. 35, pp. 235—240.—1959. Cervical ribs in turtles. Breviora, N 101, pp. 1—12. Williams E. E., McDowell S. D. 1952. The plastron of soft-shelled turtles (Testudinata, Trionyxidae). A new interpretation. J. Morphol., vol. 90, pp. 263—279. Williston S. W. 1894. A new turtle from the Benton Cretaceous. Kansas Univ. Quart., vol. 3, pp. 5—18.—1897. The Kansas Niobrara Cretaceous. Univ. Geol. Surv. Kansas, vol. 2, pp. 235—246.—1898. *Desmatochelys lowii*. Univ. Geol. Surv. Kansas, vol. 4, pp. 349—387.—1901. A new turtle from the Kansas Cretaceous. Trans. Kansas Acad. Sci., vol. 17, pp. 195—199.—1902. On the hind limb of *Protostega*. Amer. J. Sci., (4), vol. 13, pp. 276—278.—1908. The fossil turtles of North America. Sci., (n.s.), vol. 28, pp. 803—804. Wilson J. A. 1950. Cope's types of fossil reptiles in the collection of the Bureau of Economic Geology, the University of Texas.

- J. Paleontol., vol. 24, pp. 113–115. Wiman C. 1930. Fossile Schildkröten aus China. *Palaeontol. Sin.*, (C), vol. 6, fasc. 3, pp. 1–56.—1933. Über Schildkröten aus der oberen Kreide in New Mexico. *Nova acta Regiae Soc. scient. upsaliensis*, (4), Bd. 9, N 5, SS. 1–34. Winkler T. C. 1869. Des tortues fossiles conservées dans le Musée Teyler. *Arch. Mus. Teyler*, t. 2, pp. 1–151.—1869a. Deux nouvelles tortues fossiles. *Arch. néerl. Sci. exact. et natur.*, t. 4, pp. 342–358. Woodward A. S. 1887. On "leathery turtles", recent and fossil, and their occurrence in British Eocene deposits. *Proc. Geologists' Assoc.*, vol. 10, pp. 2–14. 1888. Dr. Georg. Baur on fossil Chelonina. *Geol. Mag.*, (3), vol. 5, pp. 373–1888a. Remarks on a note by G. Baur on the pleurodian chelonians. *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, (6), vol. 2, pp. 352–354.—1891. *Pseudotrogon* from the Bracklesham Beds. *Geol. Mag.*, (3), vol. 8, pp. 546.—1901. On some extinct reptiles from Patagonia. *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 170–176.—1909. Note on a chelonian skull from Purbeck beds of Swanage. *Proc. Dorset Nat. Hist. & Antiq. Field Club*, vol. 30, pp. 143–144.
- Yabé H., Ozaki K. 1929. Fossil chelonian(?) eggs from South Manchuria. *Proc. Imp. Acad. Japan*, vol. 5, pp. 42–44. Yeh Hsiang K. Uel. 1961. The first discovery of a box turtle in China. *Verh. paläasiatica*, vol. 5, pp. 58–64. Young Chung-chien. 1950. Notes on a new turtle from Kansu, China. *Palaeontol. Novitates*, N 8, 5, p. Young Chung-chien, Chow Minchen. 1953. New fossil reptiles from Szechuan, China. *Acta Sci. Sin.*, vol. 2, pp. 216–243.—1962. Some reptilian fossils from the «Red Beds» of Kwangtung and Chekiang. *Verh. paläasiatica*, vol. 6, pp. 130–137.
- Zangerl R. 1939. The homology of the shell elements in turtles. *J. Morphol.*, vol. 65, pp. 383–411.—1944. *Aspideretes anae nov. sp.*, a new species of soft-shell turtle from the Bridger Eocene of Wyoming. *Amer. Midland Naturalist*, vol. 31, pp. 583–591.—1945. Fossil specimens of *Macrochelys* from the Tertiary of the plains. *Fieldiana, Geol.*, vol. 10, pp. 5–12.—1947. A new anostomine turtle from Manchuria. *Fieldiana, Geol.*, vol. 10, pp. 13–21.—1947. Redescription of *Zaphrosophy olsoni*, a fossil turtle from Peru. *Fieldiana, Geol.*, vol. 10, pp. 29–40.—1948. The methods of comparative anatomy and its contribution to the study of evolution. *Evolution*, vol. 2, pp. 351–374.—1948a. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. *Fieldiana, Geol. Mem.*, vol. 3, N 1–2, pp. 1–56.—1953. The vertebrate fauna of the Selma formation of Alabama. Pt. 3. The turtles of the family Protostegidae. Pt. 4. The turtles of the family Trochelydidae. *Fieldiana, Geol. Mem.*, vol. 3, pp. 59–277.—1958. Die oligozänen Meeres-Schildkröten vom Glarus. *Schweiz. palaeontol. Abhandl.*, Bd. 73, 56 SS.—1960. The vertebrate fauna of the Selma formation of Alabama. V. An advanced chelonian sea turtle. *Fieldiana, Geol. Mem.*, vol. 3, pp. 283–312. Zangerl R., Johnson R. G. 1957. The nature of shield abnormalities in the turtle shell. *Fieldiana, Geol.*, vol. 10, pp. 341–362. Zangerl R., Sloan R. 1960. A new specimen of *Desmatochelys lowi*, Williston, a primitive chelonian sea turtle from the Cretaceous of South Dakota. *Fieldiana, Geol.*, vol. 14, N 2, pp. 7–40. Zangerl R., Turnbull W. D. 1955. *Procolpochelys grandaeva* (Leidy), an early cretaceous sea turtle. *Fieldiana, Geol.*, vol. 37, pp. 345–384. Zdzansky O. 1924. Über die Temporalregion des Schildkrötenhäutels. *Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala*, Bd. 19, SS. 89–114. Zigno A. d. c. 1887. Chelonia scoperta nel calcare nummulitico di aveva presso Verona. *Mem. Reale Ist. veneto Sci.*, t. 23, pp. 135–145. Zittel A. 1877. Bemerkungen über die Schildkröten des lithographischen Schiefer in Bayern. *Palaeontographica*, Bd. 24, SS. 175–184.—1877a. [Über Schildkröten aus dem lithographischen Schiefer] *Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, SS. 280–281.
- Bellairs A. 1949. The anterior brain-case and interorbital septum of Saurapsida, with a consideration of the origin of snakes. *J. Linnean Soc. London, Zool.*, vol. 41, pp. 482–512.—1949a. Observations on the snout of *Varanus* and a comparison with that of other lizards and snakes. *J. Anat.*, vol. 83, pp. 116–146. Bellairs A., Boyd J. D. 1947. The lachrymal apparatus in lizards and snakes. *J. Proc. Zool. Soc. London*, vol. 117, pp. 81–108.—1950. The lachrymal apparatus in lizards and snakes. II. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 120, pp. 269–310. Broom R. L. 1924. Further evidence on the structure of the Eosuchia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 51, pp. 67–76.—1935. On the structure of the temporal region in lizards skull. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 18, pp. 13–22.
- Olson E. C. 1936. Notes on the skull of *Youngina capensis* Broom. *J. Geol.*, vol. 44, pp. 523–533.—1947. The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. *Fieldiana, Geol.*, vol. 11, N 1, 53 p. Osborn H. F. 1903. The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diapsosauria. *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 1, pp. 449–507.
- Parrington F. R. 1935. On *Prolacerta broomi* gen. et sp. nov., and the origin of the lizards. *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, (10), vol. 16, pp. 197–205.—1937. A note on the supratemporal and tabular bones in reptiles. *Ann. a. Mag. Nat. Hist.*, (10), vol. 20, pp. 69–76.—1958. The problem of the classification of reptiles. *J. Linnean Soc. London, Zool.*, vol. 44, N 295, pp. 99–115.
- Romer A. S. 1933. Vertebrate paleontology. Chicago.—1946. The primitive reptile *Limnoscelus* restudied. *Amer. J. Sci.*, vol. 244, pp. 149–188.
- Säve-Söderbergh G. 1946. On the fossa hypophyseus and the attachment of the retractor bulbi group in *Sphenodon*, *Varanus* and *Laerta*. *Arkiv Zool.*, vol. 38, no. 1, pp. 1–24.—1947. Notes on the braincase in *Sphenodon* and certain Lacertilia. *Zool. Bidr. Upsala*, vol. 25, pp. 489–516.
- Underwood G. 1957. On lizards of the family Pygopodidae. A contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata. *J. Morphol.*, vol. 100, pp. 207–268.
- Vaughn P. P. 1955. The Permian reptile *Araucoscelis* restudied. *Bull. Mus. Compar. Zool.*, vol. 113, pp. 303–467.
- Watson D. M. S. 1954. On *Botosaurus* and the origin and classification of reptiles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 111, N 9, pp. 299–449.—1957. On *Mitlerosaurus* and the early history of the saurosid reptiles. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, (B), vol. 240, pp. 325–400. Williston S. W. 1910. New Permian reptiles; rhachitomous vertebrate. *J. Geol.*, vol. 18, pp. 585–600.

Mitlerosauria

- Broom R. L. 1921. On the structure of the reptilian tarsus. *Proc. Zool. Soc. London*, 1921, pp. 143–155.—1937. A further contribution to our knowledge of the fossil reptiles of the Karroo. *Proc. Zool. Soc. London*, (B), vol. 107, pp. 299–318.—1938. On a new type of primitive fossil reptile from the Upper Permian of South Africa. *Proc. Zool. Soc. London*, (B), vol. 108, pp. 535–542.—1940. Some new Karroo reptiles from the Graaff Reinet district. *Ann. Transvaal Mus.*, vol. 20, pp. 71–87.—1941. Some new Karroo reptiles, with notes on a few others.

Ann. Transvaal Mus. vol. 20, pp. 193–213.—1948. A contribution to our knowledge of vertebrates of the Karroo beds of South Africa. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, vol. 61, pp. 577–629. Broom R. L., Robinson J. T. 1948. Some new fossil reptiles from the Karroo beds of South Africa. Proc. Zool. Soc. London, vol. 118, pp. 392–407.

E f r e m o v I. A. 1940. Die Mesenfauna der permischen Reptilien. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 84, Abt. B, SS. 379–466.

Watson D. M. S. 1914. *Broomia perplexa*, gen. et sp. nov., a fossil reptile from South Africa. Proc. Zool. Soc. London, pp. 995–1010.

Eosuchia

Ammon L. 1885. Über *Homoecusaurus maximiliani*. Abhandl. math.-phys. Kl. Kgl. hayer. Akad. Wiss., Bd. 15, SS. 497–528.

Baur G. 1886–1889. Osteologische Notizen über Reptilien I, VI. Zool. Anz., Bd. 9, SS. 685, 733; Bd. 12 (1889), SS. 45–47. Barbour T. H., Stetson H. C. 1929. The squamation of *Homoecusaurus*. Bull. Mus. Compar. Zool., vol. 69, pp. 99–104. Boonstra L. O. 1953. A note on some rhynchosaurian remains from Tanganyika Territory. Ann. South Africa Mus., vol. 42, pp. 1–4. Boulenger G. A. 1893. On some Jurassic and Cretaceous Lizards and Rhynchocephalians. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (6), vol. 11, pp. 204–210.—1903. On reptilian remains from the Trias of Elgin. Philos. Trans. Roy. Soc. London, B, vol. 196, pp. 178–182.—1919. Sur le genre *Saphosaurus*. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 169, p. 606. Broili F. 1925. Beobachtungen an der Gattung *Homoecusaurus* H. von Meyer. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., SS. 81–121. Broom R. L. 1903. On the skull of a true lizard (*Palligwana whitei*) from the Triassic beds of South Africa. Rec. Albany Mus., vol. 1, pp. 1–3.—1904. Note on two reptilian tarsi in the Albany Museum. Rec. Albany Mus., vol. 1, pp. 176–178.—1906. On the South African diplosaurian reptile *Homoecia*. Proc. Zool. Soc. London, pp. 591–600.—1906a. On a new South African Triassic rhynchocephalian. Trans. South Africa Philos. Soc., vol. 16, pp. 379–380.—1907. On some new fossil reptiles from the Karroo beds of Victoria West, South Africa. Trans. South Africa Philos. Soc., vol. 18, pp. 31–41.—1913. Note on *Mesosuchus browni* Watson, and on a new South African Triassic pseudosuchian (*Euparkeria capensis*). Rec. Albany Mus., vol. 2, pp. 394–396.—1913a. A revision of the reptiles of the Karroo. Ann. South Africa Mus., vol. 7, pp. 361–366.—1914. A new thecodont reptile. Proc. Zool. Soc. London, pp. 1072–1077.—1915. Catalogue of type and figured specimens of fossil vertebrates in the American Museum of Natural History. II. Permian, Triassic and Jurassic reptiles of South Africa. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 25, pp. 165–164.—1922. An imperfect skeleton of *Youngia capensis* Broom, in the collection of the Transvaal Museum. Ann. Transvaal Mus., vol. 8, pp. 273–277.—1924. Further evidence on the structure of the *Eosuchia*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 51, pp. 67–76.—1926. On a nearly complete skeleton of a new eosuchian (*Palaegama vielhaueri*, gen. et sp. nov.). Proc. Zool. Soc. London, 1926, pp. 487–491.—1937. A further contribution to our knowledge of the fossil reptiles of the Karroo. Proc. Zool. Soc. London, (B), vol. 107, pp. 299–318. Brown B. 1905. The osteology of *Champsosaurus* Cope. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 9, pp. 1–29. Burckhardt R. 1900. On *Hyperodapedon gordoni*. Geol. Mag., (4), vol. 7, pp. 486–492, 529–535.

Dollo L. 1884. Première note sur le Siméodosaurien d'Équelles. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 3, pp. 151–186.—1885. Sur l'identité des genres *Champsosaurus* et *Siméodosaurius*. Rev. questions Sci., 1885, t. 17, pp. 617–624.—1891. Nouvelle note sur le Rhynchoceph-

lien Champsosau. Bull. Soc. géol. Belgique, t. 5, mém., pp. 151–159.

Endo R. 1940. A new genus of Thecodontia from the Lycopetra beds in Manchoukou. Bull. Centr. Nat. Mus. Manchoukou, vol. 2, pp. 1–14. Endo R., Shikama T. 1942. Mesozoic reptilian fauna in the Jehol Mountainland, Manchoukou. Bull. Centr. Nat. Mus. Manchoukou, vol. 3, pp. 1–20. D'Erasmio G. 1915. La fauna e l'età dei calcari a titolli di Pietra Roja. Paleontogr. ital., t. 21, pp. 59–112.

Gilmore C. W. 1909. A new rhynchocephalian reptile from the Jurassic of Wyoming. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 37, pp. 35–42. Gunther A. 1868. Contribution to the anatomy of *Hatteria* (*Rhynchocephalus*, Owen). Philos. Trans. Roy. Soc. London, vol. 157, pp. 595–629.

Houghton S. H. 1921. On the reptilian genera *Euparkeria* and *Mesosuchus*. Trans. Roy. Soc. South Africa, vol. 10, p. 81.—1924. The fauna and stratigraphy of the Stormberg series. Ann. South Africa Mus., vol. 12, pp. 323–497.—1924a. On reptilian remains from the Karroo beds of East Africa. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 80, pp. 1–10.—1924b. On a skull and partial skeleton of *Mesosuchus*. Trans. Roy. Soc. South Africa, vol. 12, pp. 17–36.—1929. Notes on the Karroo Reptilia from Madagascar. Trans. Roy. Soc. South Africa, vol. 18, pp. 125–136. Heller F. 1956. Rhynchocephalen-Fährten aus dem mittleren Keuper bei Hassfurt am Mein. Geol. Blätter N.-O.-Bayern, Bd. 6, SS. 50–55. Hoffstetter R. 1953. Sur la position systématique de *Santaosaurus*. Bull. Soc. géol. France, (6), t. 3, pp. 99–103.—1953a. Caractères dentaires juvéniles chez des rhynchocephales jurassiques. *Therapsid* et *Leptosaurus*. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., (2), t. 25, pp. 213–220.—1955. Rhynchocephalia. In: *Traité de paléontologie*, ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 556–573. Paris. Howes G. B., Swinnerton H. H. 1901. On the development of the skeleton of the Tuatara *Sphenodon punctatus*. Trans. Zool. Soc. London, vol. 16, pp. 1–86. Huene F. 1910. Über einen echten Rhynchocephalen aus der Trias von Elgin. *Brachyrhinodon taylora*. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Bd. 2, SS. 29–61.—1912. Der zweite Fund des Rhynchocephalen *Brachyrhinodon* in Elgin. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Bd. 1, SS. 51–57.—1927. Gondwan-Reptilien in Südamerika. Paleontol. Hungar., Bd. 2, SS. 3–10.—1929. Über Rhynchosaurier u. andere Reptilien. Geol. u. paläontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 17, SS. 1–62.—1938. Zur Bestimmung von Fussspuren der Protosauriden u. Rhynchosauriden. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, 1938, SS. 56–64.—1938a. *Stenaulorhynchus*, ein Rhynchosauride des ostafrikanischen Obertrias. Nova Acta Leopold., (N. F.), Bd. 6, SS. 83–124.—1939. Die Verwandtschaftsgeschichte der Rhynchosauriden des Südamerikanischen Gondwanalandes. Physis, Buenos Aires, t. 14, pp. 499–522.—1939a. Die Lebensweise der Rhynchosauriden. Paläontol. Z., Bd. 21, SS. 232–238.—1940. Eine Reptilienfauna aus der ältesten Trias Nordrusslands. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 84, Abt. B, SS. 1–23.—1941. Die Tetrapoden-Fährten im toskanischen Verrucano u. ihre Bedeutung. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 86, Abt. B, SS. 1–34.—1942. Ein Rhynchocephale aus mandchurischen Jura. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 87, Abt. B, SS. 244–252.—1942a. Die Fauna terrestrischer Wirbeltiere der oberen Trias im zentralen Indien. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 249–255.—1944. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. Ergebnisse der Sauriergrabungen in Südbrasilien. München, 332 SS.—1951. Über einen vermutlichen Rhynchocephalen im Muschelkalk. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Monatsh., SS. 62–64. Huxley T. H. 1868. [On *Saurosternon baini* from South Africa]. Geol. Mag., vol. 5, p. 201–1869. On

Hyperodapedon. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 25, pp. 138—152, 157—1887. Further observations on *Hyperodapedon gordonii*. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 43, pp. 675—694.

Kockude-Michel M. 1959. Le carpe de *Homoeosaurus*, Spheondontidé jurassique. Bull. Soc. géol. France, (7), t. I, pp. 230—232. Kuhn O. 1935. *Eosuchia*, Rhynchocephalia. Fossilium Catalogus, I: Animalia. Pt. 71, SS. 1—37.

Lortet L. 1892. Les Reptiles fossiles du bassin du Rhone. Arch. Muséum histoire-natur. Lyon, t. 5, N 1, pp. 29—90.

Malan M. E. 1963. The dentition of the South African Rhynchocephalia and their bearing on the origin of the Rhynchoosaurs. South Afr. J. Sci., vol. 59, pp. 214—219.

Meyer H. 1860. Zur Fauna der Vorwelt. Reptilien aus dem lithographischen Schiefer des Jura in Deutschland und Frankreich. Frankfurt am Main, 142 S.—1866. *Homoeosaurus maximiliani*. Palaeontographica, Bd. 15, SS. 49—55.

Owen R. 1842. Description of an extinct lacertilian Reptile *Rhynchosaurus arcticeps*. Trans. Cambridge Philos. Soc., vol. 7, pp. 355—369.

Peyer B. 1936. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. X. *Claxaria schinzi* nov. gen. et sp. Abhandl. Schweiz. paläontol. Ges., Bd. 57, N 3, SS. 1—61.—1936. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XI. *Hescheliera rubeli* nov. gen. et sp. Abhandl. Schweiz. paläontol. Ges., Bd. 58, N 1, SS. 1—48. Piveteau J. 1926. Paléontologie de Madagascar. XIII. Amphibiens et reptiles Permians. Ann. Paleontol., t. 15, pp. 55—178.—1955. *Eosuchia*. In: «Traité de paléontologie», ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 545—557. Paris, Pratt C. W. 1948. The morphology of the ethmoidal region of *Sphenodon* and lizards. Proc. Zool. Soc. London, vol. 118, pp. 171—201.

Sibenbrock F. 1894. On the osteology of the head of *Hatteria*. Ann. and Mag. Nat. Hist., (6), vol. 13, pp. 297—311. Simpson G. G. 1926. American terrestrial Rhynchocephalia. Amer. J. Sci., (5), vol. 12, pp. 12—16. Swinton W. E. 1939. A new Triassic rhynchocephalian from Gloucestershire. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (11), vol. 4, pp. 591—594.

Watson D. M. S. 1910. On the skull of *Rhynchosaurus*. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., vol. 79, 1909, p. 155.—1912. *Mesosuchus browni* nov. gen. et spec. Rec. Albany Museum, vol. 2, pp. 296—297.—1912a. On *Eosuchus collettii* nov. gen. et spec. Rec. Albany Mus., vol. 2, pp. 298—300. Wettstein O. 1931—1937. Rhynchocephalia. Handbuch der Zoologie von W. Kükenthal, Bd. 7, H. 1. Lief. 1—3, 235 SS. Woodward A. 1907. On *Rhynchosaurus arcticeps* (Owen). Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., vol. 76, 1906, p. 253—259.

Young C. C. 1948. A review of Lepidosauria from China. Amer. J. Sci., vol. 246, pp. 711—719.

Lacertilla

Алексеев А. 1912. Описание мезотической фауны Лепидозоя из окрестностей местечка Петродворок Тихоокеанского уезда. Ч. I.—Anguillidae. Зап. Новоросс. о-ва естествоиспыт., т. 39, стр. 1—28.

Боголюбов Н. Н. 1900. Об остатках мозаавра из Оренбургской губернии. Ежегодн. по геол. и минерал. России, т. 12, стр. 8—14.

Вьюшков Б. П., Чудинов П. К. 1956. О триасовых ретилиях *Microcnemus* и *Tichwinshia*. Докл. АН СССР, т. 110, стр. 141—144.

Габуния Л. К. Об остатках мозаавра из верхнемеловых отложений Кавказа. Сакартвелос ССР Мецнеребата Академикс моамбе, т. 20, № 5, стр. 561—564.

Даревский И. С., Чумаков И. С. 1962. Новый вид синиковой ящерицы из плейстоцена Рудного Алтая. Палеонтол. ж., № 1, стр. 127—130.

Суханов В. Б. 1961. Некоторые вопросы филогении и систематики Lacertilia. Зоол. ж., т. 40, вып. 1, стр. 73—83.

Цареградский В. 1927. Остатки мозаавров из Саратовской губернии. Изв. ГИИ, ком-та, т. 45, стр. 563—572.—1935. Детальное описание мозаавра *Dolosaurus lutugini* Jak. Ежегодн. палеонтол. о-ва, т. 10, стр. 49—54.

Яковлев Н. Н. 1901. Остатки мозаавра из верхнемеловых отложений юга России. Изв. Геол. ком-та, т. 20, стр. 507—518.—1905. Note sur les Mosasauriens. Зап. Геол. ком-та, т. 24, стр. 135—162.

Adam K. D. 1953. Ein Tanystrophen-Fund aus dem Hauptmuschelkalk bei Schloss Stetten (Kreis Künzelsau). Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh., SS. 40—43. Adams W. S. 1939. The cervical region of the Lacertilia. J. Anat., vol. 74, pp. 67—71. Auffenberg W. 1958. A small herpetofauna from Barbuda, Leeward Islands, Quirt. J. Florida Acad. Sci., vol. 21, pp. 248—254.

Barrows S., Smith H. M. 1947. The skeleton of the lizard *Xenosaurus grandis* (Gray). Sci. Bull. Univ. Kansas, vol. 31, pp. 227—281. Bassani F. 1886. Sul fossile e sulla età degli schisti bituminosi triasici di Besenno in Lombardia. Atti Soc. Ital. Sci. Nat., t. 29, pp. 15—72. Baur G. 1892. On the morphology of the skull in the Mosasauridae. J. Morphol., vol. 7, pp. 1—22.—1894. The relationship of the lacertilian genus *Anniella* Gray. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 17, pp. 345—351. Beddard F. E. 1905. Some notes on the cranial osteology of the mastigote lizard *Uromastix*. Proc. Zool. Soc. London, pp. 2—9. Bellairs A. 1949. Observations on the snout of *Varanus*, and a comparison with that of other lizards and snakes. J. Anat., vol. 83, pp. 116—146.—1950. Observations on the cranial anatomy of *Anniella*, and a comparison with that of other burrowing lizards. Proc. Zool. Soc. London, vol. 119, pp. 887—904. Bock W. 1945. A new small reptile from the Triassic of Pennsylvania. Notulae Naturae, Philadelphia, vol. 154, pp. 1—8. Boulenger G. A. 1885—1887. Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History), vol. 1 (1885), 436 pp.; vol. 2 (1885), 497 pp.; vol. 3 (1887), 575 pp. London. Brattstrom B. H. 1955. New snakes and lizards from the Eocene of California. J. Paleontol., vol. 29, pp. 145—149.—1955a. Pleistocene lizards from the San Josecito Cavern, México. Coepia, pp. 133—134.—Brattstrom B. 1938. Ein neuer Fund von *Zaradocisaurus* H. von Meyer. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Abt., Bd. 2, SS. 139—154. Brattstrom B., Fischer E. 1917. *Trachelosaurus fisheri* nov. gen., nov. sp. Jahrb. Kgl. preuss. geol. Landesanst., Bd. 37, SS. 359—414. Broom R. L. 1903. On the development of the pterygo-quadrato arch in Lacertilia. J. Anat., (2), vol. 17, pp. 107—111.—1903a. On the skull of a true lizard (*Paltigwana whitei*) from the Triassic beds of South Africa. Rec. Albany Mus., vol. 1, pp. 1—3.—1925. On the origin of lizards. Proc. Zool. Soc. London, pp. 1—16.—1926. On a nearly complete skeleton of a new eosuchian (*Palaecogama vithuieri* gen. et sp. nov.). Proc. Zool. Soc. London, pp. 487—491.—1935. On the structure of the temporal region in lizard skulls. Ann. Transvaal Mus., vol. 18, pp. 13—22. Broom R. L., Robinson J. T. 1948. Some new fossil reptiles from the Karroo beds of South Africa. Proc. Zool. Soc. London, vol. 118, pp. 392—407. Brongersma L. 1958. On an extinct species of the genus *Varanus* from the Island of Flores. Zool. Meded., vol. 36, pp. 113—125.

- Camp C. L. 1923. Classification of the lizards. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 48, pp. 289—481.—1942. California mosasaurs, Mem. Univ. California, vol. 13, 68 pp.—1945. *Proterocerta broomi* and the Protosaurian reptiles. Amer. J. Sci., vol. 243, pp. 17—32, 84—101. Chow Min-chien. 1957. Remarks on *Placosaurus* (or *Glyptosaurus*) of China. *Vertebr. palasiatica*, vol. 1, pp. 155—157.
- Cocude-Michel M. 1961. Les sauriens des calcaires lithographiques de Bavière, d'âge portlandien inférieur. Bull. Soc. géol. France, 1960, t. 2, pp. 707—710.
- Coe W. R., Kunkel B. W. 1906. Studies on the Californian limbless lizard *Anniella*. Trans. Connecticut Acad. Arts a. Sci., vol. 12, pp. 349—403. Cope E. D. 1892. The osteology of the Lacertilia. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 30, pp. 185—221.
- Devillers C. 1943. Nerfs crâniens et circulation céphalique de *Platiplatecarpus* Marsh. Ann. Paléontol., t. 30, pp. 47—59. Dollo L. 1882. Note sur l'ostéologie des Mosasauridae. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 1, pp. 55—74.—1886. Première note sur le *Hamosaurus*. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 4, p. 25.—1890. Première note sur les Mosasauriens de Maestricht. Bull. Soc. belge géol., t. 4, mém., pp. 151—169.—1903. Les ancêtres des Mosasauriens. Bull. Sci. France et Belgique, t. 38, pp. 137—139.—1904. L'origine des Mosasauriens. Bull. Soc. belge géol., paléontol. et hydrol., t. 18, mém., pp. 217—222.—1905. Un nouvel opercule tympanique de *Platiplatecarpus*, un Mosasaurien plongeur. Bull. Soc. belge géol., paléontol. et hydrol., t. 19, mém., pp. 125—131.—1913. *Globidens fraasi*, un Mosasaurien mylodonte nouveau du Maestrichtien. Arch. biol., t. 28, pp. 609—626.—1923. *Saniwa orsmacensis*. Bull. Soc. belge géol., paléontol. et hydrol., t. 33, pp. 75—82.—1924. *Globidens alabamaensis* et les Mosasauriens de la Belgique en général. Arch. biol., t. 34, pp. 168—213. Du Plessis S. S. 1945. Cranial anatomy and ontogeny of the South African corydill, *Chamaesaura anguina*. South Afric. J. Sci., vol. 41, pp. 245—268.
- Eddinger T. 1924. Rückenmark im Wirbelkörper (*Tanystropheus*). Anat. Anz., Bd. 57, SS. 515—519.
- El-Toubi M. R., Kamal A. M. 1959. The development of the skull *Chalcides orcutti*. II. The fully formed chondrocranium and the osteocranium of a late embryo. J. Morphol., vol. 105, pp. 55—104. Endo R., Shikama T. 1942. Mesozoic reptilian fauna in the Jhoh Mountainland, Manchoukuo. Bull. Centr. Nat. Mus. Manchoukuo, vol. 3, pp. 1—20. Etheridge R. 1958. Pleistocene lizards of the Cragin Quarry fauna of Meade County, Kansas. Copeia, pp. 94—101.—1960. The slender gale lizard, *Ophisaurus attenuatus*, from the Pleistocene (Illinoian Glacial) of Oklahoma. Copeia, pp. 46—47.
- Fejérváry G. J. 1918. Contributions to a monography on fossil Varanidae and on Megalaniae. Ann. Historico-Natur. Mus. Nat. Hungar., vol. 16, pp. 341—467.—1935. Further contribution to a monography of the Megalaniae and fossil Varanidae. Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hungar., vol. 29, zool. pp. 1—130. Fejérváry-Langh A. M. 1923. Beiträge zur einer Monographie der fossilen Ophisaurier. Palaeontol. hungar., Bd. 1, SS. 123—220.
- Ganguli D. N., Mitra B. 1958. On the structure and the development of the vertebral column in the house-gecko, *Hemidactylus flaviviridis*. Anat. Anz., Bd. 105, SS. 4—25. Gaupp E. 1900. Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. Anat. Hefte, Bd. 15, SS. 433—595. George J. C. 1957. The post-cranial osteology of *Uromastix hardwickii* (Gray). J. Animal Morphol. a. Physiol., vol. 3, pp. 25—35. Gervais P. 1860. Description de l'*Aphelosaurus luteiventris*. Mém. Acad. Sci. et Lettr. Montpellier. Gilmore C. W. 1912. A new mosasaurid reptile from the Cretaceous of Alabama. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 41, pp. 479—484.—1927. The fossil lizards of North America. Mem. Nat. Akad. Sci., vol. 22, pp. 1—201.—1932. A new fossil lizard from the Belly River formation of Alberta. Trans. Roy. Soc. Canada, (3), vol. 26, sect. 4, pp. 117—120.—1938. Description of new and little-known fossil lizards from North America. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 86, pp. 11—26.—1940. New fossil lizards from the upper Cretaceous of Utah. Smithsonian Misc. Collect., vol. 99, N 16, pp. 1—3.—1941. Some little-known fossil lizards from the Oligocene of Wyoming. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 91, pp. 71—76.—1942. Osteology of *Polyglyptodon*. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 92, pp. 229—265.—1942a. Palaeocene faunas of the Polecat Bench formation. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 85, pp. 159—167.—1943. Osteology of Upper Cretaceous lizards from Utah. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 93, pp. 209—214.—1943a. Fossil lizards of Mongolia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 81, pp. 261—384. Gilmore C. W., Jepsen C. L. 1945. A new Eocene lizard from Wyoming. J. Paleontol., vol. 19, pp. 30—34. Gorjanović-Kramberger D. 1892. *Aegialosaurus*, eine neue Eidechse aus dem Kreideschiefer der Insel Lesina. Glasnik Hrvatsk. narodost. društva. Zagreb, Bd. 7, SS. 74—106. Gregory J. T. 1951. Convergent evolution: the jaws of *Hesperocorys* and the mosasaurs. Evolution, vol. 5, pp. 345—354.
- Haas G. 1936. Über das Kopfskelett von *Chalcides guentheri* (*Seps monodactylus*). Acta Zool., Bd. 17, SS. 55—74. Hancock A., Howse R. 1870. On *Protosaurus speneri* von Meyer, and a new species, *Protosaurus hideri*, from the Marl-slate of Middlebury, Durham. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 26, pp. 565—572. Houghton S. H. 1924. On reptilian remains from the Karroo beds of East Africa. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 80, pp. 1—11.—1929. Notes on the Karroo Reptilia from Madagascar. Trans. Roy. Soc. South Africa, vol. 18, pp. 125—136. Hecht M. E. 1951. Fossil lizards of the West Indian genus *Aristelliger* (Gekkonidae). Amer. Mus. Novitates, N 1538, pp. 1—33.—1956. A New Xantusid Lizard from the Eocene of Wyoming. Amer. Mus. Novitates, N 1774, pp. 1—8. Heidisch E. 1928. Der Bau der Skeletteile der freien Extremitäten bei den Reptilien. I. Gekkonidae und Agamidae. Morphol. Jahrb., Bd. 59, SS. 343—392. Hoffmann C. K. 1890. Eidechsen u. Wasserschlangen. Bronn's Klassen und Ordnungen der Tierreichs, Bd. 6, SS. 443—1399. Leipzig. Hofmeister R. 1942. Sur la présence d'Amphisbenidae dans les gisements tertiaires français. Compt. Rend. Soc. géol. France, N 3—4, pp. 24—25.—1942a. Sur les restes de Sauria du Nummulitique Européen rapportés à la famille des Iguanidae. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., (2), t. 14, pp. 233—240.—1943. Varanidae et Necrosauridae fossiles. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., (2), t. 15, pp. 134—141.—1944. Sur les Scincidae fossiles. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., (2), t. 16, pp. 547—553.—1945. Sur les Scincidae fossiles. II. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., (2), t. 17, pp. 80—86.—1946. Sur les Gekkonidae fossiles. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., (2), t. 18, pp. 195—203.—1949. Les reptiles subfossiles de l'île Maurice. I. Les Scincidae. Ann. paléontol., t. 35, pp. 43—72.—1953. A propos de *Neurodracmus*. Compt. Rend. Soc. géol. France, pp. 122—124.—1953a. Sur la position systématique de *Santosauros*. Bull. Soc. géol. France, (6), t. 3, pp. 99—103.—1953b. Les sauriens antécédents. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., (2), t. 25, pp. 345—362.—1954. Sur la position systématique de *Necrosaurus*, Saurien de l'Eocène européen. Compt. Rend. Soc. géol. France, pp. 422—424.—1955. Squamates à type moderne. In: «Traité de paléontologie», ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 606—642.—1957. Un Saurien hétérodermatide (*Eurhoderma gallicum* nov. gen. et sp.) dans la faune fossile des phosphorites du Quercy. Bull. Soc. géol. France, (6), t. 7, pp. 775—786.—1959. Un Serpent terrestre dans le Crétacé inférieur du Sahara. Bull. Soc. géol. France, (7), t. 1,

pp. 897–908.—1962. Observations sur les ostéodermes et la classification des anguilles actuels et fossiles. *Bull. Mus. nat. hist. nat.*, t. 34, pp. 149–157.—1962a. Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des Squamates. *Colloq. internat. Centre nat. rech. scient.*, N 104, pp. 243–279. Huene F. 1910. Ein ganzes *Tylosaurus* Skelett. *Geol. u. paläontol. Abhandl.*, (N. F.), Bd. 8, SS. 297–314.—1911. Über einen *Palaeocarpus* in Tübingen. *Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Bd. 2, SS. 48–50.—1926. Zur Beurteilung von *Protosaurus*. *Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Abt. B, SS. 469–475.—1932. Über *Tanystropheus* u. verwandte Formen. *Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Beil.-Bd. 67, Abt. B, SS. 65–86.—1938. Zur Bestimmung von Fußspuren der Protosauriden. u. Rhynchosauriden. *Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Abt. B, 1938, SS. 58–64.—1940. Eine Reptilienfauna aus der ältesten Trias Nordrusslands. *Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Beil.-Bd. 84, Abt. B, SS. 1–23.—1944. Beiträge zur Kenntnis der Protosaurier. *Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Monatsh., Abt. B, SS. 120–131.—1944a. Über die systematische Stellung von *Trachelosaurus* aus dem Buntsandstein von Bernburg. *Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Monatsh., Abt. B, SS. 170–174.—1948. Notes on *Geyrodontosaurus*. *Amer. J. Sci.*, vol. 246, pp. 208–213.—1954. Ein neuer Protosauride. *Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol.*, Monatsh., SS. 228–230. Huxley T. 1868. [On *Sauromastodon bairdi* from South Africa] *Geol. Mag.*, vol. 5, p. 201.

Jaekel O. 1904. Über ein neues Reptil aus dem Buntsandstein der Eifel. *Z. Dtsch. geol. Ges.*, Bd. 56, Monatsber., SS. 90–94. Jensen A. S. 1901. Om *Ophiopsseps nasutus* Du Roca. *Vid. medd. Dansk naturhist. For. København*, Bd. 2, SS. 317–279. Jolliffe M. T. 1960. The head skeleton of lizards. *Acta Zool.*, vol. 41, pp. 1–64.

Krauffmann E. G., Kesting R. V. 1960. An Upper Cretaceous ammonite bitten by a mosasaur. *Contribs Mus. Paleontol.*, Univ. Michigan, vol. 15, pp. 193–248. Kinghorn J. R. 1923. Studies in Australian reptiles. III. On the genera and species of *Ophiopses* and *Aprosa*. *Rec. Austral. Mus.*, vol. 14, pp. 126–134.—1926. A brief review of the family Pygopodidae. *Rec. Austral. Mus.*, vol. 15, pp. 40–64. Klemmer K. 1958. Untersuchungen zur Osteologie u. Taxonomie der europäischen Mauereidechsen. *Abhandl. Senckenberg. naturforsch. Ges.*, N 496, SS. 1–66. Kornhuber A. 1873. Über einen neuen fossilen Saurier aus Lesina. *Abhandl. Kais.-kgl. geol. Reichsanst.*, Bd. 5, SS. 75–90.—1893. *Carsosaurus markhesetti*. *Abhandl. Kais.-kgl. geol. Reichsanst.*, Bd. 17, H. 5, SS. 1–24. Krüytzer E. M. 1957. *De Mosasauria* van Bemelen. *Naturhist. Maandbl.*, Bd. 46, SS. 125–127. Kuhn O. 1939. Protosauria. *Fossilium Catalogus I: Animalia*, Pt. 85, 8 S.—1939a. Squamata: Lacertilia. *Fossilium Catalogus I: Animalia*, Pt. 86, 89 S.—1940. Neue Eidechsenfunde aus der Braunkohle des Geiselsteins. *Umschau*, Bd. 44, SS. 261–263.—1940a. Crocodilien- und Squamatenreste aus dem oberen Paleocän von Walbeck. *Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Abt. B, SS. 21–25.—1940b. Die Placosauriden u. Anguinen aus dem mittleren Eozän des Geiselsteins. *Nova Acta Leopold.*, (N. F.), Bd. 8, SS. 461–486.—1944. Weitere Lacertilien, insbesondere Agiden aus dem Eozän des Geiselsteins. *Paläontol. Z.*, Bd. 23, SS. 360–366.—1958. Ein neuer Lacertilier aus dem fränkischen Lithographenschiefer. *Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol.*, Monatsh., 1958, SS. 380–382. Kuhn-Schneider E. 1948. Der Schädel von *Tanystropheus*. *Eclogae Geol. Helv.*, Bd. 40, S. 390.—1952. *Aspetosaurus italicus* Nopsca. «Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen» XVIII, von B. Peyer. *Schweiz paläontol. Abhandl.*, Bd. 69, Art. 2, SS. 1–

73.—1954. The origin of the Lisards. *Endeavour*, vol. 13, pp. 213–219.—1960. Hand u. Fuss von *Tanystropheus longobardicus* (Bassani). *Eclogae Geol. Helv.*, Bd. 52, SS. 921–941.—1961. Über einen Schultergürtel von *Aspetosaurus italicus* Nopsca aus der anisichen Stufe der Trias des Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz.). *Eclogae Geol. Helv.*, Bd. 53, SS. 805–810.

Leonardi P., Malaroda R. 1946. Primi segnalazione di un Mosasaurio del genere *Globidens* nel cretaceo dell'Egitto. *Acta Pontif. Acad. Sci.*, t. 10, pp. 183–190. Loomis F. B. 1915. A new mosasaur from the Et. Pierre. *Amer. J. Sci.*, (4), vol. 39, pp. 555–566.

McDowell S. B., Bogert C. M. 1954. The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the Anguimorphian lizards. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 105, pp. 1–142. Merriam J. C. 1905. The Thallatosaurs. *Mem. Calif. Acad. Sci.*, vol. 5, pp. 1–52. Mertens R. 1942. Die Familie der Warane (Varanidae). I. Allgemeines. 2. Der Schädel. 3. Taxonomie. *Abhandl. Senckenberg. Naturforsch. Ges.*, Abh. 462, SS. 1–116; Abh. 465, SS. 117–234; Abh. 466, SS. 235–391. Meyer H. 1855. Zur Fauna der Vorwelt. Die Saurier des Muschelkalkes, mit Rücksicht auf die Saurier aus bunter Sandstein und Keuper. Frankfurt am Main, 167 S. Mlynarski M. 1956. Lizards from the Pliocene of Poland. *Acta Palaeontol. Polon.*, vol. 1, pp. 135–152.

Nopsca F. 1903. Über die Varanusartigen Lacerten Istriens. *Beitr. Paläontol. u. Geol. Osterr.-Ungarns*, Bd. 15, SS. 31–42.—1908. Zur Kenntnis der fossilen Eidechsen. *Beitr. Paläontol. u. Geol. Osterr.-Ungarns*, Bd. 21, SS. 33–62.—1922. Neubeschreibung des Trias-Pterosauriers *Tribesodon*. *Paläontol. Z.*, Bd. 5, SS. 161–181.—1923. *Eidelosaurus u. Pachyopsis*. Zwei neue Necrom-Reptilien. *Palaeontographica*, Bd. 65, SS. 96–154.—1924. On the systematic position of *Sauromastodon* and *Tangasaurus*. *South Afric. J. Sci.*, vol. 21, pp. 206–207.—1925. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe. 5. Die Symptomien-Reptilien. *Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt.*, Bd. 30, H. 4, SS. 1–27.—1925a. *Aspetosaurus*, ein neues Reptil der Trias von Besano. *Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Abt. B, SS. 265–267.—1930. Notizen über *Macrocnemus bassani* nov. gen. et sp. *Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Abt. B, SS. 252–255.—1932. Zur systematischen Stellung von *Shinisaurus*. *Zool. Anz.*, Bd. 97, SS. 185–187. Nöth L. 1940. *Falcatera robusta* nov. gen., nov. sp., ein Lacertier aus dem mittleren Eozän des Geiselsteins. *Nova Acta Leopold.*, (N. F.), Bd. 8, SS. 439–460.

Oelrich T. M. 1956. The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae). *Misc. Publs Mus. Zool.*, Univ. Michigan, N 94, pp. 1–122. Olson E. C. 1937. A Miocene lizard from Nebraska. *Herpetologica*, vol. 1, pp. 111–112. Osborn H. F. 1899. A complete mosasaur skeleton, osseous and cartilaginous. *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 1, pp. 167–188. Owen R. 1877. On the rank and affinities in the reptilian class of the Mosasauria. *Quart. J. Geol. Soc. London*, vol. 33, pp. 682–715.

Pabst W. 1908. Die Tierfährten in den Rotliegenden «Deutschlands». *Nova Acta Leopold.*, Bd. 89, SS. 315–482. Parker W. K. 1879. On the structure and development of the skull in the Lacertilia. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, vol. 170, pp. 505–640. Peyer B. 1929. Das Gebiss von *Varanus nitiolus* L. und von *Draconia guianensis* Daud. *Rev. Suisse Zool.*, Bd. 36, SS. 71–102.—1931. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. II. *Tanystropheus longobardicus* Bass. sp. *Abhandl. Schweiz. paläontol. Ges.*, Bd. 50, SS. 8–110.—1937. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XI. *Macrocnemus bassani* Nopsca. *Abhandl. Schweiz. paläontol. Ges.*, Bd. 59, SS. 3–140.—1940. Über die Rekonstruktion des Skeletts von *Tanystropheus*. *Eclogae Geol. Helv.*, Bd. 52, SS. 203–204.

- Peyer B., Kuhn-Schnyder E. 1955. Squamates du Trias. In: "Traité de paléontologie", ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 578—605. Pletzen R. van 1946. The cranial morphology of *Cordylus* with special reference to the cranial kinesis. Ann. Univ. Stellenbosch, (A), vol. 24, pp. 42—68. Pierce G. R., Welles S. P. 1959. First record of mosasaur from the Cretaceous of Santa Barbara de Barinas, Venezuela. J. Paleontol., vol. 33, pp. 966—967. Piveteau J. 1926. Paléontologie de Madagascar, XIII. Amphibiens et reptiles Permiers. Ann. Paléontol., t. 15, pp. 55—178. Prasad J. 1956. Studies on the temporal region in the skull of skinks, *Lugosoma infitum* (Gray) and *Mabuja dissimilis* (Hallowell). Agra Univ. J. Res. Sci., vol. 5, pp. 321—325.—1957. The skull and the temporal region of the limbless lizard, *Ophisaurus gracilis* (Gray). J. Animal Morphol. A. Physiol., vol. 4, pp. 1—22.
- Rabanus K. 1911. Über das Skelett von *Voeltzkovia mira* In: Voeltzkov A., Reise in Ostafrika, Bd. 4, SS. 279—330. Rao M. K. M., Ramaswami L. S. 1952. The fully formed chondrocranium of *Mabuja* with an account on the adult osteocranium. Acta Zool., vol. 33, pp. 209—275. Reese A. M. 1923. The osteology of *Tegu, Tupinambis nigropunctatus*. J. Morphol., vol. 38, pp. 1—16. Rice E. L. 1920. The development of the skull in the skink, *Eumeces quinelqueatus*. J. Morphol., vol. 34, pp. 119—220. Romer A. S. 1947. The relationships of the Permian reptile *Protosaurus*. Amer. J. Sci., vol. 245, pp. 19—30.
- Seelye H. C. 1887. Researches on the structure, organisation and classification of fossil Reptilia. 1. On *Protosaurus speneri* (von Meyer). Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 178, pp. 187—213. Seiffert A. 1934. Das Lincksche oder Waldenburger Exemplar der Erstschne (*Protosaurus speneri* H. von Meyer). Mittell. Fürstl. Schönbürg-Waldenburger Familienvereins, Schloss Waldenburg, H. 1, 27 S. Shikama T. 1947. *Teilhardosaurus* und *Endiotherium* aus Jura. Reptilia und Mammalia from the Huss. Coal-field, South Manchuria. Proc. Imp. Acad. Sci. Japan, vol. 23, N. 7, pp. 76—84. Siebenrock F. 1892. Zur Kenntnis des Kopfskelettes der Scincoiden, Anguinen und Gerrhosauriden. Ann. Kais.-kgl. Naturhist. Hofmus., Bd. 7, SS. 163—195.—1893. Das Skelett von *Brookesia superciliosa* Kuhl. Sitzungsber. math. naturwiss. Kl. Kais. Akad. Wiss. Wien, Bd. 102, SS. 71—118.—1893a. Das Skelett von *Uroplatus jimbratus* Schneid. Ann. Kais.-kgl. Naturhist. Hofmus., Bd. 8, SS. 517—536.—1894. Das Skelett der *Lucerta simonyi* Steind. und der Lacertidenfamilie überhaupt. Sitzungsber. Math.-Naturwiss. Kl. Kais. Akad. Wiss. Wien, Bd. 103, SS. 205—292.—1895. Zur Kenntnis des Rumpfskelettes des Scincoiden, Anguinen und Gerrhosauriden. Ann. Kais.-kgl. Naturhist. Hofmus., Bd. 10, SS. 17—41.—1895a. Das Skelett der Agamiden. Sitzungsber. math.-naturwiss. Kl. Kais. Akad. Wiss. Wien, Bd. 104, SS. 1089—1196. Snyder R. C. 1954. The anatomy and function of the pelvic girdle and hindlimb in lizard locomotion. Amer. J. Anat., vol. 95, pp. 1—45. St. Fond B. 1799. Histoire naturelle de la montagne de St. Pierre a Maastricht. Paris. Stefano G. de 1904. I sauri del Quercy. Atti Soc. Ital. Sci. Nat., t. 42, pp. 382—417.—1905. Appunti sui Batraci e sui Rettili del Quercy. Boll. Soc. Geol. Ital., t. 24, pp. 17—66. Stephenson N. G., Stephenson E. M. 1951. The osteology of the New Zealand geckos and its bearing on their morphological status. Trans. Roy. Soc. New Zealand, vol. 84, pp. 341—358. Sternberg C. M. 1951. The lizard *Chamops* from the Wapiti formation of Northern Alberta. Bull. Nat. Mus. Canada, N 123, pp. 256—258.
- Tarlo B. 1962. Ancient animals of the uplands. New Scientist, vol. 15, N 294, pp. 32—34. Taylor E. H. 1941. Extinct lizards from Upper Pliocene deposits of Kansas. Bull. Kansas Univ. Geol. Surv., vol. 88, pp. 165—176.—1961. Concerning Oligocene Amphibosaurid reptiles. Sci. Bull. Univ. Kansas, vol. 34, pp. 521—579. Thenius E. 1953. Über das Vorkommen von *Ophisaurus* (Anguinae, Rept.) in Pannon von Niederösterreich. Anz. Österr. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl., Bd. 89, SS. 177—180. Then J. A. 1949. The genera of gerrhonotine lizards. Amer. Midland Naturalist, vol. 41, pp. 580—601. Toerien M. J. 1950. The cranial morphology of the Californian lizard, *Anniella pulchra* Gray. South Africa. J. Sci., vol. 46, pp. 331—342. Twente J. W. 1952. Pliocene lizards from Kansas. Copeia, pp. 70—73.
- Underwood G. 1957. *Lanthanotus* and the anguinimorphian lizards. A critical review. Copeia, 1957, pp. 20—30.
- Vanzolini P. E. 1951. A systematic arrangement of the family Amphibaeinae (Sauria). Herpetologica, vol. 7, pp. 113—123.—1952. Fossil snakes and lizards from the Middle Miocene of Florida. J. Paleontol., vol. 26, pp. 452—457.
- Weigelt J. 1930. Ueber die vermutliche Nahrung von *Protosaurus* und über einen körperlich erhaltenen Fruchtstand von *Archaeopodocarpus germanicus* aut. Leopoldina, Bd. 6, SS. 269—280. Wellborn V. 1933. Vergleichende osteologische Untersuchungen an Geckoniden, Eublephariden und Uroplatinen. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, SS. 126—199. Williston S. W. 1895. New or little known extinct vertebrates. Univ. Kansas Quart., vol. 3, pp. 165—176.—1897. *Brachysaurus*, a new genus of Mosasurs. Quart. vol. 6, pp. 95—98.—1897a. Restoration of Kansas Mosasurs. Univ. Kansas Quart., vol. 6, A, pp. 107—110.—1898. Mosasauria. Univ. Geol. Surv. Kansas, vol. 4, pp. 83—221.—1904. The relationships and habits of the mosasurs. J. Geol., vol. 12, pp. 43—51.
- Young C. C. 1948. A review of Lepidosauria from China. Amer. J. Sci., vol. 246, pp. 711—719.
- Zangerl R. 1944. Contribution to the osteology of the skull of the Amphibaeinae. Amer. Midland Naturalist, vol. 31, pp. 417—454.—1945. Contribution to the osteology of the post-cranial skeleton of the Amphibaeinae. Amer. Midland Naturalist, vol. 33, pp. 764—780.

Ophidia

- Татаринев Л. П. 1963. Первая находка в СССР древних морских змей. Палеонтол. ж., № 2, стр. 109—115.
- Чернов С. А. 1957. О приспособлении к ползанию летящих ящур некоторых видов змей. Зоол. ж., т. 36, вып. 2, стр. 260—264.
- Albright R. G., Nelson E. M. 1960. Cranial kinetics of the generalized colubrid snake *Elaphe obsoleta quadricincta*. J. Morphol., vol. 105, pp. 193—239. Andrews C. W. 1924. Note on some Ophidian vertebrae from Nigeria. Bull. Geol. Survey Nigeria, vol. 7, Appendix, pp. 39—43. Anthony J. 1954. Transformations anatomiques de l'appareil de la morsure chez les Ophiidien. Ann. Sci. Nat. Zool., t. 16.—1955. Essai sur l'évolution anatomique de l'appareil venimeux des Ophiidiens. Ann. Sci. Nat. Zool. et Biol. Anim., (II), t. 17, pp. 7—53. Anthony J., Guibé J. 1951. *Casarea*, forme de passage entre les boïdes et les serpents protérotylophes. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 233, pp. 203—204.—1952. Les affinités anatomiques de *Bolyeria* et de *Casarea*, (Boïdes). Mém. Inst. Sci. Madagascar, (A), t. 7, pp. 189—201. Auffenberg W. 1955. The status of fossil snake *Coluber acuminatus*. Copeia, pp. 65—67.—1958. The trunk musculature of *Sanzina* and its bearing on certain aspects

of the myological evolution of snakes. *Breviora*, N 82, pp. 1-2—1958. A small fossil herpetofauna from Barbuda, Leeward Islands. *Quart. J. Florida Acad. Sci.*, vol. 21, pp. 248—254.—1959. *Anomalopsis bolcensis* (Massalongo), a new genus of fossil snake from the Italian Eocene. *Breviora*, N 114, 16 p.—1963. The fossil snakes of Florida. *Tulane Stud. Zool.*, vol. 10, N 3, pp. 131—216.

Bäckström K. 1931. Rekonstruktionsbilder zur Ontogenie des Kopfskeletts von *Tropidonotus natrix*. *Acta Zool.*, Bd. 12, SS. 83—143. Bellairs A. Underwood G. 1951. The origin of snakes. *Biol. Rev.*, vol. 26, pp. 193—237. Bogert C. M. 1940. Herpetological results of the Vernay Angola Expedition. Pt. I. Snakes, including an arrangement of African Colubridae. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 77, pp. 1—107.—1943. Dentitional phenomena in cobras and other elapids, with notes on adaptive modification of fangs. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 81, pp. 265—360. Boulenger G. A. 1893—1896. Catalogue of the Snakes in the British Museum (Natural History). Vol. 1 (1893), 448 pp.; vol. 2 (1894), 382 pp.; vol. 3 (1896), 727 pp.—London. Britton E. B. H. 1954. The fossil pit-vipers (Reptilia, Crotalidae) of North America. *Trans. San. Diego Soc. Nat. Hist.*, vol. 12, pp. 31—48.—1955. New snakes and lizards from the Eocene of California. *J. Paleontol.*, vol. 29, pp. 145—149.—1955a. Pliocene and Pleistocene amphibians and reptilian from Southeastern Arizona. *J. Paleontol.*, vol. 29, pp. 150—154.—1955b. Records of some Pliocene and Pleistocene reptiles and amphibians from Mexico. *Bull. South Calif. Acad. Sci.*, vol. 54, pp. 4—4.—1956. New records of Cenozoic amphibians and reptiles from California. *Bull. South Calif. Acad. Sci.*, vol. 57, pp. 5—23. Brock G. T. 1932. The skull of *Leptotyphlops (Glaucenia) nigricans*. *Anat. Anz.*, Bd. 73, SS. 199—204.

Cope E. D. 1900. The crocodilians, lizards and snakes of North America. *Ann. rept. Smithsonian Inst.*, vol. 11, pp. 153—1270.

Dowling E. T. 1959. A classification of the snakes. *Critical review*. *Copeia*, pp. 38—52. Dunn E. R. 1928. A tentative key and arrangement of the American genera of Colubridae. *Bull. Antivenin Inst. Amer.*, vol. 2, pp. 18—24. Dunn E. R., Tihen J. A. 1944. The skeletal anatomy of *Leptotyphlops albirostris*. *J. Morphol.*, vol. 74, pp. 287—294.

Gilmore C. W. 1938. Fossil snakes of North America. *Spec. Pap. Geol. Soc. Amer.*, N 9, pp. 1—96. Guibé I. 1949. Révision des Boïdes de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, (A), t. 3, pp. 95—405.

Haas G. 1930. Über das Kopfskelett und die Kammstruktur der Typhlopiden und Glauceniden. *Zool. Jahrb., Abt. Anat.*, Bd. 52, SS. 1—94.—1930a. Über die Baumstruktur und die Schädelmechanik einiger Wüschlangen. *Zool. Jahrb., Abt. Anat.*, Bd. 52, SS. 95—218.—1952. The head muscles of the genus *Causus* (Ophidia, Solenoglypha). *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 122, pp. 573—592.—1959. Bemerkungen über die Anatomie des Kopfes und des Schädels der Leptotyphlopidae (Ophidia), speziell von *L. macrorhynchus* Jan. *Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich*, Bd. 104, SS. 90—104. Hofmeister R. 1839. Contribution à l'étude des Elapidae actuels et fossiles et de l'ostéologie des Ophiidiens. *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, t. 15, pp. 1—78.—1946. Remarques sur la classification des Ophiidiens. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, (2), t. 18, pp. 132—135.—1955. Les serpents marines de l'éocène. *Compt. Rend. Soc. géol. France*, pp. 16—19.—1955a. Sur les Boïdes fossiles de la sous-famille des Erycinés. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, t. 240, pp. 644—645.—1955. Squamates de type moderne. *Traité de paléontologie*. Ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 606—662.—1958. Un serpent marin du genre *Pterosphenus* (*Pt. sheppardi* nov. sp.) dans l'Éocène supérieur de l'Équateur (Amérique du Sud). *Bull. Soc. géol. France*, (6), t. 8, pp. 45—50.—1958a. Une serpente marine du genre *Pterosphenus* en l'éocène supérieur de Ancón (Équateur de l'Amérique). *Bol. Inform. Cient. Nac. Quito*, N 87, pp. 244—250.—1959. Un dentaire de *Madisoia* (Serpent géant du Paléocène de Patagonie). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, (2), t. 31, pp. 379—386.—1960. Présence de *Pterosphenus* (serpent Paléophidien) dans l'Éocène supérieur du bord occidental du Désert Libyque. *Compt. Rend. Soc. géol. France*, 1960, N 2, p. 41.—1960a. Sur la classification des Boïdes de Madagascar et des Mascareignes. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, (2), t. 32, pp. 131—138.—1960b. Un serpent terrestre dans le Crétacé inférieur du Sahara. *Bull. Soc. géol. France*, (7), t. 1, pp. 897—902.

Jan G. Sordelli F. 1860—1881. Iconographie générale des Ophiidiens. T. I—III. Milan et Paris. Janssch W. 1906. Über *Archaeophis provus* Mass. *Beitr. Paläontol. u. Geol. Österr.-Ungarns*, Bd. 19, SS. 1—31.—1906. *Pterosphenus schweiffurthi* Andrews und die Entwicklung der Palaeophiden. *Arch. Biontol.*, Bd. I, SS. 307—350.

Klauber L. M. 1939. A statistical study of the rattlesnakes. *Occasion. Pap. San Diego Soc. Nat. Hist.*, vol. 5, pp. 1—61. Kuhn G. 1939. Squamata: Ophidia. *Fossilium Catalogus I: Animalia*, Pt. 86, 31 SS.—1939. Die Schlangen (Boïdae) aus dem Mitteleozän des Geiselsteins. *Nova Acta Acad. Leopold.-Carol.* (N. F.), Bd. 7, SS. 119—133.—1940. Riesen-schlangen aus der Braunkohle des Geiselsteins. *Biologie*, Bd. 9, SS. 36—38.

McDowell S. B. Bogert C. M. 1954. The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the Anguimorphian lizards. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 105, pp. 1—142.

Nopcsa F. 1923. *Eidolosaurus* u. *Pachyophis*, zwei neue Neocom-Reptilien. *Palaeontographica*, Bd. 65, SS. 96—154.—1924. Die Symphylostele. *Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt.*, Bd. 30, H. 4, SS. 1—27.

Parker W. K. 1878. On the structure and development of the skull in the common snake (*Tropidonotus natrix*). *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, vol. 169, pp. 385—417. Peters J. A. 1953. A fossil snake of the genus *Heterodon* from the Pliocene of Kansas. *J. Paleontol.*, vol. 27, pp. 328—331. Peyer B. 1912. Die Entwicklung des Schädelskeletts von *Vipera aspis*. *Morphol. Jahrb.*, Bd. 44, SS. 563—602. Piveteau J. 1934. Un Ophiidien du Crétacé supérieur de Madagascar. *Bull. Soc. géol. France*, (5), t. 3, pp. 597—602.

Radavanič M. 1937. Osteologie des Schlangenkörpers. *Jenaische Z. Naturwiss.*, Bd. 71, SS. 179—312. Rocherbrune A. J. 1880. Revision des Ophiidiens fossiles du Muséum d'histoire naturelle. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris*, (2), t. 3, pp. 271—296.—1881. Mémoire sur les vertèbres des Ophiidiens. *J. Anat. et Physiol.*, t. 17, pp. 185—229.—1884. Faune Ophiidienne des Phosphorites du Quercy. *Saône-et-Loire*, 16 p.

Schmidt K. P. 1950. Modes of evolution discernible in the taxonomy of snakes. *Evolution*, vol. 4, pp. 79—86. Simpson G. G. 1933. A gigantic fossil snake. *Nat. Hist.*, vol. 33, pp. 557—558. 1933a. A new fossil snake from the Notostylops beds of Patagonia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 67, pp. 1—22. Smith A. L. 1949. Skedemorfologie en Kine van *Typhlops delalandii* Schlegel. *South Afric. J. Sci.*, vol. 45, pp. 117—140. Smith H. M., Warner R. 1948. Evolution of the ophiidian hyobranchium. *Herpetologica*, vol. 4, pp. 189—193. Smith M. A. 1943. The fauna of British India. *Reptilia and Amphibia*. Vol. 3, Serpentes. London, 683 p. Sood M. S. 1941. The caudal vertebrae of *Eryx johnii*. *Proc. Indian Acad. Sci.*

(B), vol. 14, pp. 390—394.—1948. The anatomy of the vertebral column in Serpentes. Proc. Indian Acad. Sci., (B), vol. 28, pp. 1—26. Swinton W. E. 1926. *Dauonophis langi*, gen et sp. nov., from the Pliocene of Burma. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (9), vol. 47, pp. 342—348. Szunyogh J., von. 1932. Beiträge zur vergleichenden Formentheorie des colubriden Schädels, nebst einer kranlogischen Synopsis der fossilen Schlangen Ungars. Acta Zool. Bd. 13, SS. 1—56.

Vanzolini P. E. 1952. Fossil snakes and lizards from the Lower Miocene of Florida. J. Paleontol., vol. 26, pp. 452—457.

Walls G. J. 1942. The vertebrate eye and its adaptive radiation. Oxford, 785 p. Warner R. 1946. Pectoral girdle versus hydrobranchia in snake genera *Leiolephlops* and *Anomalopis*. Sci., (n. s.), vol. 103, pp. 720—722. Weststein-Westerheim O. 1955. Die Fauna der micänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March (CSR). Amphibia (Anura) et Reptilia. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., Abt. I, Bd. 164, SS. 805—815. Woodward A. S. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia of the genera *Miolania*, *Dinilygia* and *Gonyodectes*. Proc. Zool. Soc. London, pp. 169—184.

Archosauria

Colbert E. H., Cowles R. B., Bogert C. M. 1946. Temperature tolerances in the american alligator and their bearing on the habits, evolution, and extinction of the dinosaurs. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 86, pp. 327—374.

Huene F. 1908. Beiträge zur Lösung der Praepubisfrage bei Dinosauriern und anderen Reptilien. Anat. Anz., Bd. 33, SS. 401—405.—1914. Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. Geol. und Paläontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 13, SS. 1—53.—1931. Briefliche Mitteilung über Pseudosuchia und Saurischia. Zbl. Mineral., Geol. und Paläontol., Abt. B, S. 655.—1936. Zur Frage von Pubis und Praepubis bei Reptilien. Paläontol. Z., Bd. 30, SS. 169—170.

Owen R. 1860. Palaeontology; or a systematic summary of extinct animals and their geological remains. Edinburgh, 420 p.

Romer A. S. 1933. Vertebrate paleontology. Chicago.

Zittel K. A. 1890. Handbuch der Palaeontologie. Bd. 3. Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves). München, 900 S.

Thecodontia

Гаряинов П. А. 1955. О новой находке триасовых позвоночных. Докл. АН СССР, т. 100, стр. 167—170.

Очев В. Г. 1958. Новые данные по псевдозухиям СССР. Докл. АН СССР, т. 123, стр. 749—751.—1961. Новый текодонт из Оренбургского Приуралья. Палеонтол. ж., № 1, стр. 161—162.

Татаринов Л. П. 1960. Открытие псевдозухий в верхней перми СССР. Палеонтол. ж., № 4, стр. 74—80.—1961. Материалы по псевдозухиям СССР. Палеонтол. ж., № 1, стр. 117—132.

Anderson H. T. 1935. The jaw musculature of the phytosaur *Machaeroprotopus*. J. Morphol., vol. 59, pp. 549—587.

Boulenger G. A. 1903. On reptilian remains from the trias of Elgin. Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 196, pp. 175—189. Brink A. S. 1955. Notes on some Thecodonts. Navors. Nas. Mus., vol. 1, pp. 141—148.—

1959. A new small Thecodont from the Red Beds of the Stormberg series. Paleontol. Afric., vol. 6, pp. 105—116. Broili F., Schröder J. 1934. Über *Chasmatosuchus canthopend*. Haughton, Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., SS. 225—264. Broom R. 1903. On a new reptile (*Proterosuchus fergusi*) from the Karroo beds of Tarkastad, South Africa. Ann. South Afric. Mus., vol. 4, pp. 159—163.—1906. On the remains of *Erythrosuchus africanus* Broom. Ann. South Afric. Mus., vol. 5, pp. 187—196.—1913. Note on *Mesosuchus browni* Watson and on a new South African Triassic pseudosuchian (*Euparkeria capensis*). Roc. Albany Mus., vol. 2, pp. 394—396.—1913a. On the South African pseudosuchian *Euparkeria* and allied genera. Proc. Zool. Soc. London, pp. 613—633.—1927. On *Sphenosuchus*, and the origin of the crocodiles. Proc. Zool. Soc. London, pp. 359—370.—1932. On some South African pseudosuchians. Ann. Natal Mus., vol. 7, pp. 55—59.—1946. A new primitive proterosuchid reptile. Ann. Transvaal Mus., vol. 20, pp. 343—346.

Camp C. L. 1930. A study of the phytosaurs. Mem. Univ. Calif., vol. 10, pp. 1—174. Casamiquela R. M. 1961. Dos nuevos estagonelepodidos Argentinos (De Ischigualasto, San Juan). Rev. Assoc. Geol. Argentina, t. 16, pp. 143—203. Case E. C. 1922. New reptiles and stegoccephalians from the Upper Triassic of Western Texas. Pubs. Carnegie Inst. Washington, N 321, pp. 1—84.—1924. Some new specimens of Triassic vertebrates in the Museum of geology of the University of Michigan. J. Michigan Acad. Sci. Arts, vol. 4, pp. 419—455.—1929. Description of the skull of a new form of phytosaur. Mem. Univ. Michigan Mus., Paleontol., vol. 2, pp. 1—56.—1932. A perfectly preserved segment of the armor of a phytosaur, with associated vertebrae. Contr. Mus. Paleontol., Univ. Michigan, vol. 4, pp. 57—80.—1943. A new form of Phytosaur pelvis. Amer. J. Sci., vol. 241, pp. 201—205. Case E. C., White T. E. 1934. Two new specimens of phytosaurs from the Upper Triassic of Western Texas. Contr. Mus. Paleontol., Univ. Michigan, vol. 4, pp. 133—142. Colbert E. H. 1943. A lower jaw of *Clepsysaurus* and its bearing upon the relationships of this genus to *Machaeroprotopus*. Notulae Naturae. Philadelphia, N 124, pp. 1—8.—1947. Studies of the phytosaurs *Machaeroprotopus* and *Rutiodon*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 88, pp. 55—96.—1952. A pseudosuchian reptile from Arizona. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 99, pp. 566—592. Colbert E. H., Chaffee R. G. 1941. The type of *Clepsysaurus pennsylvanicus* and its bearing upon the genus *Rutiodon*. Notulae Naturae, Philadelphia, N 90, 19 p.

Fraas O. 1877. *Aëtosaurus ferratus*, die gepanzerte Vogel-Echse aus dem Stubensandstein bei Stuttgart. Jahresh. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 33, H. 3, SS. 1—17.

Gregory J. T. 1953. *Typhothorax* and *Desmatosuchus*. Postilla, Nat. Univ., Body Mus. Nat. Hist., vol. 16, pp. 1—27.—1962. Relations of the American phytosaur *Rutiodon*. Amer. Mus. Novitates, N 2055, 22 p.—1962a. The genera of phytosaurs. Amer. J. Sci., vol. 260, pp. 652—690.

Haughton S. H. 1915. A new thecodont from the Stormberg beds. Ann. South Afric. Mus., vol. 12, pp. 98—101.—1921. On the reptilian genera *Euparkeria* and *Mesosuchus* Watson. Trans. Roy. Soc. South Africa, vol. 10, pp. 81—88.—1924. A new type of thecodont from the Middle Beaufort beds. Ann. Transvaal Mus., vol. 11, pp. 93—97.—1924a. The fauna and stratigraphy of the Stormberg series. Ann. South Afric. Mus., vol. 12, pp. 323—497. Hofstetter R. 1955. Thecodontia. In: «Traité de paléontologie», ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 665—694. Paris. Huene F. 1908. On Phytosaurian remains from the Magnesian conglomerate of Bristol. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (8), vol.

- I, pp. 228—230.—1909. Vorläufige Mitteilung über einen neuen *Phytosaurus*-Schädel aus dem schwäbischen Keuper. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 583—592.—1911. Über *Erythrosuchus*, Vertreter der neuen Reptil-Ordnung Pelycosimia. Geol. u. paläontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 10, SS. 1—60.—1911a. Beiträge zur Kenntnis und Beurteilung der Parasuchier. Geol. u. paläontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 10, SS. 67—121.—1913. A new phytosaur from the Palisades near New York. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 275—282.—1915. On reptiles of the New Mexican Trias in the Cope collection. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 34, pp. 485—507.—1920. Osteologie von *Aëtosaurus ferratus* O. Fraas. Acta Zool., Bd. 1, SS. 465—491.—1920a. Ein Parasuchier aus dem oberen Muschelkalk von Bayreuth. Senckenbergiana, Bd. 2, SS. 143—145.—1921. Neue Pseudosuchier und Colurosaurier aus dem württembergischen Keuper. Acta Zool., Bd. 2, SS. 329—405.—1922. Neue Beiträge zur Kenntnis der Parasuchier. Jahrb. Kgl. Preuss. geol. Landesanst., Bd. 42, SS. 59—160.—1922a. The Triassic reptilian order Thecodontia. Amer. J. Sci., (5), vol. 4, pp. 22—26.—1922b. Kurzer Überblick über die triassische Reptilordnung Thecodontia. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 408—415.—1925. Die Bedeutung der *Sphenosuchus* Gruppe für den Ursprung der Krokodile. Z. Indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, Bd. 38, SS. 307—320.—1936. *Chirotherium*, das fossile «Händtier». Naturwiss. Monatsh., Aus der Heimat, Bd. 49, SS. 215—217.—1936a. Übersicht über die Zusammensetzung und Bedeutung der Thecodontia. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 162—168.—1936b. The constitution of Thecodontia. Amer. J. Sci., (5), vol. 32, pp. 207—217.—1938. Ein grosser Stagonolepide aus der Trias Ostafrikas. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 80, Abt. B, SS. 264—278.—1939. Ein kleiner Pseudosuchier und ein Saurosaurier aus den ostafrikanischen Mandaschichten. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 81, Abt. B, SS. 61—67.—1939a. Zur Deutung der Reptiliere von Popo Agle River. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 397—399.—1939b. Ein primitiver Phytosaurier in der jüngeren nordostalpiner Trias. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 139—144.—1940. Eine Reptilienfauna aus dem ältesten Trias Nordrusslands. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 84, Abt. B, SS. 1—23.—1944. Die fossilen Reptilien des südamerikanischen Gondwanalandes. München, 332 SS.—1958. Ein Pseudosuchier aus dem Buntsandstein des Schwarzwalds. Jahress. Vereins Vaterl. Naturk. Württemberg, Bd. 113, SS. 111—112.—1960. Ein grosser Pseudosuchier aus der Orenburger Trias. Palaeontographica, (A), Bd. 114, SS. 105—111. Hughes B. 1963. The earliest archosaurian reptiles. South Afr. J. Sci., vol. 59, pp. 221—241. Huxley T. 1859. On the *Stagonolepis robertsoni* (Agassiz) of the Elgin Sandstone. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 15, pp. 440—460.—1875. On *Stagonolepis robertsoni*, and on the evolution of the Crocodilia. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 31, pp. 423—438.
- Jaekel O. 1910. Über einen neuen Belodonten aus dem Buntsandstein von Bernburg. Sitzungsb. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin, SS. 197—229. Janensch W. 1949. Ein neues Reptil aus dem Keuper von Halberstadt. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Monatsh., Abt. B, SS. 225—242.
- Kuhn O. 1932. Labyrinthodonten und Parasuchier aus dem mittleren Keuper von Ebrach in Oberfranken. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 69, Abt. B, SS. 94—143.—1933. Thecodontia. Fossilium Catalogus. I: Animalia, Pt. 58, 32 SS.—1936. Weitere Parasuchier und Labyrinthodonten aus dem Blasenandstein des mittleren Keuper von Ebrach. Palaeontographica, (A), Bd. 83, SS. 61—98.
- Langston W. Jr. 1949. A new species of *Palaeorhynchus* from the Triassic of Texas. Amer. J. Sci., vol. 247, pp. 324—341. Lees J. H. 1907. The skull of *Palaeorhynchus*. J. Geol., vol. 15, pp. 121—151.
- Marsh O. C. 1896. A new belodont reptile (*Stegomus*) from the Connecticut River Sandstone. Amer. J. Sci., (4), vol. 2, pp. 59—62. Mc-Gregor J. H. 1906. The *Phytosauria*, with especial reference to *Myristosuchus* and *Phytosaurus*. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 9, pp. 29—101. Mehl G. 1922. A new phytosaur from the Trias of Arizona. J. Geol., vol. 30, pp. 144—157.—1928. The *Phytosauria* of the Wyoming Triassic. Denison Univ. Bull., vol. 23, pp. 141—172.—1928. *Pseudopalatus pristinus*, a new genus and species of phytosaurs from Arizona. Univ. Missouri Studies, vol. 3, pp. 1—22.
- Newton E. T. 1894. Reptiles from the Elgin Sandstone. Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 185, pp. 573—607.
- Price L. J. 1946. Sobre um novo pseudosauíquo do Triássico superior do Rio Grande do Sul. Bol. Serv. geol. e mineral. Brasil, N 120, pp. 7—38.
- Reig O. A. 1958. Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles arcossaurios del trisico de Isgualasto (San Juan, Argentina). Rev. Asoc. Geol. Argent., t. 13, pp. 257—260.—1961. Sobre la posición sistemática de la familia Rauisuchiidae y del género *Saurosuchus* (Reptilia, Thecodontia). Rev. Mus. cienc. nat. Mar del Plata, NN 1—3, pp. 73—114.
- Sawin H. J. 1947. The pseudosuchian reptile *Typothorax mederi* nov. sp. J. Paleontol., vol. 21, pp. 201—238. Sinclair W. J. 1918. A large parasuchian from the Triassic of Pennsylvania. Amer. J. Sci., (4), vol. 45, pp. 457—462. Stovall J. W. Savage D. E. 1939. A phytosaur in Union county, New Mexico, with notes on the stratigraphy. J. Geol., vol. 47, pp. 759—765. Stovall J. W., Wharton J. B. 1936. A new species of Phytosaur from Big Springs, Texas. J. Geol., vol. 44, p. 163. Swinton W. E. 1959. The history of Chirotherium. Liverpool and Manchester Geol. J., vol. 2, pp. 443—473.
- Welles S. P. 1947. Vertebrates from the Upper Moenkopi formation of Northern Arizona. Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. Sci., vol. 27, pp. 241—289. Williston S. W. 1904. Notice of some new reptiles from the Upper Trias of Wyoming. J. Geol., vol. 12, pp. 696—697. Wilson J. A. 1950. Cope's types of fossil reptiles in the collection of the Bureau of Economic Geology, the University of Texas. J. Paleontol., vol. 24, pp. 113—116. Woodward A. S. 1907. On a new dinosaurian reptile (*Scleromochlus taylori* nov. gen., nov. sp.) from the Trias of Lössmoor, Elgin. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 63, pp. 140—144.
- Young Chung-chien. 1936. On a new *Chasmatosaurus* from Sinkiang. Bull. Geol. Soc. China, vol. 15, pp. 292—320.—1944. On a supposed new pseudosuchian from the Upper Triassic saurischian-bearing beds of Lufeng, Yunnan, China. Amer. Mus. Novitates, N 1264, pp. 1—4.—1958. On the occurrence of *Chasmatosaurus* from the Wuhsiang, Shansi. Vertebr. Palasiatica, vol. 2, pp. 161—166.

Crocodylia

Борисьяк А. А. 1913. Об остатках крокодила из верхнемеловых отложений Крыма. Изв. Имп. акад. наук, стр. 555—558.

Конжукова Е. Д. 1954. Новые ископаемые крокодилы из Монголии. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 48, стр. 171—193.

Abel O. 1907. Der Anpassungstypus von *Metro-rhynchus*. Zbl. Mineral., Geol. und Paläontol., SS. 225—235.—1928. *Allognathosuchus*, ein an die cheloniphage Nahrungsweise angepasster Krokodiltypus des nordamerikanischen Eozäns. Paläontol. Z., Bd. 9, SS. 367—374. Ambrosetti J. B. 1890. Observaciones sobre los reptiles fósiles oligocenos de los terrenos terciarios. Bol. Acad. nac. cienc. Córdoba, 1887, t. 10, pp. 409—426. Ammon L. 1907. Über jurassische Krokodile aus Bayern. Geognost. Jahresh., 1905, Bd. 17, SS. 55—71. Andrews G. W. 1913. A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay, pt. 2. London, 206 pp.—1913a. On the skull and part of the skeleton of a crocodile from the Middle Purbeck of Swanage, with a description of a new species. Ann. and Mag. Nat. Hist., (8), vol. 11, pp. 485—494. Arambourg C. 1952. Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc—Algérie—Tunisie). Notes et Mém. Serv. Mines et carte géol. Maroc, N 92, 372 p. Arambourg C., Joleaud L. 1943. Vertébrés fossiles du bassin du Niger. Bull. Direct. Mines, French West Africa, Dakar, t. 7, pp. 27—84. Arthur H. 1906. Beiträge zur Kenntnis der Organisation und der Anpassungserscheinungen des Genus *Metro-rhynchus*. Beiträge Paläontol. und Geol. Osterr.-Ungarns, Bd. 19, SS. 287—320. Auer E. 1907. Weitere Beiträge zur Kenntnis des Genus *Metro-rhynchus*. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., S. 353.—1909. Über einige Krokodile der Juraformation. Paläontographica, Bd. 35, SS. 217—294. Auer E. 1907. Notes on fossil crocodilians from South-Eastern United States. Quart. J. Florida Acad. Sci., vol. 20, pp. 107—113.

Barbour T. 1926. A note on Tertiary Alligators. Copeia, N 151, pp. 109—111. Bergouinoux F. 1955. Les crocodiliens fossiles des dépôts phosphatés du Sud-Tunisien. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 240, pp. 1917—1918. Berckheimer F. 1930. Beiträge zur Kenntnis Krokodiler des schwäbischen oberen Lias. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 64, Abt. B, SS. 1—60.—1930. Der fossil Gavial von Boll. Monatsschr. Würtemberg, SS. 32—38. Bigot A. 1896. Notes sur les reptiles jurassiques de la Normandie. Bull. Soc. géol. Normandie, t. 17, pp. 23—35. Blainville H. M. D. 1835. [*Crocodylus macrorhynchus* (Thorcassurus)] Osteographie, t. 8, Atlas, pl. 6. Paris. Boulenger G. A. 1889. Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum. London, 311 p. Broili F. 1931. Die Gattung *Alligatorium* im oberen Jura von Franken. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., N 2, SS. 63—74.—1931. Beobachtungen an *Geosaurus*. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 232—242.—1932. Weitere Beobachtungen an *Geosaurus*. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 68, Abt. B, SS. 127—148. Broili F., Schröder J. 1937. Beobachtungen an Wirbeltieren der Karroformation. XX. Beobachtungen an *Erythrocampa* Haughton. Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., N 2, SS. 229—238. Bronn H. G., Kaupp J. J. 1841. Über die gavialartigen Reptilien der Liasformation. Stuttgart. Broom R. 1904. On a new crocodilian genus (*Nolochampsia*) from the Upper Stormberg beds of South Africa. Geol. Mag., (5), vol. 1, pp. 582—584.—1927. On *Sphenosuchus*, and the origin of the crocodiles. Proc. Zool. Soc. London, pp. 359—370. Brown B. 1933. An ancestral crocodile. Amer. Mus. Novitates, N 638, pp. 1—4.—1934. A change of names [*Archaeosuchus*] Sci., (n. s.), vol. 79, p. 80.—1942. The largest known crocodile (*Phobosuchus*). Nat. Hist., vol. 49, pp. 260—261.

Case E. 1925. Note on a new species of the Eocene crocodilian *Allognathosuchus*. Contribs Mus. Geol., Univ. Michigan, vol. 2, pp. 93—97. Colbert E. H. 1946. *Sebecus*, representative of a peculiar suborder of fossil Crocodilia from Patagonia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.,

87, pp. 219—270.—1946a. The eustachian tubes in crocodiles. Copeia, N 1, pp. 12—14. Colbert E. H., Mook C. L. 1951. The ancestral crocodilian *Proatosuchus*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 97, pp. 149—182. Collet L. 1906. Reptile jurassique (*Teleidosaurus gaudryi*). Mém. Acad. Sci. Dijon, (4), t. 10, pp. 41—45. Cope E. D. 1869. [*Pholops* (Thorcassurus) *brevispinus*] Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, p. 123. Cuvier G. 1824. Recherches sur les ossements fossiles, vol. 5, pt. 2, 547 p. Paris.

Debelmas J. 1952. Un crocodilien marin dans l'Hauterivien des environs de Comps (Var): *Ducosaurus maximus*. Trav. Labor. géol. Fac. Sci. Univ. Grenoble, t. 29, pp. 101—116.—1958. Découverte d'une ceinture pelvienne de ducosaure dans le Néocomien des environs Castellane (Basses-Alpes). Trav. Labor. géol. Fac. Sci. Univ. Grenoble, t. 34, pp. 43—48. Depéret Ch. 1906. Les vertébrés du Oligocène inférieur de Tàrraga (prov. de Lerida). Mém. Real Acad. Sci. Art, Barcelona, (3), t. 5, pp. 401—451. Deslongchamps J. A. E. 1864. Mémoire sur les Téléosauriens de l'époque Jurassique du département du Calvados. Mém. Soc. Linn. Normandie, t. 13, N 3, p. 1—138.—1870. Note sur les reptiles fossiles appartenant à la famille des Téléosauriens. Bull. Soc. géol. France, (2), t. 27, pp. 259—351. Dollo L. 1883. Première note sur les crocodiliens de Bernissart. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 2, pp. 309—338.—1907. Nouvelle note sur les reptiles de l'Éocène inférieur de la Belgique et des régions voisines. Bull. Soc. belge géol., paléontol. et hydrol., t. 21, Proc.-Verb., pp. 81—85.—1914. Sur la découverte de Téléosauriens tertiaires au Congo. Bull. Acad. Roy. Belgique, Cl. Sci., (5), t. 4, pp. 286—298.

Fraas E. 1902. Die Meer-krokodiler (Thalattosuchia) des oberen Jura unter spezieller Berücksichtigung von *Ducosaurus* und *Geosaurus*. Paläontographica, Bd. 49, SS. 1—72.

Gilmore C. W. 1910. *Leidyosuchus sternalis*, a new species of crocodile from the Cenozoic beds of Wyoming. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 38, pp. 485—502.—1911. A new fossil alligator from the Hell Creek beds of Montana (*Brachycampa montana*). Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 41, pp. 297—302.—1928. A new fossil reptile from the Triassic of New Jersey. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 73, N 7, p. 1—8.—1942. A new fossil reptile from Upper Cretaceous of Utah. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 93, pp. 109—114.—1946. A new crocodilian from the Eocene of Utah. J. Paleontol., vol. 20, pp. 62—67. Gramann F. 1958. Der Crocodilide *Diplocynodon hantoniensis* (Wood) aus dem unteroligozänen Melanienit Niederhessens. Notizbl. Hessisch. Landesamt Bodenforsch. Wiesbaden, Bd. 86, SS. 77—78. Gregory W. K., Camp C. L. 1918. Studies in comparative myology and osteology. II. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 38, pp. 447—563. Gürlich G. 1912. *Gryposuchus jesset*, ein neues schmalschnauziges Krokodil aus den jüngeren Ablagerungen des oberen Amazonas-Gebietes. Jahrb. Hamburg. Wiss. Anstalt., Bd. 29, 1911, SS. 57—71.

Haughton S. H. 1924. The fauna and stratigraphy of the Stormberg series. Ann. South Afric. Mus., vol. 12, pp. 323—495. Hills E. S. 1943. Tertiary freshwater fishes and crocodilian remains from Gladstone and Duaringa, Queensland, Mem. Queensl. Mus., vol. 12, pp. 96—100. Holland W. J. 1905. A new crocodile from the Jurassic of Wyoming. Ann. Carnegie Mus., vol. 3, pp. 431—434.—1909. *Deinosuchus hatcheri*, a new genus and species of crocodile from the Judith River beds. Ann. Carnegie Mus., vol. 6, pp. 281—294. Hooley R. W. 1907. On the skull and greater portion of the skeleton of *Goniopholis crassidens* from the Wealden shales of Atherfield (Isle of Wight). Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 63, pp. 50—62. Huen E. 1913. Beobachtungen über Bewegungsart der Extremitäten bei Krokodilen. Biol. Zbl., Bd. 33,

468–472.—1933. Ein Versuch zur Stammesgeschichte der Krokodile. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 577–583. Hulke J. W. 1869. Notes on some fossil remains of gavial-like saurian from Kimeridgite Bay. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 25, pp. 390–400.—1878. Note on two skulls from Wealden and Purbeck formations. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 34, pp. 377–381.—1888. Contribution to the skeletal anatomy of Mesosuchia. Proc. Zool. Soc. London, pp. 417–442. Huxley T. H. 1875. On *Stagonolepis robertsoni*, and on the evolution of the Crocodilia. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 31, pp. 423–438.

Jaffé G. 1911. Über *Pholidosaurus*-Reste. Mitteil. geogr. Ges. u. natur-histor. Mus. Lübeck, (2), Bd. 25, S. 1–10. Joleaud L. 1930. Les crocodiliens du Pliocène d'eau douce de l'Orno (Ethiopie) Livre jubilaire, Cent. Soc. géol. France, pp. 411–429.

Kählin J. 1931. Über die Stellung der Gavaliden im System der Crocodilia. Rev. Suisse Zool. Bd. 38, SS. 379–388.—1933. Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Crocodilenschädels. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 57, SS. 535–714.—1936. *Hispacochus mulleri* nov. gen., nov. sp., ein neuer Crocodile aus den unteren Oligocän von Tarrega (Catalonien) Abhandl. Schweiz. paläontol. Ges., Bd. 58, N. 2, SS. 1–39.—1939. Ein extrem kurzschneuziger Crocodilidae aus den Phosphoriten des Quercy: *Arambourgia* (nov. gen.) *gaurdyi* de Stefano. Abhandl. Schweiz. paläontol. Ges., Bd. 62, N. 2, SS. 1–18.—1955. Crocodilia. In: «Traité de paléontologie», ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 695–784. Paris. Koken E. 1883. Die Reptilien des nord-deutschen unteren Kreide. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 35, S. 792.—1888. *Thoracosaurus macrohynchus* aus der Tuller-formation von Maestricht. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 40, S. 754. Kuhn O. 1933. Über Reste proterischer Crocodilien aus der obersten Kreide von Paläontol., Bd. 15, SS. 81–93.—1936. Crocodilia. Fossilium Catalogus. I: Animalia. Pt. 75, 144 S.—1938. Die Krokodiler aus dem mittleren Eozän des Geiselstaates bei Halle. Nova Acta Leopold. (N. F.), Bd. 6, SS. 313–328.—1940. Crocodilien und Squamatenreste aus dem oberen Paläozän von Walbeck. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 21–25.

Lambe L. M. 1907. On a new crocodilian genus and species from Judith River formation of Alberta. Trans. Roy. Soc. Canada, (3), vol. 1, pp. 219–244. Lavocat R. 1955. Observations anatomiques nouvelles sur le genre *Crocodylus* *Dyrosaurus* Pomel. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 240, pp. 2549–2551.—1955a. Découverte d'un crocodilien du genre *Thoracosaurus* dans le Grétacé supérieur d'Afrique. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., (2), t. 27, pp. 338–340. Leidy J. 1852. [*Thoracosaurus grandis*.] Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, vol. 6, p. 35. Longman H. A. 1925. *Crocodylus johnstoni* Krefft. Mem. Queensl. Mus., vol. 8, pp. 93–102.—1925a. A crocodilian fossil from Landsowne Station. Mem. Queensl. Mus., vol. 8, pp. 103–108.—1928. A large jaw of *Pallimarchus poliensis*. Mem. Queensl. Mus., vol. 9, pp. 158–159. Lortet L. 1892. Les reptiles fossiles du bassin du Rhône. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, t. 5, pp. 91–124. Ludwig R. 1877. Fossile Crocodilien aus der Tertiärformation des Mainzer Beckens. Paläontographica, Suppl., Bd. 3, Lief. 4–5, SS. 1–54. Lull R. S. 1944. Fossil gavials from North India. Amer. J. Sci., vol. 242, pp. 417–430. Lydekker R. 1886. Siwalik Crocodilia, Lacertilia and Ophidia. Palaeontolog. Indica, (10), vol. 3, pp. 209–240.—1888. Catalogue of the fossil reptilia and amphibia in the British Museum (Nat. Hist.). Pt. 4. London, 309 p.

Mehl M. C. 1916. *Caimanoidea cishieri*, a new crocodilian from the Oligocene of South Dakota. J. Geol., vol. 24, pp. 47–65.—1941. *Dakotascius kingi*, a crocodile from the Dakota of Kansas. J. Sci. Labs Denison Univ., vol. 36,

pp. 47–66. Mercier J. 1933. Contributions à l'étude des métriorhynchides. Ann. Paléontol., t. 22, pp. 99–119. Mook C. C. 1921. Description of a skull of the extinct Madagascar crocodile, *Crocodylus robustus*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 44, pp. 25–32.—1921a. *Brachynathosuchus brasiliensis*, a new fossil crocodilian from Brazil. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 44, pp. 43–50.—1921b. Skull characters and affinities of extinct Florida gavial (*Gavialosuchus*). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 44, pp. 33–41.—1921c. Individual and age variations in the skulls of recent Crocodilia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 44, pp. 51–66.—1921d. Notes on the postcranial skeleton in the Crocodilia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 44, pp. 67–100.—1921e. The dermosupraoccipital bone in the Crocodilia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 44, pp. 101–103.—1921f. *Allognathosuchus*, a new genus of Eocene Crocodilians. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 44, pp. 105–116.—1921g. Skull characters of recent Crocodilia, with notes on the affinities of the recent genera. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 44, pp. 123–128.—1923. A new species of Alligator from the Snake Creek beds. Amer. Mus. Novitates, N 73, pp. 1–13.—1923a. Skull characters *Alligator sinense* Fauvel. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 48, pp. 553–562.—1924. A new crocodilian from Mongolia. Amer. Mus. Novitates, N 117, pp. 1–5.—1924a. Further notes on the skull characters of *Gavialosuchus americana* (Sellards). Amer. Mus. Novitates, N 155, pp. 1–2.—1925. The ancestry of the alligators. Nat. Hist., vol. 25, pp. 407–408.—1925a. A revision of the Mesozoic Crocodilia of North America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 51, pp. 319–432.—1927. The skull characters of *Crocodylus megarhinus* Andrews. Amer. Mus. Novitates, N 289, pp. 1–8.—1930. A new species of crocodilian from the Tertiary. Bull. Amer. Mus. Novitates, N 447, pp. 1–11.—1932. A new species of fossil gavial from the Siwalik beds. Amer. Mus. Novitates, N 514, pp. 1–5.—1932a. A study of the osteology of *Alligator penalis* (Loomis). Bull. Mus. Compar. Zool., vol. 74, pp. 19–41.—1933. A crocodilian skeleton from the Morrison formation at Canyon City, Colorado. Amer. Mus. Novitates, N 671, pp. 1–8.—1933a. Skull characters of *Teleorhinus browni* Osborn. Amer. Mus. Novitates, N 602, pp. 1–6.—1933b. A skull with jaws of *Crocodylus sivalensis* Lydekker. Amer. Mus. Novitates, N 670, pp. 1–10.—1933c. A skull of *Crocodylus clavis* Cope. Amer. Mus. Novitates, N 678, pp. 1–7.—1934. The evolution and classification of the Crocodilia. J. Geol., vol. 42, pp. 295–311.—1941. A new fossil crocodilian from Mongolia. Amer. Mus. Novitates, N 1097, pp. 1–3.—1940a. Some problems in crocodilian nomenclature. Amer. Mus. Novitates, N 1098, pp. 1–10.—1941. A new crocodilian, *Hassiakosuchus kayi*, from the Bridger Eocene beds of Wyoming. Ann. Carnegie Mus., vol. 28, pp. 207–220.—1941a. A new crocodilian from the Lance formation (*Prodiplogynodon langi*, gen. et sp. nov.). Amer. Mus. Novitates, N 1128, pp. 1–5.—1941b. A new fossil crocodilian from Colombia. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 91, pp. 55–58.—1942. Skull characters of *Amphicyotylus lucasii* Cope. Amer. Mus. Novitates, N 1165, pp. 1–5.—1942a. A new fossil crocodilian from the Paleocene of New Mexico. Amer. Mus. Novitates, N 1189, pp. 1–5.—1942b. A new crocodilian from the Belly River beds. Amer. Mus. Novitates, N 1202, pp. 1–5.—1942c. *Anglosuchus*, a new genus of Teleosauroid crocodilians. Amer. Mus. Novitates, N 1217, pp. 1–2.—1946. A new Pliocene alligator from Nebraska. Amer. Mus. Novitates, N 1311, pp. 1–12.—1955. Two new genera of Eocene crocodilians from Guatemala. Amer. Mus. Novitates, N 1727, pp. 1–4.—1959. A new Pleistocene crocodilian from Guatemala. Amer. Mus. Novitates, N 1975, pp. 1–6. Müller L. 1927. Beiträge zur Kenntnis der Krokodiler des ägyptischen Tertiärs. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., Bd. 31, N. 2, SS. 4–96.

Newton E. T. 1893. On the discovery of a secondary reptile in Madagascar *Stenosaurus baroni*. Geol. Mag., (3), vol. 10, p. 103. Nopcsa F. 1924. Über die Namen einiger brasilianischer fossiler Krokodile. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., S. 378.—1926. Neue Beobachtungen an *Stomatosuchus*. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 212—215.—1928. Notes on the Classification of the Crocodilia. Geol. Hungar., ser. palaeontol., t. 1, pp. 1—84.

Osborn H. F. 1904. *Teleorhinus browni* a teleosaur in the Fort Benton. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 20, pp. 239—240. Owen R. 1851. A monograph of the fossil Reptilia of the Cretaceous formation. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, vol. 5, pp. 45—58.—1860—1879. A monograph on the fossil Reptilia from the Wealden and Purbeck formation. Suppl. 2. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, vol. 11 (1860), pp. 20—44; suppl. 6: vol. 27 (1874), pp. 1—7; suppl. 7: vol. 30 (1876), pp. 1—5; suppl. 8: vol. 32 (1878), pp. 1—15; suppl. 9: vol. 33 (1879), pp. 1—19.—1879. On the association of dwarf crocodiles (*Nannosuchus* and *Theriosuchus* nov. gen.) with diminutive mammals of the Purbeck shales. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 35, pp. 148—155. Owen R., Beill J. 1949. Monograph on the fossil Reptilia of the London Clay. Pt. 2. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, vol. 2, pp. 5—49.

Patterson B. 1931. Occurrence of the alligatorid genus *Allognathosuchus* in the Lower Oligocene. Pubs. Field Mus. Nat. Hist., Geol. Ser., vol. 4, pp. 223—226.—1936. *Caiman latirostris* from the Pleistocene of Argentina, and a summary of South American Cenozoic Crocodilia. Herpetologica, vol. 1, pp. 43—54.—1943. Remarks on South American fossil crocodiles. Coepia, pp. 123—124. Piveteau J. 1928. Le reptile de Girondas et l'évolution des Metriorynchides. Ann. Paléontol., t. 17, pp. 23—47.—1935. Le *Dryosaurus*, crocodilien de l'Éocène inférieur de l'Afrique du Nord. Ann. Paléontol., t. 24, pp. 51—71. Price L. L. 1945. A new reptil from the Cretaceous of Brazil. Notas prelim. e estudos. Serv. geol. e mineral. Brasil, N 25, pp. 1—9.—1950. On a new Crocodilian *Sphagesaurus*, from the Cretaceous of State of São Paulo, Brazil. An. Acad. brasil. cienc., t. 22, pp. 77—83.—1950a. Os crocodídeos da fauna da formação Bauri do Cretáceo terrestre do Brasil Meridional. An. Acad. brasil. cienc., t. 22, pp. 473—490.

Roger O. 1910. Ein fossiles Krokodil von Deckbetten bei Regensburg. Ber. Naturwiss. Vereins Regensburg, H. 12, S. 160. Romer A. S. 1923. Crocodilian pelvis muscles and their avian and reptilian homologues. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 48, pp. 533—553. Rusconi C. 1932. Sobre reptiles Cretácicos del Uruguay (*Uruguaysuchus aznarezi*, nov. gen., nov. sp.) u sus relaciones con los Notosauquidos de Patagonia. Bol. Inst. geol. y petrol. Montevideo, N 19, pp. 1—64.—1933. Observaciones críticas sobre reptiles Terciarios de Parana (Familia Alligatoridae). Rev. Univ. nac. Córdoba, t. 20, N 7—8, pp. 1—52.—1935. Observaciones sobre los gaviales fósiles argentinos. An. Soc. cienc. Argentina, t. 119, pp. 203—214.—1937. Nuevo aligatorio del Paleoceno Argentino. Bol. paleontol. Buenos Aires, t. 8, pp. 1—5.

Sauvage H. E. 1874. Mémoire sur les dinosaures et les crocodiliens des terrains Jurassiques de Bourgogne-sur-Mer. Mem. Soc. géol. France, (2), t. 10, N 2, pp. 1—57. Schmidt K. P. 1938. New crocodilians from the Upper Paleocene of Western Colorado. Pubs. Field Mus. Nat. Hist., Geol. ser., vol. 6, pp. 315—321.—1941. A new fossil alligator from Nebraska. Pubs. Field Mus. Nat. Hist., Geol. ser., vol. 8, pp. 27—32. Schmidt W. E. 1904. Ueber *Metriorynchus isakeli* nov. sp. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 56, Monatsber., SS. 97—108. Schmidt W. J. 1948. Über den Zahmschmelz fossiler Crocodilien. Z. Zellforsch. u. mikroskop. Anat., Bd. 34, SS. 55—77. Simpson G. G.

1930. *Allognathosuchus mooki*, a new crocodile from the Puerto formation. Amer. Mus. Novitates, N 445, pp. 1—16.—1933. A new crocodilian from the Notostylops beds of Patagonia. Amer. Mus. Novitates, N 623, pp. 1—9.—1937. New reptiles from the Eocene of South America. Amer. Mus. Novitates, N 927, pp. 1—3.—1937a. An ancient eusuchian crocodile from Patagonia. Amer. Mus. Novitates, N 965, pp. 1—20. Stefano G. di. 1903. I sauri del Quercy appartenenti alla collezione Rossignol. Atti Soc. ital. Sci. Nat., t. 42, pp. 382—418. Stromer E. 1914. Wirbeltierreste der Baharje-Stufe. I. Einleitung und *Libycosuchus*. Abhandl. Kgl. bayer. Akad. Wiss., math.-phys. Kl., Bd. 27, Abhandl. 3, SS. 1—16.—1925. *Stomatosuchus inermis* Stromer. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., Bd. 30, N 6, SS. 1—22.—1933. Die crocodilen Crocodilia der Baharje-Stufe. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., (N. F.), Bd. 15, SS. 1—35.—1936. Baharje-Kessel und Stufe mit deren Fauna und Flora. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., (N. F.), Bd. 33, SS. 1—102. Sun A-i-lin. 1953. A new species of *Paralligator* from Sungari plain. Verh. Paläontol., vol. 2, pp. 278—280. Swinton W. E. 1925. The geology and paleontology of the Kaiso bone-beds. Fossil Reptilia. Occasion Pap. Geol. Surv. Uganda, N 2, pp. 37—44.—1930. On fossil Reptilia from Sokoto province. Bull. Geol. Surv. Nigeria, N 13, pp. 1—61.—1937. The crocodile of Maransart (*Dollosuchus dixoni* [Owen]). Mém. Musée Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 80, pp. 1—46.—1950. On *Congosaurus bequaerti* Dollo. Ann. Mus. Congo Belge, (8), t. 4, pp. 6—60.

Telles A. M. 1960. Noticia sobre um crocodílio fóssil do mioceno de Lisboa. Ciencias, t. 25, pp. 85—87. Thevenin A. 1911. Le *Dryosaurus* des phosphates de Tunisie. Ann. Paléontol., t. 6, fasc. 3, pp. 1—6. Troedsson G. T. 1924. On crocodilian remains from the Danian of Sweden. Lunds Univ. Årsskr., (N. F.), Bd. 20, N 2, SS. 1—71. Troxell E. L. 1925. *Thoracosuchus*, a Cretaceous crocodile. Amer. J. Sci., (5), vol. 10, pp. 219—233.—1925a. *Hyposaurus*, a marine Crocodilian. Amer. J. Sci., (5), vol. 9, pp. 489—514.

Vaillant L. 1872. Etude zoologique sur les crocodiliens fossiles Tertiaires de Saint-Gérard-le-Puy. Ann. Soc. géol. France, t. 3, N 1, 58 p.

Weitzel K. 1935. *Hassiacosuchus haupti*, nov. gen., nov. sp., ein durofages Krokodil aus dem Mitteleozän von Messel. Notizbl. Vereins. Erdk. u. Hessisch. geol. Landesanst. Darmstadt, (5), Bd. 16, SS. 40—49.—1938. *Pristichampsus rolini* (Gray) aus dem Mitteleozän von Messel. Kieferstere von *Diplocynodon plenidens* (H. von Meyer) aus der oberen Meeresmolasse vom Westufer des Oberrhein Sees. Notizbl. Hessisch. geol. Landesanst. Darmstadt, (5), Bd. 19, SS. 47—50. Wermuth H., Mertens R. 1961. Schildkröten. Krokodile. Brückenschne. Jena, SS. 343—378. Westphal F. 1962. Die Krokodilien des deutschen und englischen oberen Lias. Palaeontographica, (A), Bd. 118, N 1—3, SS. 23—118. Wettstein O. 1954. Crocodilia. In: *Handbuch der Zoologie* von W. Kickenhath, Bd. 7, H. 1, Lief. 4, 424 S. White T. 1942. A new alligator from the Miocene of Florida. Coepia, N 1, pp. 3—7. Williston S. W. 1906. American Ampeicoid crocodiles. J. Geol., vol. 14, pp. 1—17. Wiman C. 1932. *Goniopholis hartiandicus*, nov. sp. aus der oberen Kreide in New Mexico. Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala, vol. 23, SS. 181—190. Woodward A. S. 1896. On two Mesozoic crocodilians *Notosuchus* (gen. nov.) and *Cynodontosuchus* (gen. nov.) from the red sandstones of the territory of Neuquen (Argentina). An. Mus. La Plata, Sec. paleontol., t. 4, pp. 1—20.—1907. *Goniopholis harti* from Bahia (Brazil). Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 63, p. 132.

Yeh Hsiang-k'uei. 1958. A new crocodile from Maoming, Kwantung. *Verteb. Palaeontica*, vol. 2, pp. 237—242. Young C. C. 1948. Fossil crocodiles in China, with notes on dinosaurian remains associated with the Kanzu crocodiles. *Bull. Geol. Soc. China*, vol. 28, pp. 255—288. Young C. C., Chow M. C. 1953. New fossil reptiles from Szechuan, China. *Acta Palaeontol. Sin.*, vol. 1, pp. 216—243.

Zangerl R. 1944. *Brachyranochoamps eversolei*, gen. et sp. nov., a new Crocodilian from the Washakie Eocene of Wyoming. *Ann. Carnegie Mus.*, vol. 30, pp. 77—84.

Dinosauria

Бажанов В. С. 1947. Остатки крупных меловых динозавров из бассейна верхний р. Тобол. Вестн. АН Каз. ССР, № 5, стр. 38—40. Бажанов В. С. и Шевченко В. В. 1948. Крупный динозавр из юры Каратау. Вестн. АН Каз. ССР, № 10, стр. 88—89. 1951. Первое нахождение скорлупы яиц динозавров в СССР. Тр. Ин-та зоол. АН Каз. ССР, т. 15, стр. 177—181. Белянчик Г. А. и Рождественский А. К. 1963. Находка первого в СССР скелета крупного динозавра. Палеонтол. ж., № 1, стр. 141—143.

Габуния Л. К. 1951. О следах динозавров из нижнемеловых отложений Западной Грузии. Докл. АН СССР, т. 81, № 5, стр. 917—919. 1958. Следы динозавров. Изд-во АН СССР, 71 стр.

Дмитриев Г. А. 1960. Новые находки динозавров в Бурятии. Палеонтол. ж., № 1, стр. 148.

Елисеев Б. И. 1958. К вопросу о генезисе и возрасте динозаврового горизонта юго-восточной Бет-Пак-Далы. Изв. АН СССР, сер. геол., № 9, стр. 87—91. Ефремов И. А. 1932. Динозавры в красноцветной толще Средней Азии. Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР, т. 1, стр. 217—221. 1933. Два поля смерти минувших геологических эпох. «Природа», № 7, стр. 61—63. 1944. Динозавровый горизонт Средней Азии и некоторые вопросы стратиграфии. Изв. АН СССР, сер. геол., № 3, стр. 40—58. 1949. Предварительные результаты работ 1 Монг. палеонтол. экп. АН СССР 1946 г. Тр. Монг. комис. АН СССР, вып. 38, стр. 5—28. 1953. Вопросы изучения динозавров (по материалам Монг. экп. АН СССР). Природа, № 6, стр. 26—37. 1954. Некоторые замечания по вопросам исторического развития динозавров. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 48, стр. 125—141. 1954а. Палеонтологические исследования в Монгольской Народной Республике (предварительные результаты экспедиции 1946, 1947 и 1949 гг.). Тр. Монг. комис. АН СССР, вып. 59, стр. 3—32. 1955. Захоронение динозавров в Нэмцэту (Южн. Гоби, МНР). В сб.: «Вопросы геологии Азии», т. 2. Изд-во АН СССР, стр. 789—809. 1957. К тафономии ископаемых фаун наземных позвоночных Монголии. *Verteb. Palaeontica*, vol. 1, pp. 83—102.

Малеев Е. А. 1952. Некоторые замечания о геологическом возрасте и стратиграфическом распределении панцирных динозавров Монголии. Докл. АН СССР, т. 85, № 4, стр. 893—896. 1952а. Новое семейство панцирных динозавров из верхнего мела Монголии. Докл. АН СССР, т. 87, № 1, стр. 131—134. 1952б. Новый анкилозавр из верхнего мела Монголии. Докл. АН СССР, т. 87, № 2, стр. 273—276. 1953. Находки новых панцирных динозавров в Монголии. «Природа», № 1, стр. 109—112. 1954. Панцирные динозавры верхнего мела Монголии. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 48, стр. 142—170. 1955. Гигантские хищные динозавры Монголии. Докл. АН СССР, т. 104, № 4, стр. 634—637. 1955а. Новые хищ-

ные динозавры из верхнего мела Монголии. Докл. АН СССР, т. 104, № 5, стр. 779—782. 1955б. Хищные динозавры Монголии. «Природа», № 6, стр. 112—115. 1956. Панцирные динозавры Монголии, ч. II. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 62, стр. 51—91.

Рождественский А. К. 1952. Исследования советских палеонтологов в Центральной Азии (Монг. палеонтол. экп. АН СССР). Бюлл. «Знание», М., Всес. об-во по распространению полит. и научн. знаний, стр. 1—32. 1952а. Открытие игуанодоцта в Монголии. Докл. АН СССР, т. 84, № 6, стр. 1243—1246. 1952б. Новый представитель утконосых динозавров из верхнемеловых отложений Монголии. Докл. АН СССР, т. 86, № 2, стр. 405—408. 1955. Новые данные о пситтакозаврах — меловых орнитопах. В сб.: «Вопросы геологии Азии», т. 2. Изд-во АН СССР, стр. 783—788. 1955а. Первая находка динозавров в СССР в корейском местонахождении. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 30, вып. 4, стр. 118—1957. За динозаврами в Гоби. Географиз, 214 стр. 1957а. Из истории гигантских ящеров. «Биология в школе», № 6, стр. 63—71. 1957б. Утконосый динозавр — зауролоф из верхнего мела Монголии. *Verteb. Palaeontica*, vol. 1, pp. 169—185. 1957г. Краткие итоги изучения ископаемых позвоночных Монголии. *Verteb. Palaeontica*, vol. 1, pp. 169—185. 1957г. О местонахождении верхнемеловых динозавров на р. Амур. *Verteb. Palaeontica*, vol. 1, pp. 285—291. 1960. Местонахождение нижнемеловых динозавров в Кузбассе. Палеонтол. ж., № 2, стр. 165. 1961. Полевые исследования Советско-китайской палеонтологической экспедиции АН СССР и АН Китая в 1960 г. Палеонтол. ж., № 1, стр. 170—174. 1961. В Центральной Азии. (Краткие результаты двухлетних исследований советских и китайских палеонтологов). Вестн. АН СССР, № 8, стр. 85—90. Рождественский А. К., Чжоу Мин-чен. 1960. О работе Советско-китайской палеонтологической экспедиции АН СССР и АН Китая в 1959 г. Палеонтол. ж., № 1, стр. 142—147. Рябинин А. Н. 1915. Заметка о динозавре из Забайкалья. Тр. Геол. ин-та. Имп. акад. наук, т. 8, вып. 3, стр. 133—140. 1921. Сообщение о динозаврах с р. Аму-Дары. Ежегодн. Русск. палеонтол. о-ва, т. 3, стр. 137—1925. Реставрированный скелет ископаемого ящера *Trachodon amurens* nov. sp. Изв. Геол. ком-та, т. 44, № 1, стр. 1—12. 1930. К вопросу о фауне и возрасте динозавровых слоев на р. Амур. Зап. Русск. минерал. о-ва, вып. 59, № 1, стр. 41—51. 1930а. *Mandschurosaurus amurens* nov. gen. et nov. sp., динозавр из верхнего мела Амура. Монитор. Русск. палеонтол. о-ва, вып. 2, 36 стр. 1931. Два динозавровых позвоночника из нижнего мела Закаспийских степей. Зап. Русск. минерал. о-ва, вып. 60, № 1, стр. 110—113. 1931а. О динозавровых остатках из верхнего мела нижнего течения Аму-Дары. Зап. Русск. минерал. о-ва, вып. 60, № 1, стр. 114—118. 1937. Новая находка динозавров в Забайкалье. Ежегодн. Всерос. палеонтол. о-ва, т. 11, стр. 142—144. 1937а. О находке шлемоносных форм *Dipsosaurus* в верхнемеловых отложениях Южного Казахстана. «Природа», № 9, стр. 91. 1938. Некоторые результаты изучения верхнемеловых динозаврового фауны из окрестностей ст. Сары-Агач в Южном Казахстане. Проблемы палеонтологии, т. 4, стр. 125—130. 1939. Фауна позвоночных из верхнего мела Южного Казахстана. Тр. ЦНИГРИ, вып. 18, 40 стр. 1945. Остатки динозавра из верхнего мела Крыма. В сб.: «Палеонтология и стратиграфия». Госгеолиздат, № 4, стр. 4—10. 1946. Новые находки ископаемых рептилий в Крыму. «Природа», № 11, стр. 65—66.

Садов Н. А. 1959. О сходстве строения скорлупы яиц птиц со строением скорлупы яиц ископаемых рептилий. Тезисы докл. II Всес. орнитол. конф. Изд. МГУ.

Стрельников И. Д. 1959. О терморегуляции у современных и о вероятном тепловом режиме мезозойских рептилий. В сб.: «Вопросы палеобиологии и биостратиграфии». Госгеолтехиздат, стр. 129—144.

Толмачев И. П. 1926. Об открытии динозавров в Северной Азии. Очерки по земледелию и экономике Восточной Сибири, т. 2. Иркутск, изд. Вост.-Сибирск. отдел. Росс. географ. о-ва, стр. 99—104.

Юрьев К. Б. 1954. Краткий обзор находок динозавров на территории СССР. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., вып. 38, стр. 183—197. 1954а. Обзор сухожильных и связочных окостенений у современных и ископаемых позвоночных. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., вып. 38, стр. 198—215.

Ян Чжун-чжэнь. 1957. Предварительное рассмотрение Ornithischia из Ляйяна в провинции Шаньдун. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 32, стр. 155—160.

Abel O. 1909. Neuere Anschauungen über den Bau und die Lebensweise der Dinosaurier. Verhandl. Kais.-Kgl. Zool.-Bot. Ges. Wien, Bd. 59, SS. 117—129. 1910. Die Rekonstruktion des *Diplodocus*. Abhandl. Kais.-Kgl. Zool.-Bot. Ges. Wien, Bd. 5, H. 3, SS. 1—60.—1922. Neue Rekonstruktion von *Trachodon*. Paläontol. Z., Bd. 4, SS. 134—146.—1930. Plastische Rekonstruktion des Lebensbildes von *Tyrannosaurus rex* Osborn. Palaeobiologica, Bd. 3, SS. 103—129. Ambroggi R. et Lapparent A. F. 1954. Les empreintes de pas fossiles du Massif central d'Agadir. Notes du ser. géol. du Maroc, t. 10, pp. 43—57.

Baur G. 1883. Der Tarsus der Vögel u. Dinosaurier. Morphol. Jahrb., Bd. 8, SS. 417—456. Beasley W. L. 1907. A carnivorous dinosaur: a reconstructed skeleton of a huge saurian. Scient. American, vol. 97, pp. 446—447. Becher Ch. E. 1902. The reconstruction of a Cretaceous dinosaur, *Clasaurus annectens* Marsh. Trans. Connecticut Acad. Arts & Sci., vol. 11, pp. 311—324. Bellair P., Lapparent A. F. 1949. Le Crétacé et les empreintes de pas de Dinosauriens d'Amour (Algérie). Bull. Soc. Hist. Nat. Afric. Nord, t. 39, pp. 168—175. Bien M. N. 1940. Discovery of Triassic saurian and primitive mammalian remains at Lufeng, Yunnan, Bull. Geol. Soc. China, vol. 20, pp. 225—235. Billerey A. 1959. La signification morphologique des découvertes d'oeufs de dinosauriens dans le bassin d'Aix-en-Provence. Bull. Soc. géogr. et étud. colon. Marseille, t. 69, pp. 5—35. Billerey A., Dughi R., Sirugue F. 1959. Les oeufs de dinosauriens et la datation des brèches de Saint-Victoire. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 248, pp. 272—274. Bock W. 1952. Triassic reptilian tracks and trends of locomotive evolution. J. Paleontol., vol. 26, pp. 395—433. Bohlin B. 1963. Fossil reptiles from Mongolia and Kansu. Rept. Sci. Exped. Northwest. Prov. China, Publ. 37, vol. 6, pp. 1—113. Bôlau E. 1954. The first finds of dinosaurian skeletal remains in the Rhetic-Liasic of N. W. Scania. Geol. Fören i Stockholm Förhändl., Bd. 76, SS. 501—502. Bourcart J., Lapparent F. A., Termier H. 1942. Un nouveau gisement de Dinosauriens Jurassiques au Maroc. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 214, pp. 120—122. Branca W. 1911. Über die Saurier des Tendaguru. Naturwiss. Wochenschrift, Bd. 26, SS. 273—279.—1914. Die Riesengröße Sauripoden Dinosaurier von Tendaguru. Arch. Biolog., Bd. 3, SS. 71—78.—1916. Das sogenannte Sakralgehirn der Dinosaurier. Arch. Biolog., Bd. 4, S. 133. Bröhl F. 1922. Über den feinen Bau der «Verknöcherten Sehnen» (verknöcherten Muskeln) von Trachodon. Anat. Anz., Bd. 55, SS. 465—475. Broom R. 1904. On the occurrence of an opisthocoelean Dinosaur (*Algoasaurus bauri*) in the Cretaceous beds of South Africa. Geol. Mag., (5), vol. 1, pp. 445—447.—1911. On the dinosaurs of the Stormberg. Ann. South Afric. Mus., vol. 7, pp. 291—308.—1915. Permian, Triassic and Jurassic reptiles of South Africa. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 35, pp. 105—164. Brown B. 1908. The Ankylosauridae, a new family of armored Dinosaurs from the Upper Cretaceous. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 24, pp. 187—201.—1908a. The *Trachodon* group. Amer. Mus. J., vol. 8, pp. 50—56.—1910. The Cretaceous Ojo Alamo beds of New Mexico with description of the new dinosaur genus *Kritosaurus*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 28, p. 267—274.—1912. The osteology of the manus in the family Trachodontidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 31, pp. 105—108.—1912a. A crested dinosaur from the Edmonton Cretaceous (*Saurolophus*). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 31, pp. 131—136.—1913. The skeleton of *Saurolophus*, a crested duck-billed dinosaur from the Edmonton Cretaceous. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 387—393.—1913a. A new trachodontid dinosaur, *Hypacrosaurus*, from the Edmonton Cretaceous of Alberta. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 395—406.—1914. *Anchiceratops*, a new genus of horned dinosaurs from the Edmonton Cretaceous of Alberta. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 33, pp. 539—548.—1914a. A complete skull of *Monoclonius* from the Belly River Cretaceous of Alberta. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 33, pp. 549—558.—1914b. *Corythosaurus casarius*, a new crested dinosaur from the Belly River Cretaceous, with provisional classification of the family Trachodontidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 33, pp. 559—565.—1914. *Leptoceratops*, a new genus of Ceratopsia from the Edmonton Cretaceous of Alberta. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 33, pp. 567—580.—1915. *Tyrannosaurus*, the largest fleshing animal that ever lived. Amer. Mus. J., vol. 15, pp. 271—280.—1916. A new crested trachodontid dinosaur, *Prosaurolophus maximus*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 35, pp. 701—708.—1916a. *Corythosaurus casarius*: skeleton, musculature and epidermis. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 35, pp. 709—716.—1917. A complete skeleton of the horned Dinosaur *Monoclonius*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 37, pp. 281—306.—1933. A gigantic ceratopsian dinosaur, *Triceratops maximus*, new species. Amer. Mus. Novitates, N 649, pp. 1—9.—1933a. A new long-horned Belly River ceratopsian. Amer. Mus. Novitates, N 669, pp. 1—3.—1941. The age of sauripod dinosaurs. Sci., (n. s.), vol. 93, N 2425, pp. 594—595.—1941. The last of the dinosaurs. Nat. Hist., vol. 48, pp. 290—295.—1944. *Pachycephalosaurus*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 82. Brown B., Schlaikjer E. M. 1937. The skeleton of *Styracosaurus* with the description of a new species. Amer. Mus. Novitates, N 955, pp. 1—12.—1940. The origin of ceratopsian horncores. Amer. Mus. Novitates, N 1065, pp. 1—7.—1940a. A new element in the ceratopsian jaw with additional notes on the mandible. Amer. Mus. Novitates, N 1092, pp. 1—13.—1940b. The structure and relationships of *Protoceratops*. Ann. N. Y. Acad. Sci., vol. 40, pp. 133—265.—1941. Family tree of the dinosaurs. Nat. Hist., vol. 48, pp. 288—289.—1942. The skeleton of *Leptoceratops* with the description of a new species. Amer. Mus. Novitates, N 1169, pp. 1—15.—1943. A study of the Troodontid dinosaurs with description of a new genus and four new species. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 82, pp. 115—150. Buckland W. 1824. Notice on the *Megalosaurus*, or great fossil lizard of Stonesfield. Trans. Geol. Soc. London, (2), vol. 1, pp. 390—396.—1828. On the discovery of bones of the *Iguanodon*. Proc. Geol. Soc. London, vol. 1, p. 159. Bunker C. M. 1957. Theropod saurian footprint discovery in the Wingate (Triassic) formation. J. Paleontol., vol. 31, p. 973. Bunzel E. 1871. Die Reptilfauna der Gosau-Formation. Abhandl. Kais.-kgl. geol. Reichsanst., Bd. 5, SS. 1—18.

Cabrera A. 1947. Un Saurópodo nuevo del Jurásico de Patagonia. Notas Mus. La Plata, Paleontol., t. 12, pp. 291—308.—1915. Permian, Triassic and Jurassic reptiles of South Africa. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 35, pp. 105—164. Brown B. 1908. The Ankylosauridae, a new family of armored Dinosaurs from the Upper Cretaceous. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 24, pp. 187—201.—1908a. The *Trachodon* group. Amer. Mus. J., vol. 8, pp. 50—56.—1910. The Cretaceous Ojo Alamo beds of New Mexico with description of the new dinosaur genus *Kritosaurus*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 28, p. 267—274.—1912. The osteology of the manus in the family Trachodontidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 31, pp. 105—108.—1912a. A crested dinosaur from the Edmonton Cretaceous (*Saurolophus*). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 31, pp. 131—136.—1913. The skeleton of *Saurolophus*, a crested duck-billed dinosaur from the Edmonton Cretaceous. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 387—393.—1913a. A new trachodontid dinosaur, *Hypacrosaurus*, from the Edmonton Cretaceous of Alberta. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 395—406.—1914. *Anchiceratops*, a new genus of horned dinosaurs from the Edmonton Cretaceous of Alberta. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 33, pp. 539—548.—1914a. A complete skull of *Monoclonius* from the Belly River Cretaceous of Alberta. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 33, pp. 549—558.—1914b. *Corythosaurus casarius*, a new crested dinosaur from the Belly River Cretaceous, with provisional classification of the family Trachodontidae. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 33, pp. 559—565.—1914. *Leptoceratops*, a new genus of Ceratopsia from the Edmonton Cretaceous of Alberta. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 33, pp. 567—580.—1915. *Tyrannosaurus*, the largest fleshing animal that ever lived. Amer. Mus. J., vol. 15, pp. 271—280.—1916. A new crested trachodontid dinosaur, *Prosaurolophus maximus*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 35, pp. 701—708.—1916a. *Corythosaurus casarius*: skeleton, musculature and epidermis. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 35, pp. 709—716.—1917. A complete skeleton of the horned Dinosaur *Monoclonius*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 37, pp. 281—306.—1933. A gigantic ceratopsian dinosaur, *Triceratops maximus*, new species. Amer. Mus. Novitates, N 649, pp. 1—9.—1933a. A new long-horned Belly River ceratopsian. Amer. Mus. Novitates, N 669, pp. 1—3.—1941. The age of sauripod dinosaurs. Sci., (n. s.), vol. 93, N 2425, pp. 594—595.—1941. The last of the dinosaurs. Nat. Hist., vol. 48, pp. 290—295.—1944. *Pachycephalosaurus*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 82. Brown B., Schlaikjer E. M. 1937. The skeleton of *Styracosaurus* with the description of a new species. Amer. Mus. Novitates, N 955, pp. 1—12.—1940. The origin of ceratopsian horncores. Amer. Mus. Novitates, N 1065, pp. 1—7.—1940a. A new element in the ceratopsian jaw with additional notes on the mandible. Amer. Mus. Novitates, N 1092, pp. 1—13.—1940b. The structure and relationships of *Protoceratops*. Ann. N. Y. Acad. Sci., vol. 40, pp. 133—265.—1941. Family tree of the dinosaurs. Nat. Hist., vol. 48, pp. 288—289.—1942. The skeleton of *Leptoceratops* with the description of a new species. Amer. Mus. Novitates, N 1169, pp. 1—15.—1943. A study of the Troodontid dinosaurs with description of a new genus and four new species. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 82, pp. 115—150. Buckland W. 1824. Notice on the *Megalosaurus*, or great fossil lizard of Stonesfield. Trans. Geol. Soc. London, (2), vol. 1, pp. 390—396.—1828. On the discovery of bones of the *Iguanodon*. Proc. Geol. Soc. London, vol. 1, p. 159. Bunker C. M. 1957. Theropod saurian footprint discovery in the Wingate (Triassic) formation. J. Paleontol., vol. 31, p. 973. Bunzel E. 1871. Die Reptilfauna der Gosau-Formation. Abhandl. Kais.-kgl. geol. Reichsanst., Bd. 5, SS. 1—18.

Cabrera A. 1947. Un Saurópodo nuevo del Jurásico de Patagonia. Notas Mus. La Plata, Paleontol., t. 12,

pp. 1-17. Camp C. L. 1935. Dinosaur remains from the province of Szechuan China. Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. Sci., vol. 23, pp. 467-472-1936. A new type of small bipedal dinosaur from the Navajo sandstone of Arizona. Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. Sci., vol. 24, pp. 49-53-1954. Microstructure of Dinosaurian bones collected by Andre Meyendorff at Fimimou (Algerian Sahara). J. Paleontol., vol. 28, Cannon G. L. 1906. The Sauropodan gastroliths. Sci., (n. s.), vol. 24, p. 116. Casier E. 1960. Les Iguanodonts de Bernissart. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique, Bruxelles. Chakravarti D. K. 1934. On a stegosaurian humerus from the Lameta beds of Jabulpore. Quart. J. Geol., Min. a. Metallurg. Soc. India, vol. 6, pp. 75-79-1905. Is *Lametasaurus indicus* an armored dinosaur? Amer. J. Sci., (5), vol. 30, pp. 138-141. Chow M. 1951. Notes on the late Cretaceous dinosaurian remains and the fossil eggs from Laiyang Shantung. Bull. Geol. Soc. China, vol. 31, pp. 89-96-1954. Additional notes on the microstructure of the supposed dinosaurian egg shells from Laiyang, Shantung. Sci. Sin., vol. 3, pp. 523-525. Chow M., Rozhdvestvensky A. K. 1960. Exploration in Inner Mongolia. (A preliminary account of the 1959 field work of the Sino-Soviet paleontological expedition). Vertebr. Palasiatica, vol. 4, pp. 1-10. Colbert E. H. 1945. The hyoid bones in *Protoceratops* and in *Psittacosaurus*. Amer. Mus. Novitates, N 1301, pp. 1-10-1947. Little dinosaurs of Ghost Ranch. Nat. Hist., vol. 56, pp. 392-399, 427-428-1948. Evolution of the horned dinosaurs. Evolution, vol. 2, pp. 145-163-1948a. A hadrosaurian dinosaur from New Jersey. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, vol. 100, pp. 23-37-1949. Evolutionary growth rates in the dinosaurs. Sci. Monthly, vol. 69, pp. 71-79-1949a. The long reign of dinosaurs. Northwest Missouri State Teachers Coll. Stud., pp. 51-82-1949b. The beginning of the age of dinosaurs in northern Arizona. Plateau, vol. 22, pp. 37-43-1951. Environment and adaptations of certain dinosaurs. Biol. Rev., vol. 26, pp. 265-284-1952. Breathing habits of the sauropod dinosaurs. Ann. and Mag. Nat. Hist., (12), vol. 5, pp. 708-710-1953. The mesozoic tetrapods of South America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 93, pp. 237-254-1955. Giant Dinosaurs. Trans. N. Y. Acad. Sci., (2), vol. 17, pp. 199-209-1958. The beginning of the age of dinosaurs. Studies on Fossil Vertebrates of T. S. Westoll, pp. 39-58. London-1961. Dinosaurs, their discovery and their world. N. Y., 300 pp.-1961a. The Triassic reptile, *Pecosaurus*. Fieldiana, Geol., vol. 14, pp. 59-78. Colbert E. H., Baird D. 1958. Coelurosaur bone casts from the Connecticut Valley Triassic. Amer. Mus. Novitates, N 1901, pp. 1-11. Colbert E. H., Bump J. D. 1947. A skull of *Torosaurus* from South Dakota and a revision of the genus. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, vol. 99, pp. 93-106. Colbert E. H., Cowles R. B., Bogert C. M. 1946. Rates of temperature increase in the dinosaurs. Copeia, pp. 141-142. Colbert E. H., Ostrom J. H. 1958. Dinosaur slaps. Amer. Mus. Novitates, N 1900, pp. 1-20. Cope E. D. 1866. On the discovery of the remains of a gigantic dinosaur in the Cretaceous of New Jersey. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, pp. 275-279-1875. The Vertebrata of the Cretaceous formations of the West. Rept. U. S. Geol. Surv. Territ., vol. 2, pp. 1-303-1877. On a gigantic saurian from the Dakota epoch of Colorado. Paleontol. Bull., N 25, pp. 5-10-1877a. On *Amphicoelias*, a genus of saurians from the Dakota epoch of Colorado. Paleontol. Bull., N 27, pp. 2-5-1878. On the saurians recently discovered in the Dakota beds of Colorado. Amer. Naturalist, vol. 12, pp. 71-85-1878a. On the Vertebrata of the Dakota epoch of Colorado. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 17, pp. 233-247-1883. On the characters of the skull in the Hadrosauridae. Proc. Acad. Nat. Sci. Phil., pp. 97-107-1887. The dinosaurian genus *Coelurus*. Amer. Naturalist, vol. 21, pp. 367-369-1888. A horned dinosaurian rep-

tile. Amer. Naturalist, vol. 22, p. 1108-1889. On a new genus of triassic Dinosauria. Amer. Naturalist, vol. 23, pp. 625-626-1889a. The horned Dinosauria of the Laramie. Amer. Naturalist, vol. 23, pp. 715-717-1892. On the skull of the dinosaurian *Laetaps incassatus*. Cope. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 30, pp. 240-274. Comparison on A. W. 1962. A new ornithischian from the Upper Triassic of South Africa. Nature, vol. 196, pp. 1074-1077.

Das-Gupta H. C. 1929. Batrachian and reptilian remains found in the Panchet beds at Deoli, Bengal. J. and Proc. Asiat. Soc. Bengal., (n. s.), vol. 24, pp. 473-479-1931. On a new theropod dinosaur (*Orthogoniosaurus matleyi*, nov. gen. et nov. sp.) from the Lameta beds of Yubbulpore. J. and Proc. Asiat. Soc. Bengal., (n. s.), vol. 26, pp. 367-369. Depéret C. 1894. Sur la découverte d'un os de dinosaurien du genre *Aepyasaurus*. Compt. Rend. Soc. géol. France, (3), t. 22, p. 22-1896. Note sur les dinosauriens sauropodes et théropodes du Crétacé supérieur de Madagascar. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 24, pp. 176-194-1900. Sur des restes de dinosauriens du Crétacé supérieur de la région de Saint-Chin, Bull. Soc. géol. France, (3), t. 28, pp. 107-108. Derognat M., 1935. Les oeufs fossiles de Dinosauriens. *«Terre et vie»*, N 6. Dollo L. 1882. Première note sur les dinosauriens de Bernissart. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 1, pp. 161-178-1882a. Deuxième note sur les dinosauriens de Bernissart. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 1, pp. 245-251-1883. Note sur la présence chez les oiseaux du troisième trochanter des dinosauriens et sur la fonction de celui-ci. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 2, pp. 13-18-1883a. Troisième note sur les dinosauriens de Bernissart. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 2, pp. 85-120-1883b. Note sur les restes de dinosauriens rencontrés dans le Crétacé supérieur de la Belgique. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 2, pp. 205-221-1883c. Quatrième note sur les dinosauriens de Bernissart. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 2, pp. 223-243-1884. Cinquième note sur les dinosauriens de Bernissart. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, t. 3, pp. 129-146-1884. L'appareil sternal de l'Iguanodon. Rev. Sci., t. 18, p. 664-1887. Note sur les ligaments ossifiés des dinosauriens de Bernissart. Arch. biol., t. 7, pp. 249-264-1888. Iguanodontidae et Camptonotidae. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 106, pp. 775-777-1897. Guide dans les collections Bernissart et les iguanodonts. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique, Bruxelles, pp. 1-55-1903. Les Dinosauriens de la Belgique. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 136, pp. 565-567-1905. Les Dinosauriens adaptés à la vie quadrupède secondaire. Bull. Soc. Belge géol., paléontol. et hydrol., t. 19, pp. 440-448-1906. Les allures des iguanodonts, d'après les empreintes des pieds et de la queue. Bull. Sci. France et Belgique, t. 40, pp. 1-12-1922. Les vertébrés vivants et fossiles du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Bruxelles, 13e Intern. Geol. Congr., Bruxelles, 35 pp.-1923. Le centenaire des iguanodonts (1822-1922). Philos. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 212, pp. 67-78. Dordot J. 1934. L'exploration du gîte à dinosauriens Jurassiques de Damouparis. *«Terre et vie»*, t. 4, p. 563-586. Drevermann F. 1911. Das Iguanodon. Ber. Senckenberg. naturforsch. Ges., Bd. 42, SS. 97-101-1911a. Der *Diplodocus*. Ber. Senckenberg. naturforsch. Ges., Bd. 42, SS. 272-282-1911b. Der *Triceratops*. Ber. Senckenberg. naturforsch. Ges., Bd. 44, SS. 10-13-1931. Kann man bei den Dinosauriern männliche und weibliche Tiere unterscheiden? Nat. u. Mus., Bd. 61, SS. 489-491. Dughri R. et Sirague F. 1957. Les oeufs de dinosauriens du Bassin d'Aix-en-Provence. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 245, pp. 707-710-1958. Observations sur les oeufs de dinosauriens du bassin d'Aix-en-Provence: les oeufs à coquilles bistratifiées. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 246, pp. 2271-2274-1958a. Les oeufs de dinosauriens du bassin d'Aix-en-Provence-

- ies. oeufs du Beguidien. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 246, pp. 2386—2388. Dupont E. 1923. Bernissart et les iguanodonts (1822—1922). Phios. Trans. Roy. Soc. London, (B), vol. 212. Eaton T. H. H. 1960. A new armored dinosaur from the Cretaceous of Kansas. Univ. Kansas Paleontol. Contribs. Vertebr., N. 8, pp. 1—21. Edmund G. 1957. On the special foramina in the jaws of many ornithischian dinosaurs. Contribs Roy. Ontario Mus. Zool. a. Paleontol., N. 48, pp. 3—14. 1960. Evolution of dental patterns in the lower vertebrates. Toronto, pp. 45—62. 1960a. Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates. Roy. Ontario Mus., Toronto, 190 p.
- Ellenberger F., Ellenberger P. 1956. Le gisement de dinosaures de Maphutseng (Basutoland, Afrique du Sud). Compt. Rend., Soc. géol. France, 1956, pp. 97—101.
- Fischer P. 1870. Recherches sur les reptiles fossiles de l'Afrique australe. Nouv. arch. Mus. Hist. Nat. Paris, t. 6, Mém. pp. 163—203. Fraas E. 1904. Weitere Beiträge zur Fauna des Jura von Nord-Ost. Grönland. Medd. Grönland, Bd. 29, SS. 277—285. 1908. Ostafrikanische Dinosaurier. Palaeontographica, Bd. 55, SS. 105—144. 1911. Die ostafrikanischen Dinosaurier. Verhandl. Ges. dtsh. Naturforsch. und Ärzte, Bd. 83, SS. 27—41.
- Gilmore C. W. 1905. The mounted skeleton of *Triceratops prorsus*. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 29, pp. 433—435. 1909. Osteology of the Jurassic reptile *Camptosaurus*. Pros. U. S. Nat. Mus., vol. 36, pp. 197—332. 1912. The mounted skeletons of *Camptosaurus* in the United States National Museum. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 41, pp. 687—696. 1913. A new dinosaur from the Lance formation of Wyoming. Smithsonian. Misc. Collect., vol. 61, art. 5, pp. 1—5. 1914. A new ceratopsian dinosaur from the Upper Cretaceous of Montana. Smithsonian. Misc. Collect., vol. 63, art. 3, pp. 1—10. 1914a. Osteology of the armored Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genus *Stegosaurus*. Bull. U. S. Nat. Mus., vol. 89, pp. 1—143. 1915. A new restoration of *Stegosaurus*. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 49, pp. 355—357. 1915a. On the fore limb of *Allisaurus fragilis*. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 49, pp. 501—513. 1915b. Osteology of *Thescelosaurus*. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 49, pp. 591—616. 1917. *Brachyceratops*, a ceratopsian dinosaur from the Two Medicine formation of Montana, with notes on associated fossil reptiles. Prof. Pap. U. S. Geol. Surv., N 103, pp. 1—45. 1918. A newly mounted skeleton of the armored dinosaur *Stegosaurus stenops*. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 54, pp. 383—390. 1919. A new restoration of *Triceratops*, with notes on the osteology of the genus. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 55, pp. 97—112. 1920. Osteology of the carnivorous Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genera *Andromedus* (*Allisaurus*) and *Ceratopsaurus*. Bull. U. S. Nat. Mus., vol. 140, pp. 1—169. 1920a. Reptilian faunas of the Tertiary, Pusan, and underlying Upper Cretaceous formation of San Juan County, New Mexico. Prof. pap. U. S. Geol. Surv., 119, pp. 1—68. 1920b. Reptile reconstructions in the United States National Museum. Annual Rept Smithsonian Instn, 1917, pp. 271—280. 1921. A new horned dinosaur from Canada, the *Styracosaurus albertensis* with a six-foot skull bristling with horns. Sci. Amer. Monthly, vol. 3, pp. 7—8. 1921a. The fauna of the Arundel formation of Maryland. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 59, pp. 581—594. 1922. The smallest known horned dinosaur, *Brachyceratops*. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 61, art. 3, pp. 1—4. 1922a. The horned Dinosauria. Ann. Rept Smithsonian Instn, 1920, pp. 381—387. 1922b. A new saurpoid dinosaur from the Ojo Alamo formation of New Mexico. Smithsonian. Misc. Collect., vol. 72, N 14, pp. 1—9. 1923. The Tertiary *Corythosaurus*, with notes on other Belly River Dinosauria. Canad. Field Naturalist, vol. 37, pp. 48—52. 1924. A new coelurid dinosaur from the Belly River Cretaceous of Alberta. Bull. Geol. Surv. Canada, Dept Min., N 38, pp. 1—12. 1924a. A new species of hadrosaurian Dinosaur from the Edmonton formation of Alberta. Bull. Geol. Surv. Canada, Dept Min., N 38, pp. 13—20. 1924b. On the genus *Stegoposaurus*, with a description of the type specimen of *Lambeosaurus lambei* Parks. Bull. Geol. Surv. Canada, Dept Min., N 38, pp. 29—48. 1924a. On the skull and skeleton of *Hypacrosaurus*. Bull. Geol. Surv. Canada, Dept Min., N 38, pp. 49—64. 1924c. On *Troodon validus* an orthopodous dinosaur from the Belly River Cretaceous of Alberta. Canada, Bull. Univ. Alberta, Dept Geol., N. 1, pp. 1—43. 1925. A nearly complete articulated skeleton of *Camptosaurus*, a saurischian dinosaur from the Dinosaur National Monument, Utah. Mem. Carnegie Mus., vol. 10, pp. 347—384. 1925a. Osteology of ornithomimid dinosaurs from the Dinosaur National Monument, Utah. Mem. Carnegie Mus., vol. 10, pp. 385—409. 1930. On dinosaurian reptiles from the Two Medicine formation of Montana. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 77, art. 16, pp. 1—39. 1931. A new species of troodontid dinosaur from the Lance formation of Wyoming. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 79, art. 9, pp. 1—6. 1932. On a newly mounted skeleton of *Diplodocus* in the United States National Museum. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 81, art. 18, pp. 1—21. 1933. On the Dinosaurian fauna of the Iren Dabasu formation. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 67, pp. 23—78. 1933a. Two new dinosaurian reptiles from Mongolia, with notes on some fragmentary specimens. Amer. Mus. Novitates, N 679, pp. 1—20. 1936. On the Reptilia of the Kirtland formation of New Mexico, with descriptions of new species of fossil turtles. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 83, pp. 159—188. 1936. Osteology of *Apatorosaurus*, with special reference to specimens in the Carnegie Museum. Mem. Carnegie Mus., vol. 11, pp. 175—294. 1936a. Remarks on a skull cap of the genus *Troodon*. Ann. Carnegie Mus., vol. 25, pp. 109—112. 1938. Saurpoid dinosaur remains in the Upper Cretaceous. Sci. (n. s.), vol. 87, N 2257, pp. 295—306. 1939. Ceratopsian dinosaurs from the Two Medicine formation, Upper Cretaceous of Montana. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 87, N 3066, pp. 1—18. 1945. *Parosaurus*, new name, replacing *Neosaurus* Gilmore, 1945. J. Paleontol., vol. 19, pp. 540. 1946. A new carnivorous dinosaur from the Lance formation of Montana. Smithsonian. Misc. Collect., vol. 106, art. 13, pp. 1—19. 1946a. Reptilian fauna of the North Horn formation of Central Utah. Prof. pap. U. S. Geol. Surv., vol. 210-c, pp. 28—53. Gilmore C. W., Stewart D. R. 1945. A new saurpoid dinosaur from the Upper Cretaceous of Missouri. J. Paleontol., vol. 19, pp. 23—29. Granger W. 1936. The story of the dinosaur eggs. Nat. Hist., vol. 38, pp. 21—26. Granger W., Gregory W. K. 1923. *Protoceratops andrewsi*, a pre-ceratopsian dinosaur from Mongolia. Amer. Mus. Novitates, N 72, pp. 1—9. Greene W. 1956. Dinosaur Cizardad Stones Wyoming. Mineralogist, vol. 24, pp. 51—55. Gregory W. K. 1905. The weight of the Brontosaurus. Sci. (n. s.), vol. 22, p. 572. 1920. Restoration of *Camptosaurus* and life model. Proc. Nat. Acad. Sci., vol. 6, pp. 16—17. 1927. The Mongolian life record. Sci. Monthly, vol. 24, pp. 169—181. Gregory W. K., Mook K. 1925. On *Protoceratops*, a primitive ceratopsian dinosaur from the Lower Cretaceous of Mongolia. Amer. Mus. Novitates, N 156, pp. 1—9. Grodinsky Z. 1929. Über die Lymphherzen von fossilen Reptilien. Bull. Internat. Acad. Sci. Cracovie, Kl. Sci. Math. et Natur., (B), 1928, pp. 433—439.
- Haas G. 1955. The jaw musculature in *Protoceratops* and in other ceratopsians. Amer. Mus. Novitates, N 1729, pp. 1—24. Hatcher J. B. 1891. *Diplodocus* (Marsh): Its osteology, taxonomy and probable habits, with a restoration of the skeleton. Mem. Carnegie Mus., vol. 1, pp. 1—63. 1901a. Some new and little known fossil vertebrates. Ann. Carnegie Mus., vol. 1, pp. 128—144. 1902.

Structure of the fore limb and manus of *Brontosaurus*. Ann. Carnegie Mus., vol. 1, pp. 356–376.—1903. Osteology of *Haplocanthosaurus*. Mem. Carnegie Mus., vol. 2, pp. 1–71.—1903a. Additional remarks of *Diplodocus*. Mem. Carnegie Mus., vol. 2, pp. 72–75.—1903b. Discovery of remains of *Astrodon* (*Pleurocoelus*) in the Atlanticus beds of Wyoming. Ann. Carnegie Mus., vol. 2, pp. 76–80.—1905. Two new Ceratopsia from the Laramie of Converse county, Wyoming. Amer. J. Sci., (4), vol. 20, pp. 413–420.—1906a. Vertebrate fauna of the Judith River beds. Bull. U. S. Geol. Surv., N. 257, pp. 67–103. Hatcher J. B., Marsh D. C., Lull R. S., 1907. The Ceratopsia. Monogr. U. S. Geol. Surv., vol. 49, 300 p. Houghton S. H. 1915. On some dinosaur remains from Bushmanland. Trans. Roy. Soc. S. Africa, vol. 5, pp. 259–264.—1924. The fauna and stratigraphy of the Stormberg series. Ann. South Africa Mus., vol. 12, pp. 323–497.—1928. On some reptilian remains from the dinosaur beds of Nyassaland. Trans. Roy. Soc. South Africa, vol. 16, pp. 67–75. Hay O. P. 1908. On the habits and the pose of the Sauropodous Dinosaur, especially of *Diplodocus*. Amer. Naturalist, vol. 42, pp. 672–681.—1908a. On certain genera and species of carnivorous Dinosaur. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 35, pp. 351–366.—1909. On the skull and brain of *Triceratops*, with notes on the brain-cases of *Iguanodon* and *Megalosaurus*. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 36, pp. 95–108.—1910. On the manner of locomotion of the Dinosaur. Proc. Washington Acad. Sci., vol. 12, pp. 1–25.—1911. Further observations on the pose of the sauropodous dinosaurs. Amer. Nat., vol. 45, pp. 398–412. Hennig E. 1915. *Kentrosaurus aethiopicus*, der Stegosauride des Tendaguru. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin, SS. 219–247.—1915a. *Stegosauria*. Fossilium Catalogus, I. Animalia, Pt. 9, 16 S.—1925. *Kentrosaurus aethiopicus*. Die Stegosauriden-Fauna von Tendaguru, Deutsch-Ostafrika. Palaeontographica, Suppl. Bd. 7, SS. 101–254. Hoepfen E. C. N. 1920. Contribution to the knowledge of the reptiles of the Karroo formation, 5. A new dinosaur from the Stormberg beds. Ann. Transvaal Mus., vol. 7, pp. 77–92.—1920a. Contribution to the knowledge of the reptiles of the Karroo formation, 6. Further dinosaurian material in the Transvaal Museum. Ann. Transvaal Mus., vol. 7, pp. 93–140. Hoffer J. H. 1943. Description des ossements les plus caractéristiques appartenant à des Apsidiens du Sénonien du Bas-Laos. Compt. Rend. Cons. recherches Sci. Indochine. Holland. W. J. 1906. The osteology of *Diplodocus* Marsh. Mem. Carnegie Mus., vol. 2, pp. 225–244.—1910. A review of some recent criticisms of the restorations of sauropod Dinosaur. Amer. Naturalist, vol. 44, pp. 259–283.—1915. Heads and tails; a few notes relating to the structure of the sauropod dinosaurs. Ann. Carnegie Mus., vol. 9, pp. 273–278.—1916. A new species of *Apatosaurus*. Ann. Carnegie Mus., vol. 10, pp. 143–145.—1923. The vertebral formula in the Sauropoda. Amer. Naturalist, vol. 57, pp. 477–480.—1924. Description of the type of *Uintasaurus douglassi* Holland. Ann. Carnegie Mus., vol. 15, pp. 119–138.—1924a. The skull of *Diplodocus*. Mem. Carnegie Mus., vol. 9, pp. 379–403. Holey R. W. 1917. Integument of *Iguanodon bernissartensis* and *Morosaurus beekesi*. Geol. Mag., (6), vol. 4, pp. 148–150.—1925. On the skeleton of *Iguanodon atherfieldensis* sp. nov. from the Wealden shales of Atherfield (Isle of Wight). Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 81, pp. 1–61. Huene F. 1901. Der vermutliche Hautpanzer von *Compsognathus*. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Bd. 1, SS. 157–160. 1901a. Vorläufiger Bericht über die triassischen Dinosaurier des europäischen Continents. Neues Jahrb. Min., Geol. u. Paläontol., Bd. 2, SS. 89–104.—1902. Übersicht über die Reptilien der Trias. Geol. u. Paläontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 6, SS. 1–84.—1905. Über die Trias-Dinosaurier Europas. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 57. Monatsber., SS. 345–349.—1906a. Über die Dinosaurier der aussereuropäischen Trias. Geol. u. Paläontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 8, SS. 97–156, Hf. 2, SS. 1–60.—1907–1908. Die Dinosaurier der europäischen Trias-Formation. Geol. u. Paläontol. Abhandl., Suppl. Bd. 1, 419 S.—1909. Skizze zu einer Systematik und Stammesgeschichte der Dinosaurier. Zbl. Min., Geol. u. Paläontol., SS. 12–22. 1911. Beiträge zur Kenntnis des Ceratopsidenschiels. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Bd. 2, SS. 146–162.—1914. Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. Geol. u. Paläontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 13, SS. 1–53.—1914a. Nächtliche zu meinem früheren Beschreibungen triassischer Saurischia. Geol. u. Paläontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 13, SS. 67–82.—1914b. Saurischia und Ornithischia. Geol. Mag., (6), vol. 1, pp. 444–445.—1914a. Das natürliche System der Saurischia. Zbl. Mineral., Geol. u. Paläontol., SS. 154–158.—1914b. Saurischia et Ornithischia triadica. Fossilium Catalogus, I. Animalia, Pt. 4, 21 S. Berlin.—1914c. Über die Zweistämmigkeit der Dinosaurier, mit Beiträgen zur Kenntnis einiger Schädel. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd., 37, SS. 577–589.—1915. Beiträge zur Kenntnis einiger Saurischer der schwäbischen Trias. Neues Jahrb. Min., Geol. u. Paläontol., Bd. 1, SS. 1–27. 1921. Neue Pseudosuchia und Coelurosauria aus dem württembergischen Keuper. Acta Zool., Bd. 2, SS. 329–403.—1926. On several known and unknown reptiles of the order Saurischia from England and France. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (9), vol. 17, pp. 475–489.—1926a. The Carnivorous Saurischia in the Jura and Cretaceous formations, principally in Europe. Rev. Mus. La Plata, L. 29, pp. 35–114.—1926b. Vollständige Osteologie eines Plateosauriden aus dem schwäbischen Keuper. Geol. u. Paläontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 15, SS. 1–48.—1927. Short review of the present knowledge of the Sauropoda. Mem. Queensl. Mus., vol. 9, pp. 121–126.—1927a. Sichtung der Grundlagen der jetzigen Kenntnis der Sauropoden. Eclogae geol. Helv., Bd. 20, SS. 444–470.—1928. Lebensbild des Saurischer-Vorkommens im obersten Keuper von Trossingen in Württemberg. Palaeobiol., Bd. 1, SS. 103–116.—1929. Die Besonderheit der Titanosaurier. Zbl. Min., Geol. u. Paläontol., Abt. B., SS. 493–499.—1929a. Kurze Übersicht über die Saurischia und ihre natürlichen Zusammenhänge. Paläontol. Z., Bd. 11, SS. 269–273.—1929b. Los Saurisquios y ornithisquios del cretáceo Argentino. Ann. Mus. La Plata, (2), t. 3, pp. 1–196.—1931. Die fossilen Fährten im Rhat von Ischigualasto in Nordwest-Argentinien. Palaeobiol., Bd. 4, SS. 99–112.—1932. Die fossile Reptilien- und Saurierfauna, 6. Entwicklung und Geschichte. Monogr. Geol. u. Palaeontol., (1), Bd. 4, 361 S.—1934. Ein neuer Coelurosaurier aus der Thüringischen Trias. Palaeont. Z., Bd. 16, SS. 145–170.—1940. The Tetrapod fauna of the Upper Triassic Maleri beds. Palaeontol. Indica, (n. s.), vol. 32, pp. 1–42.—1941. Ein obercretacischer Saurierrest aus Polen. Zbl. Min., Geol. u. Paläontol., Abt. B., SS. 85–91.—1950. Die Entstehung der Ornithischia schon früh in der Trias. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh., SS. 53–58.—1950a. Bemerkungen zu einem freundartigen neuen Ceratopsiden. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh., SS. 347–351.—1958. Pre-Tertiary saurians of Asia. Vertebr. palaeiatica, vol. 2, pp. 201–207.—1959. Saurians in China and their relations. Vertebr. palaeiatica, vol. 3, pp. 119–123. Huene F., Lull R. S. 1908. On the triassic reptile *Haltosaurus victor* Marsh. Amer. J. Sci., (4), vol. 25, pp. 113–118. Huene F., Matley C. A. 1933. The Cretaceous Saurischia and Ornithischia of the central provinces of India. Palaeontol. Indica, (n. s.), vol. 21, pp. 1–74. Huile J. W. 1873. Contribution to the anatomy of *Hypsilophodon* Joxii. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 29, pp. 522–531.—1879. *Vectisaurus valdensis*, a new wealden dinosaur. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 35, pp. 421–424.—1882. Description of some *Iguanodon*-remains indicating a new species. Quart. J. Geol. Soc. London,

saurier der aussereuropäischen Trias. Geol. u. Palaeontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 8, SS. 97–156, Hf. 2, SS. 1–60.—1907–1908. Die Dinosaurier der europäischen Trias-Formation. Geol. u. Palaeontol. Abhandl., Suppl. Bd. 1, 419 S.—1909. Skizze zu einer Systematik und Stammesgeschichte der Dinosaurier. Zbl. Min., Geol. u. Paläontol., SS. 12–22. 1911. Beiträge zur Kenntnis des Ceratopsidenschiels. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Bd. 2, SS. 146–162.—1914. Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. Geol. u. Palaeontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 13, SS. 1–53.—1914a. Nächtliche zu meinem früheren Beschreibungen triassischer Saurischia. Geol. u. Palaeontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 13, SS. 67–82.—1914b. Saurischia und Ornithischia. Geol. Mag., (6), vol. 1, pp. 444–445.—1914a. Das natürliche System der Saurischia. Zbl. Mineral., Geol. u. Palaeontol., SS. 154–158.—1914b. Saurischia et Ornithischia triadica. Fossilium Catalogus, I. Animalia, Pt. 4, 21 S. Berlin.—1914c. Über die Zweistämmigkeit der Dinosaurier, mit Beiträgen zur Kenntnis einiger Schädel. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Palaeontol., Beil.-Bd., 37, SS. 577–589.—1915. Beiträge zur Kenntnis einiger Saurischer der schwäbischen Trias. Neues Jahrb. Min., Geol. u. Palaeontol., Bd. 1, SS. 1–27. 1921. Neue Pseudosuchia und Coelurosauria aus dem württembergischen Keuper. Acta Zool., Bd. 2, SS. 329–403.—1926. On several known and unknown reptiles of the order Saurischia from England and France. Ann. a. Mag. Nat. Hist., (9), vol. 17, pp. 475–489.—1926a. The Carnivorous Saurischia in the Jura and Cretaceous formations, principally in Europe. Rev. Mus. La Plata, L. 29, pp. 35–114.—1926b. Vollständige Osteologie eines Plateosauriden aus dem schwäbischen Keuper. Geol. u. Palaeontol. Abhandl., (N. F.), Bd. 15, SS. 1–48.—1927. Short review of the present knowledge of the Sauropoda. Mem. Queensl. Mus., vol. 9, pp. 121–126.—1927a. Sichtung der Grundlagen der jetzigen Kenntnis der Sauropoden. Eclogae geol. Helv., Bd. 20, SS. 444–470.—1928. Lebensbild des Saurischer-Vorkommens im obersten Keuper von Trossingen in Württemberg. Palaeobiol., Bd. 1, SS. 103–116.—1929. Die Besonderheit der Titanosaurier. Zbl. Min., Geol. u. Palaeontol., Abt. B., SS. 493–499.—1929a. Kurze Übersicht über die Saurischia und ihre natürlichen Zusammenhänge. Paläontol. Z., Bd. 11, SS. 269–273.—1929b. Los Saurisquios y ornithisquios del cretáceo Argentino. Ann. Mus. La Plata, (2), t. 3, pp. 1–196.—1931. Die fossilen Fährten im Rhat von Ischigualasto in Nordwest-Argentinien. Palaeobiol., Bd. 4, SS. 99–112.—1932. Die fossile Reptilien- und Saurierfauna, 6. Entwicklung und Geschichte. Monogr. Geol. u. Palaeontol., (1), Bd. 4, 361 S.—1934. Ein neuer Coelurosaurier aus der Thüringischen Trias. Palaeont. Z., Bd. 16, SS. 145–170.—1940. The Tetrapod fauna of the Upper Triassic Maleri beds. Palaeontol. Indica, (n. s.), vol. 32, pp. 1–42.—1941. Ein obercretacischer Saurierrest aus Polen. Zbl. Min., Geol. u. Palaeontol., Abt. B., SS. 85–91.—1950. Die Entstehung der Ornithischia schon früh in der Trias. Neues Jahrb. Geol. u. Palaeontol., Monatsh., SS. 53–58.—1950a. Bemerkungen zu einem freundartigen neuen Ceratopsiden. Neues Jahrb. Geol. u. Palaeontol., Monatsh., SS. 347–351.—1958. Pre-Tertiary saurians of Asia. Vertebr. palaeiatica, vol. 2, pp. 201–207.—1959. Saurians in China and their relations. Vertebr. palaeiatica, vol. 3, pp. 119–123. Huene F., Lull R. S. 1908. On the triassic reptile *Haltosaurus victor* Marsh. Amer. J. Sci., (4), vol. 25, pp. 113–118. Huene F., Matley C. A. 1933. The Cretaceous Saurischia and Ornithischia of the central provinces of India. Palaeontol. Indica, (n. s.), vol. 21, pp. 1–74. Huile J. W. 1873. Contribution to the anatomy of *Hypsilophodon* Joxii. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 29, pp. 522–531.—1879. *Vectisaurus valdensis*, a new wealden dinosaur. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 35, pp. 421–424.—1882. Description of some *Iguanodon*-remains indicating a new species. Quart. J. Geol. Soc. London,

- vol. 38, pp. 135–144.—1883. An attempt at a complete osteology of *Hypsilophodon foxii*. Philos. Trans. Roy. Soc. London, vol. 173, pp. 1035–1062.—1885. Note on the sternal apparatus in *Iguanodon*. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 41, pp. 473–475.—1886. On the maxilla of *Iguanodon*. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 42, pp. 435–436.
- Hutchinson H. N. 1917. Observations on the reconstructed skeleton of the dinosaurian reptile *Diplodocus*. Geol. Mag., (6), vol. 4, pp. 356–370. Huxley T. H. 1870. On *Hypsilophodon foxii*, a new dinosaurian from the Wealden of the Isle of Wight. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 26, pp. 3–12.—1901. Further evidences of the affinity between the dinosaurian reptiles and birds. «Sci. Memoirs of Huxley», by Foster and Lankester, vol. 3, London, pp. 465–486.
- Jakel O. 1914. Über die Wirbeltierfunde in der oberen Trias von Halberstadt. Paläontol. Z., Bd. 1, SS. 155–215.
- Janensch W. 1912. Verlauf und Ergebnisse der Tendaguru-Expedition. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, SS. 127–137.—1914. Übersicht über die Werbeltierfauna der Tendaguru-Schichten, nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgestellten Arten von Sauripoden. Arch. Biontol., Bd. 3, SS. 81–110.—1920. Über *Elaphrosaurus bambergi* und die Megalosaurier aus den Tendaguru Schichten Deutsch-Ostafrika. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, SS. 225–235.—1922. Das Handskelett von *Gigantosaurus brancai*. Zbl. Min., Geol. u. Paläontol., SS. 464–480.—1925. Die Coelurosaurier und Theropoden der Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrika. Palaeontographica, Suppl.-Bd. 7, Reihe 1, Teil 1, SS. 1–99.—1925a. Ein aufgestelltes Skelett des Stegosauriers *Kentrosaurus aethiops* E. Hennig aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrika. Palaeontographica, Suppl.-Bd. 7, Reihe 1, Teil 1, SS. 255–276.—1929. Material und Formengehalt der Sauripoden in der Ausbeute der Tendaguru-Expedition. Palaeontographica, Suppl.-Bd. 7, Reihe 1, Teil 2, SS. 1–34.—1929b. Ein aufgestelltes und rekonstruiertes Skelett von *Elaphrosaurus bambergi*. Mit einem Nachtrag zur Osteologie dieses Coelurosauriden. Palaeontographica, Suppl.-Bd. 7, Reihe 1, Teil 1, SS. 279–286.—1931. Ein neu aufgestelltes Dinosaurierskelett vom Tendaguru in Deutsch-Ostafrika. Forsch. u. Fortschr., Bd. 7, SS. 85–86.—1932. Das Zungenbein der Dinosaurier. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin, SS. 229–234.—1935–1936. Die Schädel der Sauripoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrika. Palaeontographica, Suppl.-Bd. 7, Reihe 1, Teil 2, SS. 147–298.—1936. Ein aufgestelltes Skelett von *Dicraeosaurus hansemani*. Palaeontographica, Suppl.-Bd. 7, Reihe 1, Teil 2, SS. 301–308.—1936a. Über Bahnen von Hirnvenen bei Saurischiern und Ornithischern, sowie einigen anderen fossilen und rezenten Reptilien. Paläontol. Z., Bd. 18, SS. 181–198.—1937. Skelettrekonstruktion von *Brachiosaurus brancai* aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrika. Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 89, SS. 650–652.—1938. Gestalt und Grösse von *Brachiosaurus*. Biologie, Bd. 7, SS. 130–134.—1938a. *Brachiosaurus*, der grösste sauripode Dinosaurier aus dem oberen Jura von Deutsch-Ostafrika. Forsch. u. Fortschr., Bd. 14, SS. 140–141.—1939. Der sakrale Neuralkalkal einiger Sauripoden und anderen Dinosaurier. Paläontol. Z., Bd. 21, SS. 171–193.—1947. Pneumatizität bei Wirbeln von Sauripoden und anderen Saurischiern. Palaeontographica, Suppl.-Bd. 7, Reihe 1, Teil 3, SS. 1–25.—1950. Die Skelettrekonstruktion von *Brachiosaurus brancai*. Palaeontographica, Suppl.-Bd. 7, Reihe 1, Teil 3, SS. 27–93.—1950a. Die systematische Stellung des Ornithopoden *Dysalotosaurus* aus den Tendaguru-Schichten. Neues Jahrb. Geol. u. Paläontol., Monatsh., SS. 286–287.—1955. Der Ornithopode *Dysalotosaurus* der Tendaguru-Schichten. Palaeontographica, Suppl.-Bd. 7, Reihe 1, Teil 3, SS. 107–176. Jepsen G. L. 1931. Dinosaur egg shell fragments from Montana. Sci., (n. s.), vol. 73, N. 1879, pp. 12–13. Joleaud L. 1924. Oeufs de Dinosauriens et d'oiseaux paléogéniques fossiles. Feuille naturalistes, t. 45, pp. 44–48.
- Kripp D. 1933. Die Kaubewegung und Lebensweise von *Edmontosaurus* sp. auf Grund der mechanischkonstruktiven Analyse. Palaeobiologica, Bd. 5, SS. 409–422. Kuhn O. 1936. Ornithischia. (Stegosauria exclusis). Fossilium Catalogus. I: Animalia. Teil 78, 81 SS.—1939. Beiträge zur Keuperfauna von Halberstadt. Paläontol. Z., Bd. 21, SS. 258–286.—1939a. Saurischia. Fossilium Catalogus, I: Animalia. Teil 87, 124 S.
- Lambe L. M. 1902. New genera and species from the Belly River series. Contribs. Canad. Paleontol., vol. 3, pt. 2, pp. 25–81.—1904. On *Dryplosaurus incrassatus* (Cope) from the Edmonton series of the Northwest territory. Contribs. Canad. Paleontol., vol. 3, pp. 1–27.—1904a. On the squamoso-parietal crest of the horned dinosaurs *Centrosaurus apertus* and *Monoclonius canadensis*. Proc. Trans. Roy. Soc. Canada, (2), vol. 10, pp. 3–12.—1904b. On the squamoso-parietal crest of two species of horned dinosaurs from the Cretaceous of Alberta. Ottawa Naturalist, vol. 18, pp. 81–86.—1910. Note on parietal crest of *Centrosaurus*. Ottawa Naturalist, vol. 24, pp. 149–151.—1913. A new genus and species of Ceratopsia. Ottawa Naturalist, vol. 27, pp. 109–116.—1914. On *Gryposaurus notabilis*, a new genus and species of trachodont dinosaur from the Belly River formation of Alberta, with a description of the skull of *Chasmosaurus belli*. Ottawa Naturalist, vol. 27, pp. 145–155.—1914a. On a new genus and species of carnivorous dinosaur from the Belly River formation of Alberta, with a description of the skull of *Stephanosaurus marginatus* from the same horizon. Ottawa Naturalist, vol. 28, pp. 13–20.—1915. On *Eucoelurosaurus canadensis* gen. nov., with remarks on other genera of Cretaceous horned dinosaurs. Mus. Bull. Canad. Geol. Surv., vol. 12, pp. 1–49.—1917. On *Cheneosaurus iohannensis*, a new genus and species of trachodont dinosaur from the Edmonton Cretaceous of Alberta. Ottawa Naturalist, vol. 30, pp. 117–123.—1917a. The Cretaceous carnivorous dinosaur *Gorgosaurus*. Mem. Geol. Surv. Canada, N 100, pp. 1–84.—1918. The Cretaceous genus *Stegoceras* typifying a new family referred provisionally to the Stegosauria. Proc. A. Trans. Roy. Soc. Canada, (3), vol. 12, pp. 23–36.—1920. The hadrosaur *Edmontosaurus* from the Upper Cretaceous of Alberta. Mem. Geol. Surv. Canada, N 120, pp. 1–79. Langston W. 1959. *Anchiceratops* from the Oldman formation of Alberta. Nat. Hist. Pap., Nat. Mus. Canada, N 3, pp. 1–11.—1960. A hadrosaurian ichnite. Nat. Hist. Pap., Nat. Mus. Canada, N 4, pp. 1–9.—1960. The vertebrate fauna of the Selma formation of Alabama. VI. The dinosaurs. Fieldiana, Geol. Mem., vol. 3, pp. 315–361. Langston W., Durham J. W. 1955. A sauripod dinosaur from Colombia. J. Paleontol., vol. 29, pp. 1047–1051. Lapparent A. F. 1943. Les dinosaures jurassiques de Damparis (Jura). Mém. Soc. géol. France, (n. s.), t. 21, fasc. 3–4, pp. 1–21.—1945. Empreintes de pas de Dinosauriens du Maroc, exposées dans la galerie de paléontologie. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., (2), t. 17, pp. 208–271.—1947. Les dinosaures du Crétacé supérieur du Midi de la France. Mém. Soc. géol. France, Paléontol., (n. s.), t. 26, fasc. 4, pp. 1–54.—1947a. Présence d'un dinosaure sauripode dans l'Albion du Pays de Bray. Ann. Soc. géol. Nord, t. 66, pp. 236–243.—1951. Découverte de dinosaures associés à une faune de reptiles et de poissons dans le Crétacé inférieur de l'extrême Sud-Tunisien. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 232, pp. 1430–1432.—1954. Nouvelle révision des gisements à Dinosauriens de la région de Saint-Chinian (Hérault). Bull. Soc. géol. France, (6), t. 4, pp. 409–413.—1956. Présence de dinosaures dans le Crétacé supérieur du bassin de Trémp. Compt. Rend. Soc. géol. France, pp. 261–262.—1957. The Cretaceous dino-

sours of Africa and India. J. Paleontol. Soc. India, vol. 2, pp. 109—112.—1957a. Les oeufs de dinosauiens fossiles de Roussel (Bouches-du-Rhone). Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 245, pp. 546—549.—1958. Sur les dinosauiens du «Continental Intercalaire» du Sahara Central. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 246, pp. 1237—1240.—1958a. Découverte d'un gisement d'oeufs de dinosauiens du bassin de Trepmp (Province de Lérida, Espagne). Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 247, pp. 1879—1880.—1960. Les Dinosauiens du Sahara Central. Trav. Inst. rech. sahariennes, pp. 7—24.—1960a. Los dos Dinosauios de Galve. Teruel, N. 24, pp. 1—21.—1960b. Les dinosauiens du «Continental Intercalaire» du Sahara Central. Mém. Soc. géol. France, (n. s.), t. 39, N. 88A, pp. 1—57.—1962. Foot-prints of dinosaur in the Lower Cretaceous of Vestspitsbergen-Svalbard. Norsk Polarinstittut-Arbok, 1960, pp. 14—21. L'apparent A. F., Aguirre E. 1956. Présence de dinosauiens dans le Crétacé supérieur du bassin de Trepmp (province de Lérida, Espagne). Compt. Rend. Soc. géol. France, N. 13—14, pp. 261—262.—L'apparent A. E., Lavocat R. 1955. Dinosauiens. In: Traité de paléontologie, ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 785—82. Paris. L'apparent A. F., Zbyszewsky G. 1951. Découverte d'une riche faune de reptiles dinosauiens dans le Jurassique supérieur du Portugal. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 233, pp. 1125—1127.—1957. Les dinosauiens du Portugal. Mém. Serv. géol. Portugal, (n. s.), pp. 9—63. Laubenfels M. W. 1956. Dinosaur extinction: one more hypothesis. J. Paleontol., vol. 30, pp. 207—212. Lavocat R. 1951. Découverte de restes d'un grand dinosauien sauropode dans le Crétacé du Sud Marocain. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 232, pp. 169—170.—1952. Le gisement de dinosauiens du Crétacé du Sud Marocain. Compt. Rend. Soc. géol. France, N. 1.—1954. Sur les dinosauiens du continental Intercalaire de Kem-Kem de la Daoura. Compt. Rend. XIX Internat. géol. congress. Alger, sect. 13, fasc. 15, pp. 65—68.—1955. Sur un membre antérieur du dinosauien sauropode *Botriospondylus* Owen recueilli à Madagascar. Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 240, pp. 1796—1796.—1955a. Sur un porteur de mandibule de Théropode provenant du Crétacé supérieur de Madagascar. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., (2), t. 27, pp. 256—259. Leidy J. 1858. *Hadrosaurus fouthii*, a new saurian from the Cretaceous of New Jersey, related to the *Iguanodon*. Amer. J. Sci., (2), vol. 27, pp. 266—270.—1865. Cretaceous reptiles of the United States. Smithsonian Contrils Knowledge, vol. 14, art. 6, pp. 1—165.—1873. Contributions to the extinct vertebrate fauna of the western territories. Ann. Rept. U. S. Geol. Geog. Surv. Territ., vol. 1, pp. 14—358. Longman H. A. 1926. A giant dinosaur from Durham Downs, Queensland. Mém. Queensland Mus., vol. 8, pp. 183—194.—1927. Australia's largest fossil, the *Rhoetosaurus*. Austral. Mus. Mag., vol. 3, pp. 97—102.—1927a. The giant dinosaur *Rhoetosaurus browni*. Mém. Queensland Mus., vol. 9, pp. 1—18.—1928. A new dinosaur from the Queensland Cretaceous. Mém. Queensland Mus., vol. 10, pp. 131—144. Lucas F. A. 1901. A new dinosaur, *Stegosaurus marshi*, from the Lower Cretaceous of South Dakota. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 23, pp. 591—592. Lull R. S. 1908. The cranial musculature, and the origin of the grill in the Ceratopsian dinosaurs. Amer. J. Sci., (4), vol. 25, pp. 387—399.—1910. Dinosaurian distribution. Amer. J. Sci., (4), vol. 29, pp. 1—39.—1910a. The armor of *Stegosaurus*. Amer. J. Sci., (4), vol. 29, pp. 201—210.—1911. Systematic paleontology of the Lower Cretaceous deposits of Maryland. Maryland Geol. Surv., Lower Cretaceous, pp. 183—211.—1912. Cretaceous dinosaurs. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 23, pp. 208—212.—1912a. The evolution of the Ceratopsia. Proc. 7th Intern. Congr. Zool., Boston, pp. 771—777.—1912b. The armored dinosaur *Stegosaurus ungulatus*, recently restored at Yale University. Verhandl. 8. Intern. Congr. Zool., Graz, 1910, SS. 672—681.—1915. Saurpoda and Stegosauria of the

Morrison formation of North America compared with those of Europe and Eastern Africa. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 26, pp. 323—334.—1915a. The mammals and horned dinosaurs of the Lance formation of Niobrara County, Wyoming. Amer. J. Sci., (4), vol. 40, pp. 319—348.—1919. The sauropoid dinosaur *Barosaurus* Marsh. Mém. Connecticut Acad. Arts, Sci., vol. 6, pp. 1—42.—1921. The Ceratopsian armored dinosaur *Nodosaurus textilis* Marsh. Amer. J. Sci., (5), vol. 1, pp. 97—126.—1924. Dinosaurian climatic response. «Organic adaptation to environments». Chapt. 7, New Haven, pp. 225—279.—1930. Skeleton of *Camarasaurus lentus* recently mounted at Yale. Amer. J. Sci., (5), vol. 19, pp. 1—5.—1933. A revision of the Ceratopsia or horned dinosaurs. Mém. Peabody Mus. Yale Univ., vol. 3, pt. 3, pp. 1—135.—1934. Skull of *Triceratops flabellatus* recently mounted at Yale. Amer. J. Sci., (5), vol. 28, pp. 439—442. Lull R. S., Gray S. W. 1949. Growth patterns in the Ceratopsia. Amer. J. Sci., vol. 247, pp. 492—503. Lull R. S., Wright N. E. 1942. Hadrosaurian dinosaurs of North America. Spec. pap. Geol. Soc. Amer., N. 40, 242 p. Lydekker R. 1888. Note on a new Wealden Iguanodon and other dinosaurs. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 44, pp. 46—61.—1889. Contribution to knowledge of dinosaurs from the Wealden. Geol. Mag., (3), vol. 6, pp. 119, 325, 354—355.—1889a. On the remains and affinities of five genera of Mesozoic reptiles. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 45, pp. 41—59.—1890. Contributions to our knowledge of the dinosaurs of the Wealden and the sauropterygians of the Purbeck and Oxford Clay. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 46, pp. 36—53.—1893. Dinosaurs of Patagonia. An. Mus. La Plata. Paleontologia Argentina, t. 2, pp. 1—14.—1895. On bones of a sauropoid dinosaur from Madagascar. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 51, pp. 329—336.

Mantell G. A. 1825. Notice on the *Iguanodon*, a newly discovered fossil reptile, from the sandstone of Tilgate Forest, in Sussex. Philos. Trans. Roy. Soc. London, vol. 115, p. 184.—1848. On the structure of the jaws and teeth of the *Iguanodon*. Ann. Mag. Nat. Hist., (2), vol. 2, pp. 51—52. Marsh O. C. 1872. Notice of a new species of *Hadrosaurus*. Amer. J. Sci., (3), vol. 3, p. 301.—1877. A new order of extinct Reptilia (*Stegosauria*) from the Jurassic of the rocky Mountains. Amer. J. Sci., (3), vol. 14, p. 513.—1878. Notice of new dinosaurian reptiles. Amer. J. Sci., (3), vol. 15, pp. 241—244.—1878—1887. Principal characters of American Jurassic Dinosaurs. 1.—IX. Amer. J. Sci., (3), vol. 16 (1878), pp. 411—416; vol. 17 (1879) pp. 86—92; vol. 19 (1880), pp. 253—259; vol. 21 (1881), pp. 146—170, 417—423; vol. 26 (1883), pp. 81—85; vol. 27 (1884), pp. 160—168, 329—340; vol. 34 (1887), pp. 413—417.—1881. New order of extinct Jurassic reptiles (*Coeluria*). Amer. J. Sci., (3), vol. 21, pp. 339—340.—1882. Classification of the Dinosauria. Amer. J. Sci., (3), vol. 23, pp. 81—86.—1884. A new order of extinct Jurassic reptiles. Amer. J. Sci., (3), vol. 27, p. 341.—1888. Notice of a new genus of Saurpoda and other new dinosaurs from the Potomac formation. Amer. J. Sci., (3), vol. 35, pp. 89—94.—1888a. A new family of horned dinosaurs from the Cretaceous. Amer. J. Sci., (3), vol. 36, pp. 477—478.—1889. Comparison of principal forms of the Dinosauria of Europe and America. Amer. J. Sci., (3), vol. 37, pp. 323—331.—1889a. Notice of gigantic horned Dinosauria from the Cretaceous. Amer. J. Sci., (3), vol. 38, pp. 173—175.—1889b. Notice of new American dinosaurs. Amer. J. Sci., (3), vol. 37, pp. 331—336.—1890. Description of new dinosaurian reptiles. Amer. J. Sci., (3), vol. 39, pp. 81—86.—1891. Notice of new vertebrate fossils. Amer. J. Sci., (3), vol. 42, p. 265.—1891a. Restoration of *Triceratops*. Amer. J. Sci., (3), vol. 41, pp. 339—342.—1891b. Restoration of *Stegosaurus*. Amer. J. Sci., (3), vol. 42, pp. 179—181.—1892. Notice of new reptiles from the Laramie formation. Amer. J. Sci., (3), vol. 43,

- pp. 449–453.—1892a. Restoration of *Claosaurus* and *Ceratosaurs*. Amer. J. Sci., (3), vol. 44, pp. 343–350.—1892b. Notes on Triassic Dinosauria. Amer. J. Sci., (3), vol. 43, pp. 543–546.—1893. Restorations of *Anchisaurus*, *Ceratosaurs* and *Claosaurus*. Geol. Mag., (3), vol. 10, pp. 150–157.—1893a. The skull and brain of *Claosaurus*. Amer. J. Sci., (3), vol. 45, pp. 83–86.—1893b. Restoration of *Anchisaurus*. Amer. J. Sci., (3), vol. 45, pp. 169–170.—1894. Restoration of *Campylodactylus*. Amer. J. Sci., (3), vol. 47, pp. 245–246.—1895. Restoration of some European dinosaurs, with suggestions as to their place among the reptile. Amer. J. Sci., (3), vol. 50, pp. 407–412.—1895a. On the affinities and classification of the dinosaurian reptiles. Amer. J. Sci., (3), vol. 50, pp. 483–498.—1896. Restoration of some European dinosaurs. Geol. Mag., (4), vol. 3, pp. 1–9.—1896. The dinosaurs of North America. 16th Ann. Rept. U. S. Geol. Surv., pp. 133–244.—1898. On the families of saurapodous Dinosauria. Amer. J. Sci., (4), vol. 6, pp. 487–488. Matley C. A. 1924. Note on an armored dinosaur from the Lameta beds of Jubbulpore. Rec. Geol. Surv. India, vol. 55, pp. 105–108.—1929. The Cretaceous dinosaurs of the Tridindopolis district, and the rocks associated with them. Rec. Geol. Surv. India, vol. 61, pp. 337–349.—1931. Recent discoveries of dinosaurs in India. Geol. Mag., vol. 68, pp. 274–282. Matthew W. D. 1915. Dinosaurs, with special reference to the American Museum collections. Amer. Mus. Nat. Hist., Handbook Ser. N, 5, pp. 1–162.—1915a. Reconstruction of the skeleton of *Brachiosaurus*. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 26, p. 153.—1919. The evolution of dinosaurs. Nat. Hist., vol. 19, pp. 491–493.—1920. Canadian dinosaurs. Nat. Hist., vol. 20, pp. 536–544. Matthew W. D., Brown B. 1915. *Corithosaurus*, the new duck-billed dinosaur. Amer. Mus. J., vol. 15, pp. 427–428.—1922. The family Deinodontidae, with notice of a new genus from the Cretaceous of Alberta. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 46, pp. 367–385. Mehl M. G. 1915. *Poposaurus gracilis*, nov. gen., a new reptile from the Triassic of Wyoming. J. Geol., vol. 23, pp. 516–522. Meyer H. 1859. *Stenopelix valdensis*, ein Reptil aus dem Wealden-formation. Palaeontographica, Bd. 7. M o o d i e R. L. 1911. An armored dinosaur from the Cretaceous of Wyoming. Kansas Univ. Sci. Bull., vol. 5, pp. 255–273.—1928. The histological nature of ossified tendons found in dinosaurs. Amer. Mus. Novitates, N 311, pp. 1–15.—1930. The dinosaurs of Wyoming. Bull. Geol. Surv. Wyoming, N 22, 119 p. M o o k C. C. 1914. Notes on *Comarasaurus*. Cope. Ann. N. Y. Acad. Sci., vol. 24, pp. 19–22.—1917. Criteria for the determination of species of the Saurapoda. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 37, pp. 355–358.—1918. The habitat of the saurapod dinosaurs. J. Geol., vol. 26, pp. 459–470. M ü l l e r - S t o l l H. 1935. Studie zur biologischen Anatomie der Gattung *Plateosaurus*. Verhandl. Nat. Hist. Med. Vereins Heidelberg, (N. F.), Bd. 18, SS. 16–30.
- N a g a o T. 1936. *Nipponosaurus sachalinensis*, a new genus and species of trachodont dinosaur from Japanese Saghalien. J. Fac. Sci., Hokkaido Univ., (4: Geol.), vol. 3, pp. 185–220.—1938. On the limb-bones of *Nipponosaurus sachalinensis* Nagao, a Japanese hadrosaurian dinosaur. Annot. Zool. Japan., vol. 17, pp. 311–318. New t o n E. T. 1899. On a megalosauroid jaw from Rhaetic beds near Bridgend (Glamorganshire). Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 55, pp. 89–91. N o p s c a F. 1899. Dinosaurierreste aus Siebenbürgen (Schädel von *Limnosaurus transylvanicus* nov. gen., nov. sp.). Denkschr. Kais. Akad. Wiss. math.-naturwiss. Kl., Bd. 68, SS. 555–591.—1901. Synopsis and Abstammung der Dinosaurier. Földt. Köz. lóny, Suppl.-Bd. 31, SS. 247–288.—1902. Dinosaurierreste aus Siebenbürgen. II. (Schädelreste von *Mochlosaurus*). Mit einem Anhang: Zur Phylogenie der Ornithomiden. Denkschr. Kais. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Bd. 72, SS. 149–175.—1903. Neues über *Compsognathus*. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol., Beil.-Bd. 16, SS. 476–494.—1904. Dinosaurierreste aus Siebenbürgen. III. Denkschr. Kais. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Bd. 74, SS. 229–263.—1905. Notes on British Dinosaurs. Pts. 1–3. Geol. Mag., (5), vol. 2, pp. 203–208, 241–250, 289–293.—1905a. Remarks on the supposed clavicule of the saurapodous dinosaur *Diplodocus*. Proc. Zool. Soc. London, vol. 2, pp. 289–294.—1906. Zur Kenntnis des Genus *Streptospondylus*. Beitr. Paläontol. u. Geol. Österr.-Ungarns, Bd. 19, SS. 59–83.—1911. *Comarasaurus lenzianus*, un nouveau dinosaure du Cap de la Hève. Bull. Soc. géol. Normandie, t. 30, pp. 23–42.—1911a. *Stegosaurus priscus* Nopsca. Geol. Mag., (5), vol. 8, pp. 109–115.—1912. *Craterosaurus* (Seeley). Geol. Mag., (5), vol. 9, pp. 481–484.—1914. Die Lebensbedingungen der obercretäischen Dinosaurier Siebenbürgen. Zbl. Min., Geol. u. Paläontol., SS. 564–574.—1914a. Über das Vorkommen der Dinosaurier in Siebenbürgen. Verhandl. kais.-kgl. zool.-bot. Ges. Bd. 64, SS. 12–13.—1915. Die Dinosaurier der siebenbürgischen Landesteile Ungarns. Mitt. Jahrb. Kgl. Ungar. geol. Reichsanst., Bd. 23, SS. 1–26.—1915b. Über Geschlechtsunterschiede bei Dinosauriern. Zbl. Min., Geol. u. Paläontol., SS. 385–389.—1919. Über Dinosaurier. Zbl. Min., Geol. u. Paläontol., SS. 203–213, 332–351.—1918. Neues über Geschlechtsunterschiede bei Ornithomiden. Zbl. Min., Geol. u. Paläontol., SS. 186–198.—1922. On the probable habits of the dinosaur *Struthiomimus*. Ann. Mag. Nat. Hist., (9), vol. 10, pp. 152–155.—1923. Notes on British dinosaurs. VI: *Acanthopholis*. Geol. Mag., vol. 60, pp. 193–199.—1928. Dinosaurierreste aus Siebenbürgen. IV. Die Wirbelsäule von *Rhabodon* und *Orthomerus*. Palaeontol. hungar., Bd. I, SS. 273–302.—1928a. Palaeontological notes on reptiles. V. On the skull of the upper Cretaceous dinosaur *Euoplocephalus*. Geol. hung., ser. palaeontol., Bd. I, SS. 51–54.—1928b. VI. *Scotosaurus cutleri*, a new dinosaur. Geol. hung., ser. palaeontol., Bd. I, SS. 54–74.—1929. Dinosaurierreste aus Siebenbürgen. V. Geol. hung., ser. palaeontol., Bd. I, fasc. 4, SS. 1–76.—1929a. Sexual differences in ornithomid dinosaurs. Palaeobiol., Bd. 2, SS. 187–201.—1930. Zur Systematik und Biologie der Saurapoden. Palaeobiol., Bd. 3, SS. 40–52.—1931. On Tröddön, a reply to Dr. C. W. Gilmore. Ann. Mag. Nat. Hist., (10), vol. 8, pp. 70–72.—1933. On the histology of the ribs in immature and half-grown trachodont dinosaurs. Proc. Zool. Soc. London, vol. I, pp. 221–223. N o p s c a F., H e i d s i e c k E. 1934. Über ein pachyostotische Rippe aus der Kreide Rügens. Acta Zool. Bd. 15, SS. 431–455.
- O s b o r n H. F. 1898. Additional characters of the great herbivorous dinosaur *Comarasaurus*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 10, pp. 219–233.—1899. A skeleton of *Diplodocus*. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. I, pp. 191–214.—1899. Fore and hind limbs of carnivorous and herbivorous dinosaurs. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 12, pp. 161–172.—1902. Distinctive characters of the Mid-Cretaceous fauna. Contribs. Canad. Palaeontol., vol. 3, pt. 2, pp. 1–21.—1903. *Ornitholestes hermanni*, a new compsognathid dinosaur. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 19, pp. 459–464.—1904. Manus, sacrum and caudals of Saurapoda. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 20, pp. 181–190.—1905. Skull and skeleton of the saurapodous dinosaurs, *Morasaurus* and *Brontosaurus*. Sci., (n. s.), vol. 22, pp. 374–376.—1905a. *Tyrannosaurus* and other Cretaceous carnivorous dinosaurs. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 21, pp. 259–265.—1906. The skeleton of *Brontosaurus* and skull of *Morasaurus*. Nature, vol. 73, pp. 282–284.—1906a. *Tyrannosaurus*, Upper Cretaceous carnivorous dinosaur. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 22, pp. 281–296.—1909. The epidermis of an iguanodontid dinosaur. Sci., (n. s.), vol. 29, pp. 793–795.—1911. A dinosaur mummy. Amer. Mus. J., vol. 11, pp. 7–11.—1912. Crania of *Tyrannosaurus* and *Allosaurus*. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., (n. s.), vol. 1, pp. 1–30.—1912a. Inte-

- gment of the iguanodont dinosaur *Trachodon*. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., (n. s.), vol. 1, pp. 33–54.—1913. *Tyrannosaurus*, restoration and model of the skeleton. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 32, pp. 91–92.—1916. Additional characters of *Tyrannosaurus* and *Ornithomimus*. Bull. Geol. Soc. America, vol. 27, pp. 150–151.—1917. The "costrich" dinosaur and the "tyrant" dinosaur. Amer. Mus. J., vol. 17, pp. 5–13.—1917a. Skeletal adaptations of *Ornitholestes*, *Struthiomimus*, *Tyrannosaurus*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 35, pp. 733–771.—1923. A new genus and species of *Ceratopsia* from New Mexico, *Pentaceratops sternbergii*. Amer. Mus. Novitates, N 93, pp. 1–3.—1923a. Two Lower Cretaceous dinosaurs of Mongolia. Amer. Mus. Novitates, N 95, pp. 1–10.—1924. *Ptiliacosaurus* and *Protiguanodon*: two Lower Cretaceous iguanodonts from Mongolia. Amer. Mus. Novitates, N 127, pp. 1–16.—1924a. Sauropoda and theropoda of the Lower Cretaceous of Mongolia. Amer. Mus. Novitates, N 127, pp. 1–16.—1924b. Sauropoda and Theropoda Protoceratops zone, Central Mongolia. Amer. Mus. Novitates, N 144, pp. 1–12.—1930. Ancient vertebrate life of Central Asia. Discoveries of the Central Asiatic expeditions of the Museum of Natural History in the years 1921–1929, Paris, pp. 519–543.—1932. Continental migrations of the Jurassic Sauropoda and the Tertiary Mammalia. Rept. Brit. Assoc. Advanc. Sci., vol. 90, 1931, p. 389.
- Osborn H. F., Mook C. C. 1919. Characters and restoration of the sauropod genus *Camarasaurus*. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 58, pp. 386–396.—1921. *Camarasaurus*, *Amphicoelias*, and other sauropods of Cope. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., (n. s.), vol. 3, pp. 249–387.
- Ostrom J. H. 1961. A new species of hadrosaurian dinosaur from the Gretaaceus of New Mexico. J. Paleontol., vol. 35, pp. 575–577.—1961a. Cranial morphology of the hadrosaurian dinosaurs of North America. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 122, pp. 33–186.—1962. The cranial crests of hadrosaurian dinosaurs. Postilla, Jole Univ. Peabody Mus. Nat. Hist., N 62, pp. 1–29.
- Owen R. 1841. A description of a portion of the skeleton of the *Cetiosaurus*. Proc. Geol. Soc. London, vol. 3, pp. 457–462.—1851–1861. Monograph on the fossil Reptilia of the Cretaceous formation. Monogr. Paleontogr. Soc. London, pt. 1 (vol. 5: 1851), pp. 105–115; suppl. 2 (vol. 12: 1861), pp. 27–30.—1855–1876. Monograph on the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck formations. Monogr. Paleontogr. Soc. London, pt. 2 (vol. 8: 1855), pp. 1–54; pt. 3 (vol. 9: 1857), pp. 1–26; pt. 4 (vol. 10: 1858), pp. 8–26; suppl. 1 (vol. 9: 1858), pp. 1–26; suppl. 3 (vol. 16: 1864), pp. 19–21; suppl. 4 (vol. 25: 1872), pp. 1–15; suppl. 5 (vol. 27: 1874), pp. 1–18; suppl. 7 (vol. 30: 1876), pp. 6–8.—1883. On the skull of *Megalosaurus*. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 39, pp. 334–346.
- Parkinson J. 1928. The dinosaurs of Tendaguru. Nat. Hist. Mag., (1), vol. 8, pp. 275–286.—1930. The Dinosaur in East Africa. London, 192 p.
- Parks W. A. 1920. The osteology of the trachodont dinosaur *Kritosaurus incurvimanus*. Univ. Toronto Stud., Geol. ser., N 11, pp. 1–74.—1922. *Parasaurolophus walkeri*, a new genus and species of crested trachodont dinosaur. Univ. Toronto Stud., Geol. ser., N 13, pp. 1–32.—1923. *Corythosaurus intermedius*, a new species of trachodont dinosaur. Univ. Toronto Stud., Geol. ser., N 15, pp. 1–57.—1924. *Dioplosaurus acutosquameus*, a new genus and species of armoured dinosaur; and notes on a skeleton of *Parasaurolophus maximus*. Univ. Toronto Stud., Geol. ser., N 18, pp. 1–35.—1925. *Arrhinoceratops brachyops*, a new genus and species of *Ceratopsia*. Univ. Toronto Stud., Geol. ser., N 19, pp. 1–15.—1926. *Struthiomimus brevelertius*, a new species of dinosaur from the Edmonton formation of Alberta. Proc. Trans. Roy. Soc. Canada, sect. 4, (3), vol. 2, pp. 65–70.—1926a. *Thescelosaurus warreni*, a new species of orthodont dinosaur from the Edmonton formation of Alberta. Univ. Toronto Stud., Geol. ser., N 21, pp. 1–42.—
1928. *Albertosaurus arcunguis*, a new species of theropod dinosaur from the Edmonton formation of Alberta. Univ. Toronto Stud., Geol. ser., N 25, pp. 1–42.—1928a. *Struthiomimus samueli*, a new species of Ornithomimidae from the Belly River formation of Alberta. Univ. Toronto Stud., Geol. ser., N 26, pp. 1–24.—1931. A new genus and two new species of trachodont dinosaurs from the Belly River formation of Alberta. Univ. Toronto Stud., Geol. ser., N 31, pp. 1–11.—1933. New species of dinosaurs and turtles from the Upper Cretaceous formations of Alberta. Univ. Toronto Stud., Geol. ser., N 34, pp. 3–33.—1935. Dinosaurs in the Royal Ontario Museum. Univ. Toronto Quart., vol. 4, pp. 179–200.—1935a. New species of trachodont dinosaurs from the Cretaceous formations of Alberta with notes on other species. Univ. Toronto Stud., Geol. ser., N 37, pp. 1–45.
- Pauw L. F., de 1902. Contribution à l'étude de l'Iguanodon bernissartensis. Mém. et publs. Soc. Sci. Hainault, (6), t. 4, pp. 85–95.
- Perruche L. 1942. Les Dinosauriens. Nature, Paris, t. 15, N 3078, pp. 33–38.
- Plateau H., Giloulet G., Roché E. 1937. Sur la présence d'empreintes de dinosauriens dans la région de Denmat (Maroc) (Lias). Compt. Rend., Soc. géol. France, pp. 241–242.
- Peterson O. A., Gilmore C. W. 1902. *Elosaurus parvus*, a new genus and species of *Sauropoda*. Ann. Carnegie Mus., vol. 1, pp. 400–409.
- Piveteau J. 1923. L'arrière-crâne d'un dinosaure carnivore de l'Oxfordien. Ann. Paleontol., t. 12, pp. 115–123.—1926. Contribution à l'étude des formations lagunaires du Nord-Ouest de Madagascar. Bull. Soc. géol. France, (4), t. 26, pp. 33–38.
- Pompeckij J. F. 1920. Das angeliche Vorkommen und Wandern des Parietalforamens bei Dinosauriern, *Dysalosauria*. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, SS. 109–129.—1922. Bemerkungen über Formen und Gebrauch der Gebisse ornithopoder Dinosaurier. Paleontol. Z., Bd. 4, SS. 87–90.
- Reis O. M. 1922. Ueber das Hautskelett von *Iguanodon*. Zbl. Min., Geol. u. Paleontol., SS. 85–90.
- Riggs E. S. 1903. *Brachiosaurus altithorax*, the largest known dinosaur. Amer. J. Sci., (4), vol. 15, pp. 299–306.—1903a. Structure and relationships of opisthococcal dinosaurs. 1. *Apatosaurus* Marsh. Publs. Field Mus. Nat. Hist., Geol. ser., vol. 2, pp. 165–196.—1904. Structure and relationships of opisthococcal dinosaurs. 2. The *Brachiosaurus*. Publs. Field Mus. Nat. Hist., Geol. ser., vol. 2, pp. 225–248.
- Romer A. S. 1923. The ilium in dinosaurs and birds. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 48, pp. 141–145.—1923a. The pelvic musculature of saurichian dinosaurs. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 48, pp. 605–617.—1927. The pelvic musculature of the ornithischian dinosaurs. Acta zool., Bd. 8, pp. 225–275.
- Rozhdestvensky A. K. 1954. Soviet paleontological investigations in Central Asia. Bull. Voks, N 2, pp. 36–42.
- Russell L. S. 1930. Upper Cretaceous dinosaurs faunas of North America. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 69, pp. 133–159.—1932. On the occurrence and relationships of the dinosaur *Troödon*. Ann. Mag. Nat. Hist., (10), vol. 9, pp. 334–337.—1935. Musculature and function in *Ceratopsia*. Bull. Nat. Mus. Canada, vol. 77, pp. 39–48.—1940. *Edmontonia rugosens* (Gilmore), an armoured dinosaur from the Belly River series of Alberta. Univ. Toronto Stud., Geol. ser., N 43, pp. 11–27.—1940a. The sclerotic ring in the Hadrosauridae. Contribs. Roy. Ontario Mus. Paleontol., N 3, pp. 1–7.—1946. The crest of the dinosaur *Parasaurolophus*. Contribs. Roy. Ontario Mus. Paleontol., N 11, pp. 1–5.—1946a. The lower jaw of the theropod dinosaur *Troödon*. Proc. Trans. Roy. Soc. Canada, (3), vol. 40, p. 171.—1948. The dentary of *Troödon*, a genus of theropod dinosaurs. J. Paleontol., vol. 22, pp. 625–629.—1949. The relationships of the Alberta Cretaceous dinosaur *Laosaurus minimus* Gilmore. J. Paleontol., vol. 23, pp. 518–520.
- Sauvage H. E. 1874. Mémoire sur les dinosauriens et les crocodiliens des terrains jurassiques de Boulogne-

- sur-mer. Mém. Soc. géol. France, (2), t. 10, pp. 1—58.—1876. Notes sur les reptiles fossiles. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 4, pp. 435—442.—1880. Sur les dinosauriens jurassiques. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 8, pp. 522—524.—1880a. Synopsis des poissons et reptiles des terrains jurassiques de Boulogne-sur-Mer. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 8, pp. 524—547.—1888. Sur les reptiles trouvés dans le Portlandien supérieur de Boulogne-sur-Mer. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 16, pp. 623—632.—1896. Les crocodiliens et les dinosauriens des terrains mésozoïques du Portugal. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 24, pp. 46—48.—1897. Notes sur les reptiles fossiles. 14. *Iguanodon*. Bull. Soc. géol. France, (3), t. 25.—1901. Le genre *Pélorosaure*. Compt. Rend. Congr. Soc. savantes Paris et départ., p. 157—159. Schatzl A. 1957. Some biochemical and physiological considerations regarding the extinction of the dinosaurs. Proc. Pennsylvania Acad. Sci., vol. 31, pp. 26—36. Schlaikjer E. M. 1935. The Torrington member of the Lance formation and a study of a new *Triceratops*. Bull. Mus. Compar. Zool., vol. 76, pp. 31—68.—1941. The rise of the dinosaurs. Nat. Hist., vol. 48, pp. 284—287. Schuchert C. 1939. The geological horizon of the dinosaurs *Haltosaurus* and *Nanosaurus agilis*. Amer. J. Sci., vol. 237, pp. 19—26. Seeley H. G. 1871. On *Acanthopholis platypus* Seeley, a pachypod from the Cambridge Upper Greensand. Ann. Mag. Nat. Hist., (4), vol. 8, pp. 305—318.—1875. On the maxillary bone of a new dinosaur *Priodontognathus phillipsii* contained in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 31, pp. 439—443.—1879. On the Dinosauria. Proc. Geol. Assoc., vol. 6, pp. 175—185.—1879a. On the Dinosauria of the Cambridge Greensand. Quart. J. Geol. Soc., vol. 35, pp. 591—636.—1880. The Dinosauria. Pop. Sci. Rev., (n. s.), vol. 4, pp. 44—60.—1881. The reptile fauna of the Gosau formation. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 37, pp. 620—707.—1883. On the dinosaurs from the Maasticht beds. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 39, pp. 246—353. Shikama T. 1942. Footprints from Chinchou, Manchoukuo, of *Jeholosauropus*, the Eo-Mesozoic dinosaur. Bull. Centr. Nat. Mus. Manchoukuo, vol. 3, pp. 21—31. Sheldahl R. W. 1916. The restoration of *Podokesaurus hollyensis*. J. Washington Acad. Sci., vol. 6, pp. 258—259. Simionescu J. 1913. *Megalosaurus* aus der Unterkreide der Dobrogea. Zbl. Min., Geol. u. Paläontol., SS. 686—687. Steinmann G. 1910. Zur Phylogenie der Dinosaurier. Z. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, Bd. 3, SS. 98—103. Sternberg C. H. 1909. An armored dinosaur from the Kansas chalk. Trans. Kansas Acad. Sci., vol. 22, pp. 257—258. Sternberg C. M. 1921. A supplementary study of *Panoplosaurus mirus*. Proc. Trans. Roy. Soc. Canada, (3), vol. 15, pp. 93—102.—1925. Integument of *Chasmosaurus belli*. Canad. Field Naturalist, vol. 39, pp. 108—110.—1926. A new species of *Thespesius* from the Lance formation of Saskatchewan. Bull. Geol. Surv. Canada, Dept. Mines, vol. 44, pp. 73—84.—1927. Homologies of certain bones of the ceratopsian skull. Proc. Trans. Roy. Soc. Canada, (3), vol. 21, pp. 135—143.—1927a. Horned dinosaur group in the National Museum of Canada. Canad. Field Naturalist, vol. 41, pp. 67—73.—1928. A new armored dinosaur from the Edmonton formation of Alberta. Proc. Trans. Roy. Soc. Canada, (3), vol. 22, pp. 93—106.—1929. A toothless armored dinosaur from the Upper Cretaceous of Alberta. Bull. Nat. Mus. Canada, N 54, pp. 28—33.—1929a. A new species of horned dinosaur from the Upper Cretaceous of Alberta. Bull. Nat. Mus. Canada, N 54, pp. 34—37.—1932. Two new theropod dinosaurs from the Belly River formation of Alberta. Canad. Field Naturalist, vol. 46, pp. 99—105.—1933. A new *Ornithomimus* with complete abdominal cuirass. Canad. Field Naturalist., vol. 47, pp. 79—83.—1933a. Relationships and habitat of *Tröodon* and the *No-*dosours. Ann. Mag. Nat. Hist., (10), vol. 11, pp. 231—235.—1935. Hooded nanosaurs of the Belly River series of the Upper Cretaceous. Bull. Nat. Mus. Canada, N 77, pp. 1—37.—1936. The systematic position of *Trachodon*. J. Paleontol., vol. 10, pp. 652—655.—1937. Classification of *Thescelosaurus*, with the description of a new species (Abstract). Proc. Geol. Soc. Amer., p. 375.—1938. *Monoclonius* from South-Eastern Alberta compared with *Centrosaurus*. J. Paleontol., vol. 12, pp. 284—286.—1939. Were there proboscis bearing dinosaurs? Discussion of cranial protuberances in the Hadrosauridae. Ann. Mag. Nat. Hist., (11), vol. 3, pp. 556—560.—1940. Ceratopsidae from Alberta. J. Paleontol., vol. 14, pp. 468—480.—1940a. *Thescelosaurus edmontonensis* nov. sp., and classification of the Hypsilophodontidae. J. Paleontol., vol. 14, pp. 481—494.—1942. New restoration of a hooded duck-billed dinosaur. J. Paleontol., vol. 16, pp. 133—134.—1945. Pachycephalosauridae proposed for dome-headed dinosaurs, *Stegoceras lambei*, nov. sp., described. J. Paleontol., vol. 19, pp. 534—538.—1946. Canadian dinosaurs. Bull. Nat. Mus. Canada, N 103, pp. 1—20.—1949. The Edmonton fauna and description of a new *Triceratops* from the Upper Edmonton member, phylogeny of the Ceratopsidae. Bull. Nat. Mus. Canada, N 113, pp. 33—46.—1950. *Pachyrhinosaurus canadensis*, representing a new family of the Ceratopsia, from South Alberta. Bull. Nat. Mus. Canada, N 118, pp. 109—114.—1951. Complete skeleton of *Leptoceratops gracilis* Brown from the Upper Edmonton member on Red Deer River, Alberta. Bull. Nat. Mus. Canada, N 123, pp. 225—255.—1952. Discussion of classification of Canadian Upper Cretaceous Hadrosauria. Proc. Trans. Roy. Soc. Canada, (3), vol. 46, pp. 149.—1953. A new hadrosaur from the Oldman formation of Alberta. Bull. Nat. Mus. Canada, N 128, pp. 275—286.—1954. Classification of American duck-billed dinosaurs. J. Paleontol., vol. 28, pp. 382—383. Sternberg L. 1955. When dinosaurs ruled the Land. Canad. Nature, vol. 17, pp. 12—20. Stovall J. W. 1938. The Morrison of Oklahoma and its dinosaurs. J. Geol., vol. 46, pp. 583—600. Stovall J. W., Langston W. J. 1950. *Acrocanthosaurus atokensis*, a new genus and species of Lower Cretaceous Theropoda from Oklahoma. Amer. Midland Naturalist, vol. 43, pp. 696—728. Straelen V. E. 1925. The microstructure of the dinosaurian egg-shells from the Cretaceous beds of Mongolia. Amer. Mus. Novitates, N 173, pp. 1—4.—1928. Les oeufs reptiles fossiles. Palaeobiologica, Bd. I, SS. 295—312. Straelen V. E., Denaejer M. E. 1923. Sur des oeufs fossiles du Crétacé supérieur de Rognac en Provence. Bull. Acad. Roy. Belgique, (5), t. 9, pp. 14—26.—1929. Fossil reptiles. Wirbeltierreste der Baharije Stufe. 3. Das Original des Theropoden *Spinosaurus aegyptiacus*. Abhandl. Kgl. Bayer. Akad. Wiss., math.-phys. Kl., Bd. 28, Art. 3, SS. 1—32.—1931. Wirbeltierreste der Baharije Stufe (understes Cenoman). 10. Ein Skelettrest von *Carcharodontosaurus* nov. gen. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., (N. F.), Bd. 9, SS. 1—23.—1932. Wirbeltierreste der Baharije Stufe. 11. Sauropoda. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., (N. F.), Bd. 10, SS. 1—21.—1934. Wirbeltierreste der Baharije Stufe. 13. Dinosauria. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., (N. F.), Bd. 22, SS. 3—79.—1936. Baharije-Kessel und Stufe mit deren Fauna und Flora. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., (N. F.), Bd. 33, SS. 1—102. Swinton W. E. 1929. A Canadian armored dinosaur. Nat. Hist. Mag., vol. 2, pp. 67—74.—1932. A new exhibit of *Iguanodon*. Nat. Hist. Mag., vol. 4, pp. 66—69.—1934. The Dinosauria: a short history of a great group, of extinct reptiles. London, 233 p.—1936. A new exhibit of *Hypsilophodon*. Nat. Hist. Mag., vol. 5, pp. 331—336.—1936a. Notes on the osteology of *Hypsilophodon* and on the family Hypsilophodontidae. Proc. Zool. Soc. London, pp. 555—578.—1936b. The dinosaurs of the Isle of Wight. Proc. Geologists Assoc., vol. 47, pp. 204.—1947. New dis-

coveries of *Titanosaurus indicus* Lyd. Ann. Mag. Nat. Hist. (11), vol. 14, pp. 112–123. 1950. On *Congosaurus bequaerti* Dollo. Ann. Mus. Congo Belge, ser. geol., t. 4, pp. 6–60. 1951. On dinosaurs. J. Roy. Coll. Sci., vol. 21, pp. 48–56. 1951a. Gideon Mantell and the Maidstone *Iguanodon*. Notes Rec. Roy. Soc. London, vol. 8, pp. 261–276. 1955. *Megalosaurus*, the Oxford dinosaur. Advanc. Sci., vol. 12, pp. 130–134.

Talbot M. 1911. *Podokesaurus holyokensis*, a new Dinosaur from the Triassic of the Connecticut Valley. Amer. J. Sci., (4), vol. 3, pp. 469–479. Tapia A. 1918. Una mandibula de Dinosaurio procedente de Patagonia. Physis, t. 4, pp. 369–370. Termier H., Gubler J., Lapparent A. F. 1940. Reptiles et poissons du Bathonien d'El-Mers (Moyen-Atlas marocain). Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, t. 210, pp. 766–770. Tournier G. 1909. Wie dar der *Diplodocus carnegii* wirklich gebaut? Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, SS. 193–209. 1909a. Ernstes und Lustiges aus den Kritiken über meine *Diplodocus*-Arbeit. Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, SS. 505–536. 1909b. War der *Diplodocus* elefantenfussig? Sitzungsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, SS. 536–557.

Vallois H. V. 1921. Reconstitution de quelques muscles des dinosaures ornithomimes. Compt. Rend. Soc. Biol., t. 2, pp. 971–973. Versluys J. 1910. Streptostylie bei Dinosauriern, nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 30, SS. 175–260. 1910a. Waren die sauropteren Dinosaurier Pflanzenfresser? Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. 29, SS. 425–430. 1922. Die Kautbewegungen von *Trachodon*. Paläontol. Z. Bd. 4, SS. 80–87. 1923. Der Schädel des Skelettes von *Trachodon annectans* im Senckenberg Museum. Abhandl. Senckenberg. naturforsch. Ges., Bd. 38, SS. 1–19. Vialli V. 1960. Uno scheletro di dinosauro del Museo Civico di Storia Naturale di Milano. Atti Soc. Ital. Sci. Nat., t. 99, pp. 169–185. Vokes H. E. 1949. Maryland Dinosaurs. Maryland Naturalist, vol. 19, pp. 39–46.

Wagner J. A. 1861. Neue Beiträge zur Kenntnis der urweltlichen Fauna des lithographischen Schiebers, 2. Schildkröten und Saurier. Abhandl. math.-phys. Kl. Kgl. Bayer. Akad. Wiss., Bd. 9, SS. 65–124. Welles S. P. 1954. New Jurassic dinosaurs from the Kayenta formation of Arizona. Bull. Geol. Soc. Amer., vol. 65, pp. 591–598. White T. E. 1958. The braincase of *Camarasaurus lentus* (Marsh.). J. Paleontol., vol. 32, pp. 477–494. Wieland G. R. 1909. A new armored saurian from the Niobrara. Amer. J. Sci., (4), vol. 27, pp. 250–252. 1912. Note on the dinosaur-turtle analogy. Sci., (n. s.), vol. 35, pp. 287–288. 1925. Dinosaur extinction. Amer. Naturalist, vol. 59, pp. 557–562. Willarth M. 1938. Die Sauriropoden als Bewohner des Grosszeiteinraumes. Paläontol. Z., Bd. 19, SS. 267–296. 1938. Gab es rüsslerartige Dinosaurier? Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 90, SS. 88–100. 1939. Die Nasenbasis des Lambosaurinae. Zbl. Min. Geol. u. Paläontol., Abt. B, SS. 24–39. 1940. Der Atemrüssel der Hadrosauriden. Halle, 24 S. 1949. Die Lebensweise der Dinosaurier. Stuttgart, 95 S. Williston S. W. 1878. American Jurassic dinosaurs. Trans. Kansas Acad. Sci., vol. 6, pp. 42–46. 1898. Dinosaurs. Univ. Geol. Surv. Kansas, vol. 4, pp. 67–70. 1905. A new armored dinosaur from the Upper Cretaceous of Wyoming. Sci., (n. s.), vol. 22, pp. 503–504. Wiman C. 1929. Die Kriech-Dinosaurier aus Shantung. Paläontol. Sin., (C), vol. 6, fasc. 1, pp. 1–67. 1930. Über *Ceratopsia* aus der oberen Kreide in New Mexico. Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsaliensis, (4), vol. 7, 2, pp. 1–19. 1931. *Parasaurolophus tubicen*, nov. sp. aus der Kreide in New Mexico. Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsaliensis, (4), vol. 7, N 5,

pp. 1–11. 1933. Ein neues Lebensbild eines Ceratopsiers. Bull. Geol. Instn. Univ. Upsala, Bd. 24, SS. 273–278. 1949. Über einige neue Lebensbilder von Dinosauriern. Paläontol. Z., Bd. 23, SS. 237–249. 1946. Rostrale und Praedentale, zwei Dinosaurierknochen bei Lamellicornes und anderen Vögeln. Senckenbergiana, Bd. 27, SS. 12–24. Woodward A. S. 1905. On parts of the skeleton of *Cetiosaurus leedsi*, a sauropteron dinosaur from the Oxford Clay of Peterborough. Proc. Zool. Soc. London, vol. 1, pp. 232–243.

Young C. C. 1932. On some new dinosaurs from Western Suiyuan, Inner Mongolia. Bull. Geol. Soc. China, vol. 11, pp. 259–266. 1935. On the reptilian remains of Tzuluching formation near Chungking, Szechuan. Bull. Geol. Soc. China, vol. 14, pp. 67–70. 1935a. Dinosaurian remains from Mengyin, Shantung. Bull. Geol. Soc. China, vol. 14, pp. 519–533. 1935b. Fossil reptiles in China. Mem. Geol. Surv. China, (B), N 8, pp. 1–60. 1935c. On a new nodosaurid from Ninghsia, Palaeontol. Sin., vol. 11, fasc. 1, pp. 1–25. 1937. A new dinosaurian from Sinkiang, Palaeontol. Sin., (n. s. C), N 2, pp. 1–28. 1937a. New Triassic and Cretaceous reptiles in China. Bull. Geol. Soc. China, vol. 17, pp. 113–118. 1939. On a new Sauriropod, with notes on other fragmentary reptiles from Szechuan. Bull. Geol. Soc. China, vol. 19, pp. 279–315. 1939a. Preliminary notes on the Lufeng saurian remains. 40th Anniversary Pap. Nat. Univ., Peking, pp. 111–114. 1941. A complete osteology of *Lufengosaurus hueni* Young (gen. et sp. nov.). Palaeontol. Sin., (n. s. C), N 7, pp. 1–53. 1941a. *Gyposaurus sinensis* Young (sp. nov.), a new Prosauropoda from the Upper Triassic beds at Lufeng, Yunnan. Bull. Geol. Soc. China, vol. 21, pp. 205–238. 1942. *Yunnansaurus huangii* Young (gen. et sp. nov.), a new Prosauropoda from the red beds at Lufeng, Yunnan. Bull. Geol. Soc. China, vol. 22, pp. 63–104. 1942a. Fossil vertebrates from Kuan-guan, N. Szechuan, China. Bull. Geol. Soc. China, vol. 22, pp. 293–309. 1946. On the reptilian remains from Weyuan, Szechuan, China. Bull. Geol. Soc. China, vol. 24, pp. 187–209. 1946a. The Triassic vertebrate remains of China. Amer. Mus. Novitates, N 1324, pp. 1–4. 1947. On *Lufengosaurus magnus* Young (sp. nov.) and additional finds of *Lufengosaurus hueni* Young. Palaeontol. Sin., (n. s. C), N 12, pp. 1–53. 1948. On two new saurians from Lufeng, Yunnan. Bull. Geol. Soc. China, vol. 28, pp. 75–90. 1948a. Further notes on *Gyposaurus sinensis* Young. Bull. Geol. Soc. China, vol. 28, pp. 91–103. 1948b. Fossil Crocodiles in China, with notes on dinosaurian remains associated with the Kansu crocodiles. Bull. Geol. Soc. China, vol. 28, pp. 265–288. 1948c. Notes on the occurrence of sauropteron remains from N. Kweichow, China. Sci. Rec., vol. 2, pp. 200–206. 1951. Main vertebrate horizons in China. Rept 16th Intern. Geol. Congr. London, pt. 11, pp. 66–73. 1951a. The Lufeng saurian fauna in China. Palaeontol. Sin., (n. s. C), N 13, pp. 19–96. 1951b. On a new sauropteron from Yiping, Szechuan, China. Scient. Sin., vol. 3, pp. 491–504. 1954a. Fossil reptilian eggs from Laiyang, Shantung, China. Sci. Sin., vol. 3, pp. 505–522. 1958. The dinosaurian remains of Laiyang, Shantung. Palaeontol. Sin., (n. s. C), N 16, pp. 53–138. 1958a. New sauropteron from China. Verteb. Palasiatica, vol. 2, pp. 1–29. 1958b. The mounting and restoration of *Tsintaosaurus*. Verteb. Palasiatica, vol. 2, pp. 56–59. 1958c. The first record of dinosaurian remains from Shansi. Verteb. Palasiatica, vol. 2, pp. 235–236. 1959. On a new stegosaurian remains from Szechuan, China. Verteb. Palasiatica, vol. 3, pp. 1–8. 1959a. On a new fossil egg from Laiyang, Shantung, Verteb. Palasiatica, vol. 3, pp. 34–35. Young C. C., Sun A. L. 1957. Note on fragmentary Carnosaurian mandible from Turfan, Sinkiang. Verteb. Palasiatica, vol. 1, pp. 159–162.

Zbyszewsky G. 1946. Les ossements d'*Ornosaurus* découvertes près de Baleal (Peniche). *Communs Serv. geol. Portugal*, t. 27, pp. 135—144.

Pterosauria

Боголюбов Н. Н. 1914. О позвонке птеродактиля из верхнемеловых отложений Саратовской губернии. *Ежегодн. по геологии и минерал. России*, т. 16, стр. 1—17.

Вьюшков Б. П. 1954. Белонская — загадочное животное из литографских сланцев Баварии. *«Природа»*, № 8, стр. 114—115.

Рябинин А. Н. 1948. Заметка о летающем ящере из юры Каратау. *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР*, т. 15, вып. 1, стр. 94—98.

Терьев В. Б. 1960. О гомологии пальцев крыла птерозавров и передних конечностей других рептилий. *Зол. ж.*, т. 39, вып. 2, стр. 278—281. 1962. Новая реконструкция крыла скафолатина (*Scaphognathus crassirostris* Goldfuss). *Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол.*, т. 37, стр. 146—155.

Abel O. 1912. Über den Erwerb des Flugvermögens. *Schrift. Vereins Verbreit. Naturwiss. Kenntn. Wien*, Bd. 52, SS. 215—236. 1919. Neue Rekonstruktion der Flugsauriergattungen *Pterodactylus* und *Rhamphorhynchus*. *Naturwissenschaften*, Bd. 7, SS. 661—665. 1925. On a skeleton of *Pterodactylus antiquus* from the lithographic shales of Bavaria, with remains of skin and musculature. *Amer. Mus. Novitates*, N 192, pp. 1—12. Agassiz L. 1835. *Resumé des travaux de la section d'histoire naturelle*. *Mém. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat.*, t. 1, p. 19. Arambourg C. 1954. Sur la présence d'un Pterosaurien gigantesque dans les phosphates de Jordanie. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*, t. 238, pp. 133—134. Arthaber G. von. 1921. Studien über Flugsaurier auf Grund der Bearbeitung des Wiener Exemplares von *Dorygnathus bairdianus*. *Denkschr. Kais. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl.*, Bd. 97, SS. 391—464. 1921a. Über Entwicklung, Ausbildung und Absterben der Flugsaurier. *Paläontol. Z.*, Bd. 4, SS. 1—47.

Blumenbach R. 1807. *Handbuch der Naturgeschichte*. 7. Aufl., Göttingen, S. 703. Broili F. 1912. Über *Pterodactylus microrhynchus* H. von Meyer. *Z. Dtsch. geol. Ges.*, Bd. 64, SS. 492—500. 1919. *Ctenochasma gracile* Oppel. *Geognost. Jahresh.*, 1916—1917, N 29—30, SS. 299—306. 1924. *Ctenochasma* ist ein Flugsaurier. *Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt.*, SS. 13—30. 1925. Ein *Pterodactylus* mit Resten der Flughaut. *Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt.*, SS. 23—24. 1927. Ein Exemplar von *Rhamphorhynchus* mit Resten der Schwimmhaut. *Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt.*, SS. 29—48. 1927a. Ein *Rhamphorhynchus* mit Spuren von Haarbedeckung. *Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt.*, SS. 49—65. 1936. Weitere Beobachtungen an *Ctenochasma*. *Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt.*, SS. 137—156. 1938. Beobachtungen an *Pterodactylus*. *Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt.*, SS. 139—154. 1939. Ein *Dorygnathus* mit Hautresten. *Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt.*, SS. 129—132. 1939a. Über ein neues Wirbeltier aus dem oberen Jura von Franken. *Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt.*, 1939, SS. 133—137. Brown B. 1943. *Flying Reptiles*. *Nat. Hist.*, vol. 52, pp. 104—111.

Collini C. 1784. Sur quelques zoolithes. *Acta Acad. Theodoro-Palatinae*, P. Phys., Bd. 5, S. 58. Cuvier G. 1801. *Reptile volant*. Paris, 6 p.

Döderlein L. 1900. Ueber die Erwerbung des Flugvermögens bei Wirbeltieren. *Zool. Jahrb., Abt. Syst.*, Bd. 14, SS. 49—61. 1923. *Anurognaathus ammoni*, ein neuer Flugsaurier. *Sitzungsber., math.-phys. Kl. Bayer. Akad. Wiss.*, SS. 117—164. 1929. Über *Rhamphorhynchus* und sein Schwanzsegel. *Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt.*, SS. 1—46. 1929a. Ein *Pterodactylus* mit Kehl sack und Schwimmhaut. *Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt.*, SS. 65—76. 1929b. *Nachttrag zum Corpus und Tarsus der Pterosaurier*. *Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt.*, S. 175.

Eaton G. F. 1910. *Osteology of Pteranodon*. *Mem. Connecticut Acad. Arts & Sci.*, vol. 2, pp. 1—38. Edinger T. 1927. Das Gehirn der Pterosaurier. *Z. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 32, S. 105. 1941. The brain of *Pterodactylus*. *Amer. J. Sci.*, vol. 239, pp. 665—682.

Gilmore C. W. 1906. Notes on some recent additions to the exhibition series of vertebrate fossils. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, vol. 30, pp. 607—611. 1928. A new pterosaurian reptile from the marine Cretaceous of Oregon. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, vol. 73, art. 24, pp. 1—5.

Hankin E. H., Watson D. M. S. 1914. On the flight of pterodactyls. *Aeronaut. J.*, vol. 18, pp. 324—335. Holker J. 1922. Beschrijving van een exemplaar van *Pterodactylus longirostris* Cuvier. *Koninkl. Akad. Wetensch. Amsterdam*, Bd. 30, p. 344. Hookey B. W. 1913. On the skeleton of *Ornithodesmus latidens*, an ornithosaur from the Wealden shales of Atherfield (Isle of Wight). *Quart. J. Geol. Soc. London*, vol. 69, pp. 372—422. 1914. On the ornithosaurian genus *Ornithocheirus*, with a review of the specimens from the Cambridge Greensand in the Sedgwick Museum Cambridge. *Ann. and Mag. Nat. Hist.*, (8), vol. 13, pp. 530—557. Huene F. von. 1908. Ein Beitrag zur Lösung der Praepublikafrage bei Dinosauriern und anderen Reptilien. *Ann. Anz.*, Bd. 33, SS. 401—405. 1914. Beiträge zur Kenntnis des Schädels einiger Pterosaurier. *Geol. u. paläontol. Abhandl.*, (N. F.), Bd. 13, SS. 55—65. 1951. Zwei ausgezeichnete erhaltene Exemplare von *Pterodactylus* im Natur-Museum Senckenberg. *Senckenbergiana*, Bd. 32, SS. 1—7.

Jaekel O. 1915. Die Flügelbildung der Flugsaurier und Vögel. *Anat. Anz.*, Bd. 48, SS. 1—19.

Koh T. 1937. Untersuchungen über die Gattung *Rhamphorhynchus*. *Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol.*, Beil.-Bd. 77, SS. 455—506. Krimm W. 1912. Beitrag zur Kenntnis von *Rhamphorhynchus gemmingsi* H. von Meyer. *Nova acta Leopold.-Carol.*, Bd. 96, SS. 345—370. Kripp D. von. 1943. Ein Lebensbild von *Pteranodon ingens* auf flugtechnischer Grundlage. *Nova Acta Leopold.*, (N. F.), Bd. 12, SS. 217—246.

Lucas F. A. 1902. The greatest flying creature, the great pterodactyl *Ornithosoma*. *Ann. Rept. Smithsonian Instn.*, 1901, pp. 654—659. Lambrecht K. 1929. Über die «Elastischen Fasern» des Pterosaurier-Patagiums. *Palaëobiologica*, Bd. 2, SS. 57—59.

Marsh O. C. 1882. The wings of *Pterodactylus*. *Amer. J. Sci.*, (3), vol. 23, pp. 251—256. Meyer H. von. 1860. Zur Fauna der Vorwelt. Reptilien aus dem lithographischen Schiefer des Jura in Deutschland und Frankreich. *Frankfurt am Main*, 142 S.

Newton E. T. 1889. On the skull, brain, and auditory organ of a new species of pterosaurian (*Scaphognathus pardoni*) from the Upper Lias, near Whitby, Yorkshire. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, (B), vol. 479, pp. 503—537. Nopsca F. 1924. Bemerkungen und Ergänzungen zu G. von Arthaber's Arbeit über Entwicklung und Absterben der Pterosaurier. *Paläontol. Z.*, Bd. 6, SS. 80—91.

Owen R. 1851—1861. A monograph on the fossil reptilia of the Cretaceous formation. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, pt. 1 (vol. 5: 1851), pp. 80—104; suppl. 1 (vol. 11: 1859), pp. 1—18; suppl. 3 (vol. 12: 1861), pp. 1—19.—1870. A monograph of the fossil Reptilia of the Liassic formation. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, vol. 23, pt. 3, pp. 41—51.—1874. A monograph on the Mesozoic formations. Monogr. Palaeontogr. Soc. London, vol. 27, pt. 1, pp. 1—14.

Petronievics B. 1928. Bemerkungen über *Anurognathus* Döderlein. Anat. Anz., Bd. 65, SS. 214—222. Plieninger F. 1895. *Campylognathus zitteli*. Ein neuer Flugsaurier aus dem oberen Lias Schwabens. Palaeontographica, Bd. 41, SS. 193—222.—1901. Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier. Palaeontographica, Bd. 48, SS. 65—90.—1907. Die Pterosaurier der Juraformation Schwabens. Palaeontographica, Bd. 53, SS. 209—314.—1929. Pterosauria. Fossilium catalogus. I: Animalia. Pt. 45, 84 S. Price L. I. 1953. A presença de Pterosauria no Cretáceo superior do Estado da Paraíba. Notas prelim. e estudos Serv. geol. e mineral. Brasil, N 71, pp. 1—10.

Quenstedt F. A. 1855. Ueber *Pterodactylus suevici*. Tübingen, 50 S.

Saint-Seine P. 1955. Pterosauria. In: «Traité de paléontologie», ed. J. Piveteau, t. 5, pp. 963—990. Paris. Salée A. 1928. L'exemplaire de Louvain de *Dorygnathus banthensis* Theodori. Mém. Inst. géol. Univ. Louvain, t. 4, pp. 289—344. Seeley H. G. 1901. Dragons of the air. An account of extinct flying reptiles. London, 239 p. Short A. R. 1914. Wing adjustments of Pterodactyls. Aeronaut. J., vol. 18, pp. 336—342. Sömmering S. T. 1812. Ueber einen Ornithocephalus. Denkschr. Kgl. Akad. Wiss. München, Bd. 3, S. 89. Stieler C. 1922. Neuer Rekonstruktionsversuch eines liassischen Flugsauriers. Naturwiss. Wochenschr., Bd. 37, SS. 273—280. Stromer E. 1910. Bemerkungen zur Rekonstruktion eines Flugsaurier-skelettes. Monatsber., Z. Dtsch. geol. Ges., Bd. 62, SS. 85—91.—1913. Rekonstruktionen des Flugsauriers *Rhamphorhynchus gemmingeri* H. von Meyer. Neues Jahrb. Mineral.,

Geol. u. Paläontol., Bd. 2, SS. 49—68. Swinton W. E. 1948. A Cretaceous pterosaur from the Belgian Congo. Bull. Soc. Belge Géol., Paleontol. et Hydrol., t. 57, pp. 234—238.

Wanderer K. 1908. *Rhamphorhynchus gemmingeri* H. von Meyer. Palaeontographica, Bd. 55, SS. 195—216. Wiliston S. 1892. Kansas pterodactyls. Kansas Univ. Quart., vol. 1, pp. 1—13.—1893. Kansas pterodactyls. II. Kansas Univ. Quart., vol. 2, pp. 79—81.—1897. Restoration of *Ornithostoma* (*Pteranodon*). Kansas Univ. Quart., vol. 6, pp. 35—51.—1902. On the skeleton of *Nyctodactylus*. Amer. J. Anat., vol. 1, pp. 297—305.—1902a. On the skull of *Nyctodactylus*, an Upper Cretaceous pterodactyl. J. Geol., vol. 10, pp. 520—531.—1903. On the osteology of *Nyctosaurus* (*Nyctodactylus*), with notes on American pterosaurs. Publ. Field Mus. Nat. Hist., Geol. ser., vol. 2, pp. 125—163.—1904. The fingers of pterodactyls. Geol. Mag., (5), vol. 1, pp. 59—60.—1911. The wing-finger of pterodactyls, with restoration of *Nyctosaurus*. J. Geol. vol. 19, pp. 686—705.—1913. «The skeleton of *Ornithodesmus latidens*» by R. W. Hooley. J. Geol., vol. 21, pp. 754—756. Wiman C. 1920. Some reptiles from the Niobrara group in Kansas. Bull. Geol. Instn. Univ. Upsala, vol. 18, pp. 9—18.—1925. Über *Dorygnathus* u. andere Flugsaurier. Bull. Geol. Instn. Univ. Upsala, vol. 19, pp. 23—54.—1925a. Aus dem Leben der Flugsaurier. Bull. Geol. Instn. Univ. Upsala, vol. 19, pp. 115—127.—1927. Über *Pterodactylus westmani* und andere Flugsaurier. Bull. Geol. Instn. Univ. Upsala, vol. 20, pp. 1—38.—1926. Über einige Flugsaurier. Paläontol. Z., Bd. 7, SS. 15—20.—1928. Einige Beobachtungen an Flugsauriern. Paleobiologica, Bd. 1, SS. 363—370.—1930. Notizen über Flugsaurier. Bull. Geol. Instn. Univ. Upsala, vol. 22, pp. 217—222. Woodward A. S. 1891. Occurrence of pterosaurs and plesiosaurs in the Cretaceous of Brazil. Ann. Mag. Nat. Hist., (6), vol. 8, p. 314.—1896. Evidence of the quadrate bone of a gigantic pterodactyl in the Cretaceous of Bahia, Brazil. Ann. Mag. Nat. Hist., (6), vol. 17, pp. 255—257.—1902. On two skull of the ornithosaurian *Rhamphorhynchus*. Ann. Mag. Nat. Hist., (7), vol. 9, pp. 1—5.

КЛАСС AVES. ПТИЦЫ

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

История изучения

В развитии палеоорнитологии большую роль сыграли работы Р. Оуэна (Owen, 1839—1863), которому принадлежит, в частности, описание ископаемых нелетающих птиц Нов. Зеландии (моа). Милн-Эдвардс (Milne-Edwards, 1868—1871) дал первое обобщающее описание ископаемых птиц З. Европы. В 1880 г. вышло крупное исследование Марша о меловых зубастых птицах С. Америки (Marsh, 1880). Наконец, в конце XIX в. были опубликованы важные работы Дамса (Dames, 1889—1897) о юрской птице — археоптериксе, незадолго до того открытой в литографских сланцах Баварии.

Из исследователей XX в. следует отметить Хейльмана (Heilmann, 1926), давшего сводку о происхождении птиц и о древнейших представителях этого класса. В 1933 г. Ламбрехт (Lambrecht, 1933) подвел итоги векового изучения ископаемых птиц во всем мире. Последующие работы птиц обобщены Уитмором (Wetmore, 1951).

С территории СССР известны лишь немногочисленные остатки птиц. Наиболее крупные их местонахождения приурочены к плиоценовым известнякам Одессы и плейстоценовым кировым пластам Азербайджана (Бинагады). Значительная часть добытых материалов описана в работах А. Я. Тугаринова (1930—1940) и П. В. Серебровского (1940—1948). Большую монографию по ископаемым страусам СССР опубликовал Н. И. Бурчак-Абрамович (1955).

Общая характеристика и морфология

По происхождению и строению близки к пресмыкающимся, с которыми объединяются в группу Sauropsida.

Птицы — двуногие Sauropsida, передние конечности которых преобразованы в крылья. Сердце четырехкамерное, артериальная кровь отделена от венозной. Температура тела постоянная. Кожа, кроме некоторых участков, покрыта перьями. Оплодотворение внутреннее, развитие без метаморфоза. Размножение путем откладки яиц, покрытых известковой скорлупой. Развитие зародыша обеспечивается насыщением яиц родителями. Основная форма передвижения — полет.

Полет птиц требует интенсивного обмена веществ и усиленного расходования и пополнения энергии. Интенсивность обмена стимулируется высокой температурой тела. Поддержание высокой и постоянной температуры тела связано с наличием термоизолирующего покрова из перьев, энергичной работой органов дыхания и кровообращения, относительно большим размером сердца, наличием воздушных мешков, полным разделением артериальной крови от венозной, быстрым усвоением пищи. С большой подвижностью птиц связано и широкое их распространение, и высокий уровень развития нервной системы и органов чувств.

Кожа птиц тонкая, покрытая перьями; последние представляют собой роговые придатки эпителия, выполняющие функции сохранения тепла; кроме того, оперение придает туло-

вищу птицы обтекаемую форму, а большие перья на кисти, предплечье, хвосте играют важную роль при полете. Челюсти у птиц одеты роговым клювом (рамфотекой), а дистальные отделы ног — цевка и пальцы — роговыми щитками или чешуйками (подотеклой).

Скелет отличается прочностью (за счет слияния многих костей) и легкостью. Кости богаты известковыми солями, тверды и крепки. Многие кости пневматичны, т. е. имеют в себе связанные с легкими воздухоносные полости.

По строению черепа птицы во многом очень близки к своим предкам — пресмыкающимся из подкласса архозавров. Внешне птичий череп отличается от черепа пресмыкающихся, главным образом из-за развития клюва и резкого увеличения глазниц и мозговой коробки. Череп у птиц тропицибазальный, с окостеневающей межглазничной перегородкой. Ноздри и хоаны в связи с развитием клюва отодвигаются далеко назад, но настоящего вторичного нёба нет. Как и у архозавров, имеется предглазничная яма, однако строение височной области сильно видоизменяется: в связи с увеличением мозговой коробки височные ямы становятся неглубокими, а с утратой заглазничной кости обе височные ямы сливаются друг с другом и с глазницей. Из других покровных костей, характерных для пресмыкающихся, у птиц нет предлобной, заднелобной, заднетеменной и таблитчатых. Характерные для архозавров боковые клиновидные и глазнично-клиновидные кости у птиц сохраняются. В нёбе исчезают наружная и верхняя крылоподобные кости и сохраняются рудиментарные межжигероидные ямы. Затылочный мыщелок один. Квадратная кость высокая, подвижная. Квадратноскуловая кость прирастает к скуловой и образует вместе с нею нижнюю височную дугу, соединяющую квадратную кость с челюстью. Задний край квадратной кости вырезан и поддерживает барабанную перепонку. Зубов у современных птиц нет, но они были у некоторых ископаемых видов. Небных зубов никогда не бывает.

Нижняя челюсть длинная и тонкая, образована характерными для пресмыкающихся костями (зубная, пластинчатая, вечная, угловая и сочленовная). Передний конец меккелева хряща окостеневает в виде дополнительной подбородочной части (mentale).

Позвоночник птиц четко дифференцирован на шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой отделы и, исключая шейный отдел, малоподвижен. Всего в позвоночнике 39—63 позвонков, в том числе 11—25 шейных. Шейные позвонки обычно с седловидными сустав-

ными поверхностями. Грудных позвонков 3—10; с ними сочленяются свободные двухголовчатые ребра, соединяющиеся на конце с грудиной и образующие грудную клетку. На ребрах развиты широкие, направленные назад крючковидные отростки, которые сравнивают с видоизмененными брышными ребрами. Грудные позвонки у многих видов срастаются в так называемую спинную кость. Грудина сильно развита и у огромного большинства видов несет высокий гребень, или киль, к которому прикрепляются двигающие крыло мышцы. Крестец сложный и образован сращением двух крестцовых позвонков с поясничными и с передними хвостовыми; всего в состав его входит от восьми до 24 позвонков. Хвостовой отдел позвоночника укорочен, а задние входящие в него позвонки обычно разрастаются в копчиковую кость, или пигостиль, служащий опорой для рулевых перьев.

В плечевом поясе ключицы срастаются обычно в одну кость — вылочку. Лопатка удлинена и саблевидна, плотно прилегает к туловищу. Коракоиды («вороньи кости») массивны и столбовидны и сочленяются с грудной, вылочкой и лопатками. Межключицы и клейтрума нет.

Передние конечности (крылья) птиц полностью освобождены от функций поддержания туловища при ходьбе, стоянии и сидении. Их роль сводится в основном к полету, а в редких случаях — к плаванию. Плечевая кость массивна и обычно более или менее короткая. Локтевая поддерживает крупные маховые перья и развита намного сильнее лучевой. Кисть также служит для поддержки маховых перьев. Дистальные запястные кости сливаются с пястными, образуя комплексную пястно-запястную кость. Число пальцев — три, I — из одной-двух фаланг, II — из двух-трех, III — из одной.

Таз большой и плоский, «открытый» спереди. Подвздошные кости велики и срастаются с крестцом. Лобковые кости, как и у птицегазовых динозавров, направлены кзади вместе с седиальными костями. Бедро короткое, головка бедра расположена под прямым углом к его продольной оси. Большая и малая берцовые кости срастаются друг с другом, а также с проксимальными костями стопы в голленно-пяточную кость, и поэтому у птиц вместо голленно-стопного сочленения функционирует интертарзальное. Дистальные кости стопы сливаются с тремя плюсневыми в цевку. Пальцев ноги обычно четыре, у большинства видов I палец обращен назад, а остальные — вперед. Фаланговая формула: 2, 3, 4, 5 (рис. 664).



Рис. 664. Скелет юрской птицы *Archaeopteryx* Мейер (а) и современной *Columba* Linnaeus (б)
(Шульпин, 1940)

Мускулатура птиц характеризуется большой плотностью и большой длиной сухожилий. Особенно развиты мышцы, управляющие движением крыла: большая грудная и подклюничная, вес которых достигает 0,1 и даже 0,2 общего веса тела. Сильно развита мускулатура шеи и ног.

Нервная система птиц характеризуется — по сравнению с пресмыкающимися — большим развитием головного мозга (большие полушария, высокое развитие зрительных центров в среднем мозгу и мозжечке). В отличие от млекопитающих, в больших полушариях и, соответственно, в высшей нервной деятельности преобладающее значение получает не кора, а подкорковые центры (комплекс полосатого тела).

Обонятельные центры (как и обоняние) развиты слабо. В спинном мозгу чувствительные элементы развиты слабо, двигательные — весьма значительно.

Из органов чувств на первом месте стоит зрение, что связано с передвижением путем полета. Глаза очень велики, строение сетчатки очень сложно. Слух также хорошо развит. Наружной ушной раковины нет. В среднем ухе только одна слуховая косточка. Имеются три полукружных канала. Улитка образует один завиток.

В системе пищеварительных органов для многих видов характерно наличие зоба и мускульного желудка, выполняющего функции размельчения пищи. Прямая кишка открывается в клоаку, куда впадают также выводные протоки половых и выделительных органов.

Легкие птиц относительно невелики и малорастяжимы. Легочное дыхание осуществляется с помощью воздушных мешков, выполняющих роль «мехов» при вентиляции легких и играющих также важную роль в терморегуляции (защита от перегрева).

Сердце птиц относительно большое, четырехкамерное. Аорта состоит лишь из правой дуги. Имеется воротная система почек. Температура тела очень высокая — в среднем около 42°.

Почки по своему развитию метанефрические. Мочевой пузырь у взрослых нет. В строении полового аппарата характерны: асимметрия его у самок; отсутствие (за редкими исключениями) наружного совокупительного органа у самцов; сильное развитие в яйцеводе особых желез, образующих белковую и известковую оболочки яиц (скорлупу).

Плодовитость птиц относительно невелика, что биологически компенсируется сложными формами заботы о потомстве (в особенности у тех видов, которые развиваются по птенцовому типу). Птицы обладают хорошо развитой системой эндокринных желез.

Размеры птиц очень различны, но большинство современных видов имеет небольшую величину. Самая крупная из современных птиц — страус — имеет вес до 90 кг и высоту до 275 см. Некоторые виды колибри весят менее 2 г, мелкие виды воробьиных, около 5-6 г.

Современных видов птиц около 6000. Распространены по всему Земному шару — от Антарктики до островов Северного Ледовитого океана. Известны птицы с поздней юры. Разделяются на три подкласса.

Принципы систематики

Морфологически птицы довольно разнообразны, и их разделение на группы требует учета не только морфологии, но и экологии и истории. Помимо двух обычных подклассов — ящерохвостых (*Saurornithes*), к которым относят древнейших юрских птиц, сохраняющих еще многие рептильные признаки, и птицеохвостых (*Ornithurae*), объединяющих птиц «современного» облика, мы выделяем в особый подкласс *Odontornithes* и меловых зубастых птиц, имеющих неясные взаимоотношения с другими группами.

Историческое развитие

Палеонтологический материал по птицам невелик и фрагментарен и позволяет лишь в самых общих чертах наметить историю этого класса. Древнейшая птица — археоптерикс (*Archaeopteryx*) известна из верхней юры Германии. По строению черепа археоптерикс во многом очень близок к псевдозухиям. Мозговая коробка у него сравнительно небольшая, зубы развиты по всей длине челюстей и ротового клюва не было, нижняя челюсть

имела боковое отверстие. Позвонки у археоптерикса, как и у псевдозухий, амфицельные, кости непневматичные, тазовые кости и хвостовые позвонки не срастались, а в крыле сохранялись свободные окотенные пальцы. С другой стороны, у псевдозухий сем. *Ornithosuchidae* роговая чешуя, известная по отпечаткам, становилась до некоторой степени перообразной: в ней намечался центральный стержень, а края чешуи имели насечки. По всей вероятности, предками птиц были двуногие псевдозухии типа *Ornithosuchidae*, перешедшие к древесному образу жизни и выработавшие способность к планирующим прыжкам с деревьев.

В позднем мезозое появились предковые формы современных групп. В раннетретичное время уже четко наметились современные отряды, в середине третичного времени — современные семейства и, по-видимому, даже некоторые роды.

Наибольшего развития птицы достигли к концу третичного времени. Небольшое количество современных или, во всяком случае, близких к современным видам птиц известно уже из позднего плиоцена. В плейстоцене исчезло большинство ископаемых групп птиц. По-видимому, современный свой облик авифауна приобрела в позднем плейстоцене. По подсчетам Говарда (Howard, 1950), в позднем плейстоцене современные формы составляли не менее 80% авифауны. Различия между плейстоценовыми и современными формами птиц не выходят, в сущности, за пределы подвидовых. Вместе с тем в плейстоценовой авифауне имелось значительное число исчезающих ныне видов и родов. Несомненно, с плейстоцена имели место изменения в географическом распределении птиц и притом более значительные, чем изменения в видовом составе.

Общее количество известных к 1950 г. ископаемых видов птиц — 783 (Lambrecht, 1937; Wetmore, 1951). Во времени количество вымерших видов распределяется так:

Юра	1
Мел	24
Эоцен	87
Олигоцен	143
Миоцен	204
Плиоцен	88
Плейстоцен	209
Голоцен	21
Неопределенная датировка	6

Всего 783 вида

На территории СССР ископаемые остатки птиц очень редки. Известны только два

Стратиграфическое распространение птиц

Систематические группы	Юра			Мел		Третичный		Четвертичный
	нижняя	средняя	верхняя	нижний	верхний	палеоген	неоген	
SAURORNITHES								
Archaeopteryges								
ODONTHORNITHES								
Hesperornithes								
Ichthyornithes								
Caenognath								
NEORNITHES								
GRADIENTES								
Struthiones								
Rheae								
Casuarii								
Dinornithes								
Aepiornithes						?		
Apteryges								
NATANTES								
Impennes								
VOLANTES								
Crypturi						?		
Galli								
Columbae								
Pterocletes						?		
Ralli								
Cariamae								
Grues								
Stereornithes								
Otides								
Diatrymae								
Limicolae								
Lari								
Alcae								
Gaviae								
Podicipites								
Procellariae								
Steganopodes								
Cressores								
Phoenicopteri								
Anseres								
Accipitres								
Striges								
Cuculi								
Psittaci								
Caprimulgi								
Coraciades								
Upupae								
Trogones								
Pici								
Macrochires								
Passeres								

значительных их местонахождения: одесские катакомбы (плиоцен) и Бинагады в Азербайджане (плейстоцен). Кроме того, в плиоценовых отложениях Украины и Кавказа известны довольно многочисленные остатки страусов.

Ископаемые виды птиц зачастую установлены на очень фрагментарном материале, пу-

тем сравнения с костями современных видов. Это побудило нас отказаться от составления диагнозов ископаемых птиц и за единичными исключениями в тексте приведены лишь диагнозы отрядов и списки ископаемых родов, распределенные по семействам. Текст составлен по данным на 1960 г.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ПОДКЛАСС SAURORNITHES. ЯЩЕРОПТИЦЫ, ИЛИ ЯЩЕРОХВОСТЫЕ

(= Saururae)

Характеризуется сочетанием птичьих признаков с признаками пресмыкающихся. Рогового клюва нет, и зубы развиты по всей длине челюстей. Мозговая коробка сравнительно мало увеличенная. Сохраняются заднелобные и заглазничные кости, образующие полную заглазничную дугу. Верхняя височная яма неглубокая, но полностью отделена от нижней височной ямы заглазничной и чешуйчатой костями (рис. 665). Позвонки амфицельные, хвост длинный, пигостиль не образован. Брюшные ребра оставались самостоятельными. В. юра. Один отряд.

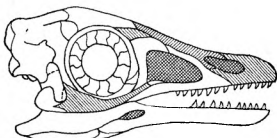


Рис. 665. Череп *Archaeopteryx lithographica* Meyer. Предчелюстная, челюстная, слезная и скуловая кости заштрихованы (Piveteau, 1955)

ОТРЯД ARCHAEOPTERYGES. АРХЕОПТЕРИКСЫ

Ящероптицы с хорошо развитыми окогненными пальцами на крыльях, имеющими типичное для пресмыкающихся число фаланг (2, 3, 4). Череп с хорошо развитым предглазничным отверстием, слезная и предлобная кости самостоятельные. Нижняя челюсть с боковым отверстием. Все позвонки, кроме крестцовых, оставались самостоятельными, хвостовые (рулевые) перья прикреплялись не пучком, как у современных птиц, а попарно к каждому из хвостовых позвонков. Грудина расширена поперечно, не имела кля и располагалась целиком между коракоидами, но в остальном плечевой пояс был построен, как у современных птиц. Ключицы образовывали вилочку. Тазовые кости не срастались друг с другом, лобковые образовывали широкий симфиз. В крыле плюсневые кости оставались самостоятельными. Малая берцовая кость хорошо развита, проксимальные косточки стопы не прирастали

к большой берцовой, но функционировало мезотарзальное сочленение. Плюсневые кости оставались самостоятельными. Ноги четырехпалые. В. юра. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО ARCHAEOPTERYGIDAE HUXLEY, 1872

Небольшие (размером с курицу) ящероптицы. Предглазничное отверстие очень большое, треугольное, резко расширяющееся кзади; от поздней оно отделено узкой перегородкой. Кольцо склеротики развито очень хорошо. Боковое отверстие нижней челюсти маленькое. В шее до 11 позвонков, спинных позвонков 13-14, а в крестце шесть позвонков, в хвосте 20-21. Головка бедра направлена к телу кости под углом 60°. I палец стопы направлен назад. Крылья округлые, небольшие. В. юра. Один род.

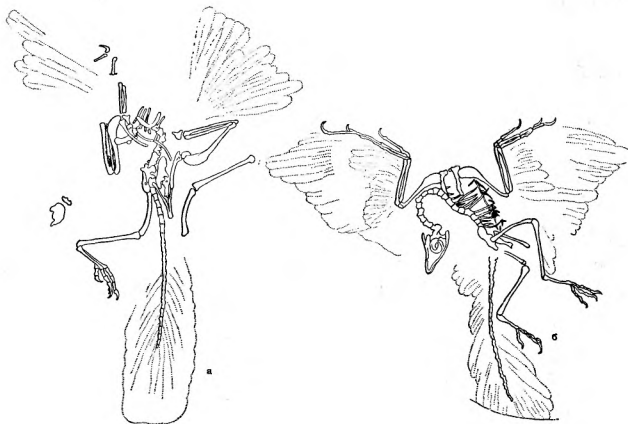


Рис. 666. *Archaeopteryx lithographica* Meyer:

а — экземпляр Британского музея ($\times 1/4$), б — экземпляр Берлинского музея ($\times 1/4$). В. юра Германии (Бавария) (de Beer, 1954)

Archaeopteryx Мейер, 1861 (= *Archaeornis* Dames, 1884). Тип рода — *Archaeopteryx lithographica* Meyer, 1861; в. юра (титон, литографские сланцы), Германия (Бавария). Один вид (рис. 666). Известно четыре экземпляра: голотип (отпечаток пера) хранится в Мюнхенском и Берлинском (противоотпечаток) музе-

ях; скелет, описанный как *Archaeopteryx macrura* Owen, 1863, хранится в Британском музее (Лондон); скелет, описанный как *Archaeornis siemensii* Dames, 1884 — в Берлинском музее; найденный недавно новый отпечаток этой ящероптицы (Heller, 1959) хранится в Геологическом музее в Эрлангене.

INCERTAE SEDIS

Laopteryx Marsh, 1881. Тип рода — *L. priscus* Marsh, 1881. в. юра, США (Вайоминг).

Один вид. Описан по фрагменту черепа. Принадлежность к классу птиц сомнительна.

ПОДКЛАСС ODONTORNITHES. ЗУБАСТЫЕ ПТИЦЫ

По-видимому, сборная группа птиц с неясным положением в системе. По строению черепа с большой мозговой коробкой, утраченными заднелобной и заглазничной костями и широко сливающимися с глазницами височными ямами примыкали к современным птицам, однако у большинства меловых птиц сохра-

нялись зубы и клюв покрывал лишь переднюю часть челюстей. Нёбо было, по-видимому, дромеогнатическим. Шейные позвонки часто оставались амфицельными. Как и у современных птиц, хвостовой отдел позвоночника был резко укорочен, и хвостовые позвонки иногда образовывали пигостиль. Метакарпальные

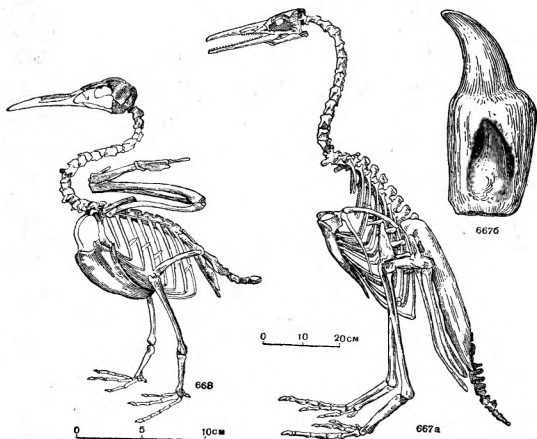


Рис. 667. *Hesperornis regalis* Marsh:

а — реконструкция; б — образование замещающего зуба, увеличено. В. мел США (Канзас)
(а — Piveteau, 1955; б — Lambrecht, 1933)

Рис. 668. *Ichthyornis victor* Marsh.

Реконструкция. В. мел США (Канзас) (по Piveteau, 1955)

косточки срастаются, III палец крыла редуцирован. Тазовые кости срастались, головка бедра направлена внутрь под прямым углом к телу кости, проксимальные косточки стопы прирастали к большой берцовой кости. Характерна связь большинства меловых птиц с водной средой; у некоторых, по-видимому, отсутствовала способность к полету. Мел. Три отряда.

Кроме того, к зубастым птицам иногда относят роды: *Scaniornis* Dames, 1887; *Parascaniornis* Lambrecht, 1933; *Gallornis* Lambrecht, 1931 — все из в. мела З. Европы. Ламбрехт (Lambrecht, 1933) относит эти три монотипических рода к подклассу Neornithes и сближает первые два с голенастыми (Cressorcs), а последний — с утиными (Anseres).

ОТРЯД HESPERORNITHES. ГЕСПЕРОРНИСЫ

Крупные птицы (скелет *Hesperornis regalis* Marsh, 1873 достигал в длину 80 см), напоминавшие по облику современных гагар. Череп дромеогнатический. Зубы сидели в общем желобке, предчелюстная кость без зубов. Пиго-стиля не было. Крылья редуцированы (имеется лишь плечевая кость); грудина без киля. Мощные задние конечности плавательного

типа. Головной мозг был развит слабо. Мел. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО HESPERORNITHIDAE MARSH, 1872

Позвонки гетероцельные. В. мел. Два рода: *Hesperornis* Marsh, 1873 (четыре вида); в. мел США (Канзас) (рис. 667). *Hargeria* Lucas, 1903 (один вид); в. мел США (Канзас).

СЕМЕЙСТВО ENALIORNITHIDAE FÜRBRINGER, 1888

Позвонки амфицельные. Мел. Два рода: *Enaliornis* Seeley, 1864 (два вида); н. мел. Англии. *Neogaornis* Lambrecht, 1929 (один вид); в. мел. Чили.

СЕМЕЙСТВО BAPTORNITHIDAE ANONYMUS, 1910

В. мел. Один род *Baptornis* Marsh, 1877 (один вид); в. мел. США.

ОТРЯД ICHTHYORNITHES. ИХТИОРНИСЫ

Летающие птицы. Позвонки амфицельные. Имеет пигостиль. Грудина большая, с килем. Цевка короткая. Нижняя челюсть с зубами, приписывавшаяся ихтиорнису, возможно, принадлежит мозазавру (Gregory, 1952). В. мел. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО ICHTHYORNITHIDAE MARSH, 1873

В. мел. Один род *Ichthyornis* Marsh, 1872 (семь видов); в. мел. США (рис. 668).

СЕМЕЙСТВО APATORNITHIDAE FÜRBRINGER, 1888

В. мел. Один — два рода: *Apatornis*, Marsh, 1895 (один вид)? *Cimoliopteryx* Marsh, 1899 (один вид), в. мел. США (Вайоминг).

ОТРЯД CAENOGNATHI. ЦЕНОГНАТЫ

Челюсти без зубов. В. мел. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО CAENOGNATHIDAE STERNBERG, 1940

В. мел. Один род *Caenognathus* Sternberg, 1940 (один вид); в. мел. Канады (Альбер-

та). Известен по одной челюсти, возможно, принадлежащей динозавру (Wetmore, 1951, 1960).

ПОДКЛАСС NEORNITHES. СОВРЕМЕННЫЕ ПТИЦЫ

(= Ornithurae)

«Типичные» птицы современного облика. За единичными исключениями, зубы полностью утрачены и замещены роговым клювом. Мозговая коробка большая, заднелобная и заглазничная кости утрачены, и височные ямы широко сливаются друг с другом и с глазницей. Нижняя челюсть без бокового отверстия. Шейные позвонки гетероцельные, с седловидными суставными поверхностями. Хвост резко укорочен, и хвостовые позвонки обычно срастаются в пигостиль. Метакарпальные косточки срастаются. В крыле III палец редуцирован. Тазовые кости срастаются, головка бедра направлена внутрь под прямым углом к телу кости. Проксимальные косточки стопы прирастают к большой берцовой. В. мел. — ныне. Три надотряда.

В классификации современных птиц большое значение придают типу строения нёба. Наибо-

лее примитивные птицы (страусы, тинаму) обладают так называемым дромеогнатическим, или древним, типом нёба, характеризующимся сохранением ряда характерных для пресмыкающихся особенностей: хорошо развитыми базиптеригонидными отростками, срастанием крыловидных костей с нёбными, большими размерами сошника; квадратная кость на проксимальном конце имеет неразделенную сочленовную головку.

Все остальные птицы обладают «новым» типом строения нёба, характеризующимся редукцией базиптеригонидных отростков, подвижным соединением крыловидных костей с нёбным, двойным проксимальным мышелком квадратной кости и маленьким сошником. Различают:

1) схизогнатический тип «нового» нёба, при котором сошник заостряется кпереди;

2) десмогнатический тип, при котором сошник очень мал, иногда совсем не развит, а небные отростки челюстных костей сра-

стаются друг с другом, образуя вторичное небо;

3) эгитогнатический тип, при котором сошник спереди расширен или раздвоен.

НАДОТРЯД GRADIENTES. БЕГАЮЩИЕ, ИЛИ ПЛОСКОГРУДЫЕ

(Ratitae)

Крупные птицы, приспособленные к передвижению по земле и лишенные способности к полету. Череп дромеогнатический. Передние конечности редуцированы; грудина, как правило, без киля. Лопатка и коракоид срастают-

ся, ключицы не образуют «вилочки». Задние конечности хорошо развиты; число пальцев обычно уменьшено до трех и даже до двух (рис. 669). Эоцен — ныне. Шесть отрядов.

ОТРЯД STRUTHIONES. СТРАУСЫ

Крупные птицы (высота современного африканского страуса — до 260—275 см). Короткий клюв, длинные шея и ноги. Крыловидные кости не соединяются с сошником. Передние конечности сильно редуцированы и рудиментарны; нет ключиц; у одного ископаемого рода грудина с рудиментом киля. Лобковые кости сращены (вентральный симфиз). Ноги двупалые (I и II пальцы редуцированы). Эоцен — ныне. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО ELEUTHERORNITHIDAE

Близки к настоящим страусам (сем. Struthionidae), но более примитивны. Эоцен. Один род *Eleutherornis* Schaub, 1941 (один вид); эоцен Швейцарии.

СЕМЕЙСТВО STRUTHIONIDAE

Настоящие страусы. Миоцен — ныне. Три рода.

Palaeostruthio Burtshak-Abramowitsch, 1953. Тип рода — *P. sternatus* Burtshak-Abramowitsch, 1953; миоцен (мэотис), Украина (Одесская обл.). Описан по крупной грудине с рудиментарным килем. Один вид.

Urmioris Mequienet, 1925. Тип рода — *U. taraghanus* Mequienet, 1925; н. плиоцен, Иран, Ю. Украина и Молдавия. Размером с журавля. Систематическое положение неясно, первоначально описан как вид отряда журавлиных (Grues), но строение фаланги и цевки,

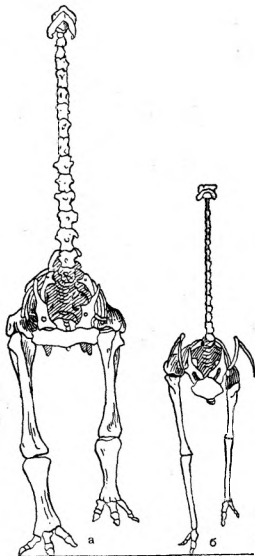


Рис. 669. Скелет бескилевых птиц:

а — *Aepyornis maximus* Geoffroy; б — *Struthio camelus* Linnaeus, уменьшено (Stresemann, 1934)

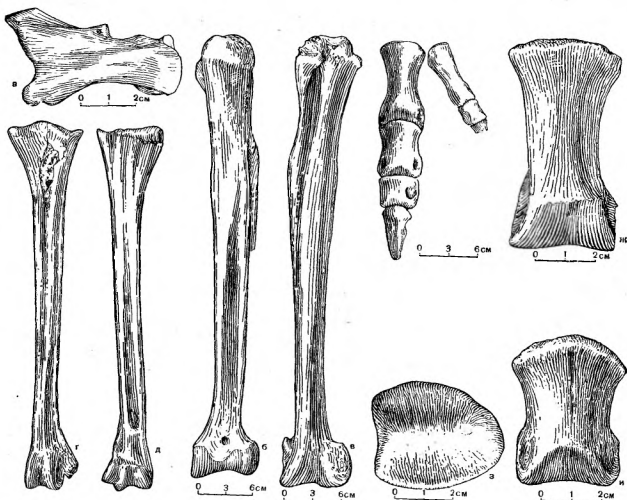


Рис. 670. *Struthio brachydactylus* Burtshak-Abramovitch;

а — эмисграфий снизу; б, в — левая голенистая кость с дорсальной (б) и вентральной (в) сторон, г, д — левая цевка с дорсальной (г) и вентральной (д) сторон (х/4); е — пальцы левой задней конечности; ж, з — первая фаланга III пальца левой ноги с дорсальной стороны (ж) и со стороны проксимальной суставной поверхности (з); и — вторая фаланга III пальца левой ноги с дорсальной стороны. Плиоцен (меотис) СССР (Украина) (Бурчак-Абрамович, 1953)

в особенности двупалость позволяет сближать этот род со страусами. Один вид.

Struthio Linnaeus, 1758 (= *Struthiolithus* Brandt, 1873). Тип рода — *Struthio camelus* Linnaeus, 1758; современный, Африка (степи, пустыни и полупустыни); в историческое время обитал также в З. Азии (Белуджистан, Иран, Аравия и Сирия). Около 27 видов, в том числе один современный (африканский страус); неоген Индии и С. Африки; в миоцен Украины и Казахстана; плиоцен Греции, Украины, Предкавказья, Азербайджана, Ка-

захстана, Ирана, Индии, Монголии, Китая и С. Африки; плейстоцен Венгрии, Азербайджана, Забайкалья, Китая и Центр. Африки; ? палеолит Забайкалья; субфоссильный, Китай, Монголия, С. Африка; историческое время и современный, З. Азия и Африка. С территории СССР описано три вида, в том числе *S. brachydactylus* Burtshak-Abramovitch, 1953; в миоцен Украины (Одесская обл.) — небольшой короткопалый страус с тенденцией к однопалости (рис. 670). Кроме того, с территории СССР известны остатки 10 неназванных видов страусов.

ОТРЯД RHEAE. НАНДУ

Сошник доходит до крыловидных костей. Седлищные кости срастаются в симфизе. Ноги трехпалые. Высота современного нанду *Rhea americana* Linnaeus, 1758 — 150 см. Плиоцен — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО RHEIDAE

Плиоцен — ныне. Два рода: *Heterorhea* Roverto, 1914; один вид, плиоцен Бразилии. *Rhea* Moering, 1811 (один вид); плейстоцен Аргентины; современный, степи Ю. Америки.

ОТРЯД CASUARI. КАЗУАРЫ

Нёбные отростки челюстной кости сращены с сошником и предчелюстной костью. Сошник соединяется с нёбными и крыловидными костями подвижным сочленением. Нет I пальца кисти. Каудальная часть седлищных костей срастается с подвздошными. Ноги трехпалые. Плейстоцен — ныне. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО CASUARIIDAE. КАЗУАРОВЫЕ

Плейстоцен — ныне. Один род *Casuarus* Brisson, 1830 (шесть видов, в том числе пять современных); плейстоцен Нов. Зеландии; современный, Австралия и Нов. Гвинея.

СЕМЕЙСТВО DROMICIDAE. ЭМУ

Плейстоцен — ныне. Один род *Dromiceus* Viellot, 1774 (четыре вида, в том числе один современный); плейстоцен — ныне, Австралия.

СЕМЕЙСТВО DROMORNITHIDAE FÜRBRINGER, 1888

Плейстоцен. Два рода: *Dromornis* Owen, 1872 (один вид); плейстоцен Ю. Австралии. *Genyornis* Stirling et Zietz, 1894 (один вид); плейстоцен Ю. Австралии.

ОТРЯД DINORNITHES. МОА

Череп широкий и плоский. Височная яма широкая и глубокая. Крыловидные кости сращены с базиптеригиальными отростками. Клюв короткий. Грудина очень выпуклая, но без кила, с длинными боковыми отростками; коракоидные ямки слабо выражены или отсутствуют. Передние конечности утрачены. Таз широкий, ноги трехпалые или четырехпалые. Миоцен — голоцен. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО DINORNITHIDAE BONAPARTE, 1853

Клюв относительно длинный, широкий, изогнутый вниз. Височный и лямбдовидный гребни черепа широко разделены. Грудина с широко расходящимися боковыми отростками. Цевка относительно тонкая, короче бедра. Плиоцен — голоцен. Один род.

Dinornis Owen, 1843 (пять видов); плиоцен — голоцен Нов. Зеландии (рис. 671). На Северном острове последние моа исчезли 250—300 лет тому назад. На Южном — только в XVIII в. В Британском музее (Лондон) хранится скелет *D. maximus* Owen, 1864, высотой 255 см.

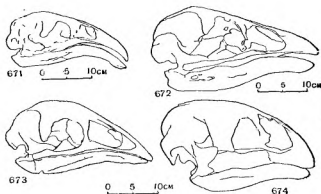


Рис. 671. *Dinornis* Owen.

Череп сбоку. Плейстоцен Нов. Зеландии (Lambrecht, 1933)

Рис. 672. *Anomalopteryx* Reichenbach.

Череп сбоку. Плиоцен Нов. Зеландии (Lambrecht, 1933)

Рис. 673. *Emeus* Owen.

Череп сбоку. Плейстоцен Нов. Зеландии (Lambrecht, 1933)

Рис. 674. *Euryapteryx* Owen.

Череп сбоку. Плейстоцен Нов. Зеландии (Lambrecht, 1933)

СЕМЕЙСТВО EMEIDAE BONAPARTE, 1854

Клюв почти прямой и короткий. Грудина относительно плоская, с небольшими боковыми

отростками. Цевки массивные, толще бедра. Миоцен — голоцен (историческое время). Четыре рода.

Anomalopteryx Reichenbach, 1852 (четыре вида); в. миоцен (н. плиоцен) — плейстоцен Нов. Зеландии (рис. 672). *Megalapteryx* Haast, 1886

(три вида); плейстоцен — голоцен Нов. Зеландии. *Emeus* Reichenbach, 1852 (четыре вида); плейстоцен — голоцен Нов. Зеландии (рис. 673). *Euryapteryx* Haast, 1874 (семь видов); плейстоцен — голоцен Нов. Зеландии (рис. 674).

ОТРЯД АЕРУОРНИТЕС. ЭПИОРНИСЫ

Слезная, лобная и предглазничная кости черепа сращены друг с другом. Грудина низкая и широкая. Крылья рудиментарны, имеются рудименты костей предплечья и запястья. Таз в завертлужной части резко расширен. Ноги трехпалые, цевка широкая и уплощенная. Ребра без ключковидных отростков. Олигоцен (Эоцен) — голоцен. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО АЕРУОРНИТИДАЕ GEOFFREY ST. HILAIRE

Типичные представители отряда. Олигоцен — голоцен. Три рода: *Stromeria* Lambrecht, 1929 (один вид); олигоцен Египта. *Mullerornis* Milne-Edwards et Grandidier, 1894 (три вида); плейстоцен Мадагаскара. *Aepyornis* Geoffroy

St. Hilaire, 1850 (четыре вида); плейстоцен и голоцен Мадагаскара.

СЕМЕЙСТВО ЕРЕМОРЕЗИДАЕ

Отличаются от эпиорнисов меньшей специализацией. По строению голени напоминают эму, нанду и казуаров. Скорлупа яиц промежуточного типа между скорлупой собственно эпиорнисов и страусов. Олигоцен, сомнительные остатки известны из эоцена. Один-два рода.

Eremopezus Andrews, 1904 (один вид); н. олигоцен Египта ? *Psammornis* Andrews, 1911 (два вида); эоцен (?) С. и З. Африки; известны только по обломкам скорлупы яиц.

ОТРЯД АРТЕРЫГЕС. КИВИ

Бескилевые птицы относительно некрупных размеров, с длинным клювом, четырехпалыми ногами, не срастающимися с ребрами крючковидными отростками и рудиментарными передними конечностями. Ключиц нет. Нёбные отростки челюстных костей срастаются с сошником и предчелюстной костью, сошник срастается с крыловидными костями. Плейстоцен — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО АРТЕРЫГИДАЕ

Плейстоцен — ныне. Три рода: *Metapteryx* de Vis, 1892 (один вид); плейстоцен Австралии. *Pseudapteryx* Lydekker, 1891 (один вид); субфоссильный, Нов. Зеландия. *Aptryx* Shaw, 1850 (три вида); современные, Нов. Зеландия.

НАДОТРЯД NATANTES. ПЛАВАЮЩИЕ

Нелетающие водные птицы, перешедшие к плаванию с помощью крыльев. Скелет непневматичный. Череп схизогнатический, но двойственность проксимальной сочленовой головки квадратной кости выражена слабо. Грудина с килем. Крючковидные отростки не сращены, а только сочленены с ребрами. Скелет кры-

ла уплощен; метакарпальные косточки срастаются; фаланги I пальца редуцированы. Олигоцен — ныне. Один отряд. Обычно плавающих объединяют вместе с летающими птицами (Volantes) в надотряд новонёбных (Neognathae).

ОТРЯД ИМПЕННЕС. ПИНГВИНЫ

Кости черепа слабо срастаются. Нет базиптеригонидных отростков. Двойной сошник. Позвонки, начиная с третьего-четвертого грудного, — опистоцелные. Крестцовые позвонки с тазом не срастаются. Нога четырехпалая,

предплюсневые кости срастаются не полностью. Ряд особенностей в оперении и мускулатуре. Олигоцен — ныне. Два семейства: *Cladornithidae* и *Spheniscidae*.

Уитмор (Weismore, 1951) считает, что сем. Cladornithidae следует относить к надотряду Volantes (отряд Steganopodes, подотряд Odontopteryges).

СЕМЕЙСТВО CLADORNITHIDAE AMEGHINO, 1895

Олигоцен. Два рода: *Cladornis* Ameghino, 1895 (один вид); в олигоцене Аргентины; *Cruschedula* Ameghino, 1899 (один вид); в олигоцене Аргентины.

СЕМЕЙСТВО SPHENISCIDAE. ПИНГВИНОВЫЕ

Олигоцен — ныне. 26 родов.

Ископаемые роды: *Palaeospheniscus* Moreno et Mercerat, 1891 (10 видов); в олигоцен — миоцен Аргентины. *Paraspheniscus* Ameghino, 1895 (два вида); *Perispheniscus* Ameghino, 1906 (один вид); *Palaeoapterodytes* Ameghino, 1906 (один вид); *Pseudospheniscus* Ameghino,

1906 (два вида); *Argyrodyptes* Ameghino, 1906 (один вид); *Delphinornis* Wiman, 1905 (один вид); *Neculus* Ameghino, 1906 (один вид); *Melanocorynoides* Ameghino, 1906 (один вид); *Isotremornis* Ameghino, 1906 (один вид); *Paraptenodytes* Ameghino, 1891 (один вид); *Arthrodytes* Ameghino, 1906 (два вида, в том числе *A. andrewsi* Ameghino, 1901 — гигантская форма, плечевая кость 149 мм); *Treleudytes* Ameghino, 1906 (один вид) — все из миоцена Аргентины. *Ichthyopteryx* Wiman, 1905 (один вид); *Eospheniscus* Wiman, 1905 (один вид); *Anthropornis* Wiman, 1905 (один вид); *Pachypteryx* Wiman, 1905 (один вид); *Orthopteryx* Wiman, 1905 (один вид) — все из миоцена о-ва Сеймур. *Palaeodyptes* Huxley, 1859 (один вид); *Pachydyptes* Oliver, 1930 (два вида) — все из миоцена Нов. Зеландии.

Современные: шесть родов с 17 видами; по бережья морей Южного полушария.

НАДОТРАД VOLANTES. ЛЕТАЮЩИЕ

Весьма разнородная группа «типичных» птиц. Даже формы, вторично утратившие способность к полету, обладают глубокими приспособлениями типичных летающих птиц (килем на грудине, пигостилем, образованным по крайней мере тремя позвонками, и др.). Череп обычно десмогнатический или схизогнатический, реже эпитогнатический и только в одной небольшой группе (Crypturi) остается дреомегнатическим; однако в этом случае пённые

кости соприкасаются по средней линии. Квадратная кость почти всегда (исключая Crypturi) обладает двойной проксимальной сочленовой головкой. В. мел. — ныне. 40 отрядов, из них в ископаемом состоянии известен 31. Только два отряда вымершие (Stereornithes и Diatrymae). Отряд Crypturi иногда объединяют вместе с Gradients в надотряд древнелётных птиц (Palaeognathae).

ОТРАД CRYPTURI. СКРЫТОХВОСТЫЕ

Нёбо дреомегнатического типа. Проксимальный сочленовный мыщелок квадратной кости неразделенной. Шейных позвонков 16—18. Грудные позвонки образуют спинную кость. Пигостиль развит слабо и состоит только из трех позвонков. Грудина длинная и узкая, с килем. Пальцев ноги три-четыре. Плиоцен (? в. миоцен) — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО TINAMIDAE. ТИНАМУ

Плиоцен — ныне. 10 родов. Ископаемый род *Tinamisornis* Rovereto, 1914 (два вида); в. плиоцен Аргентины. Ископаемый вид современного рода *Nothura* Wagler, 1830; плейстоцен Аргентины. Современные: девять родов с 33 видами, Центр. и Ю. Америка; около 10 современных видов из плейстоцена Аргентины.

ОТРАД GALLI. КУРИНЫЕ

Череп схизогнатический, со слабо развитым боковым и большим базиптеригиальными отростками. Клюв выпуклый, короткий, слегка загнутый вниз. Шейных позвонков 16. Ключица

ча с хорошо выраженным нижним отростком (hypocleidum). Ноги четырехпалые. Эоцен — ныне. Шесть семейств.

СЕМЕЙСТВО MEGARODIDAE. БОЛЬШЕНОГИ

Плейстоцен — ныне. Семь родов.

Ископаемый вид современного рода *Chosornis* de Vis, 1889; плейстоцен Австралии (Квинсленд).

Современные: семь родов с 10 видами; Индонезия, Филиппины, Австралия.

СЕМЕЙСТВО GALLINULOIDIDAE LUCAS, 1900

Ископаемые формы, промежуточные по строению между куриными (Galli) и пастушковыми (Ralli). Эоцен. Один род.

Gallinuloides Eastman, 1900 (один вид); ср. эоцен США (Вайоминг).

СЕМЕЙСТВО CRACIDAE. ГОРНО

Миоцен — ныне. 11 родов.

Ископаемые виды современного рода *Ortalis* Merrem, 1786 (три вида); н. миоцен и н. плиоцен США.

Современные: 11 родов с 38 видами; Центр. и Ю. Америка.

СЕМЕЙСТВО TETRAONIDAE. ТЕТЕРЕВИНЫЕ

Эоцен — ныне. 13 родов.

Ископаемые роды: *Palaeolectoris* Wetmore, 1930 (два вида); эоцен США (Небраска). *Palaeotetrix* Shufeldt, 1892 (один вид); плейстоцен США (Орегон).

Ископаемые виды современных родов: *Tympanuchus* Gloger, 1892 (два вида); н. миоцен и плейстоцен США. *Pediocetes* Baird, 1858 (два вида); плейстоцен США (Орегон).

Современные: 11 родов с 18 видами; Европа, Азия и С. Америка; несколько современных видов известно из плейстоцена и голоцена Европы и С. Америки.

СЕМЕЙСТВО PHASIANIDAE. ФАЗАНОВЫЕ

(= Pavonidae)

Эоцен — ныне. Более 60 родов.

Ископаемые роды: *Palaeophasianus* Shufeldt, 1913 (один вид); н. эоцен США (Вайоминг). *Filholornis* Milne-Edwards, 1891 (три вида, несколько напоминают гоацина *Opisthocomus*); *Paraortyx* Gaillard, 1908 (два вида) — все из в. эоцена или н. олигоцена Франции. *Palaeortyx* Milne-Edwards, 1871 (не менее 13 форм, обозначенных авторами как «species?»); в. эоцен или н. олигоцен — в. миоцен Франции. *Palaeortyx* Depéret, 1888 (четыре вида, сходны с современным родом *Ortyx*);

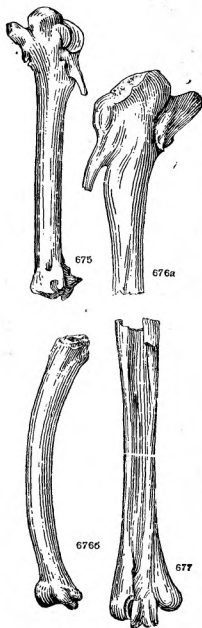


Рис. 675. *Plioperdix coturnoides* (Tugarinov).

Пястная кость (×6). Плиоцен СССР (Украина) (Тугаринов, 1940)

Рис. 676. *Alectoris plicata* Tugarinov.

Кости: а — локтевая, б — пястная (×6). Плиоцен СССР (Украина) (Тугаринов, 1940)

Рис. 677. *Ammodendrix ponticus* Tugarinov.

Цевка (×6). Плиоцен СССР (Украина) (Тугаринов, 1940)

н. олигоцен — в. плиоцен Франции. *Taoperdix* Milne-Edwards, 1871 (два вида); в. олигоцен Франции. *Archaeophasianus* Lambrecht, 1933 (два вида); в олигоцен — миоцен США. *Mior-tux* Miller, 1944 (один вид); н. миоцен США (Ю. Дакота). *Palaeoperdix* Milne-Edwards, 1871 (три вида); ср. миоцен Франции. *Miophasianus* Lambrecht, 1933 (четыре вида); ср. и в. миоцен Франции и Германии. *Miogallus* Lambrecht, 1933 (один вид); в. миоцен Германии. *Curtonyx* Wetmore, 1934 (один вид); в. миоцен США (Небраска). *Anissolornis* Ameghino, 1891 (один вид); миоцен Аргентины. *Plioperdix* Kretzoi, 1955 (= *Pliogallus* Tugarinov, 1940, поп. Gaillard), (один вид, близок к современным перепелам *Coturnix*); плиоцен Украины (одесские катакомбы) (рис. 675).

Ископаемые виды современных родов: *Gallus* Brisson, 1760 (два-три вида); плиоцен Украины (одесские катакомбы) и 3. Европы; не определенные до вида остатки указаны также для плейстоцена и голоцена Нов. Зеландии. *Alectoris* Kaup, 1829 (один вид); плиоцен Украины (одесские катакомбы) (рис. 676).

Ammoperdix Gould, 1851 (один вид); плиоцен Украины (одесские катакомбы) (рис. 677) *Phasianus* Linnaeus, 1758 (два вида); н. плиоцен Греции и плейстоцен Палестины; сомнительные остатки указаны для третичных отложений США. *Colinus* Lesson, 1828 (один вид); в. плиоцен США (Канзас). *Francolinus* Stephens, 1819 (один вид); ? плейстоцен Венгрии.

Современные: около 50 родов с 172 видами; распространены по всей Земле, кроме Арктики и Антарктики.

СЕМЕЙСТВО MELEAGRIDAE. ИНДЮКОВЫЕ

Миоцен — ныне. Три рода.

Ископаемый род *Parapavo* Miller, 1916 (один вид); плейстоцен США (Калифорния).

Ископаемые виды современных родов: *Meleagris* Linnaeus, 1758 (не менее шести видов); миоцен и плейстоцен С. Америки. *Agriocharis* Chapman, 1867 (один вид); плейстоцен США (Аризона).

Современные: два рода с двумя видами; С. Америка.

ОТРЯД COLUMBAE. ГОЛУБИ

Небó схизогнатическое; сонщик обычно отсутствует; имеются базиптергоидные отростки. Спинная кость из трех — пяти позвонков. Шейных позвонков 14—15. Вилочка в виде закругленной дуги, без hypocleidum. Обычно две пары вырезок на заднем крае грудины. Ноги четырехпалые, задний (I) палец сочленен с цевкой на одном уровне с передними. Олигоцен — ныне. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО COLUMBIDAE. ГОЛУБИНЫЕ

Олигоцен — ныне. 21 род.

Ископаемые роды: *Gerandia* Lambrecht, 1933 (один вид); в. олигоцен Франции. *Lithophaps* de Vis, 1891 (один вид); *Progora* de Vis, 1889 (один вид) — оба из плейстоцена Австралии.

Ископаемые виды современных родов: *Columba* Linnaeus, 1758 (два вида); в. плиоцен США (Аризона) и плейстоцен о-ва Мальта. *Leucosarcia* Gould, 1843 (один вид); плейстоцен Австралии. *Streptopelia* Bonaparte, 1855 (один вид) плейстоцен — голоцен о-ва Родригес. *Oreopelia* Reichenbach, 1852 (один вид); субфоссиальный, о-в Порто-Рико.

Современные: 18 родов с 289 видами; распространены по всей Земле, кроме Арктики и Антарктики.

СЕМЕЙСТВО RAPHAEDAE LINNAEUS, 1758. ДРОНТЫ (= Dididae)

Крупные наземные нелетающие птицы Маскаренских о-вов, с редуцированными крыльями. Размеры достигали 75 см в высоту и 25 кг веса (*Raphus cucullatus*). Европейцы застали этих голубей при открытии Маскаренских о-вов в XVI в. довольно многочисленными, но уже в XVII в. дронты были истреблены; последнее упоминание о живых дронтах (*Raphus cucullatus*) относится к 1679 г. Сохранилось несколько изображений дронтов, сделанных с натуры в XVII в., остатки мягких частей (хранятся в Оксфорде), отдельные кости и скелеты. Почти полные скелеты *Raphus cucullatus* имеются в Дарвинском музее в Москве. *Raphus apteronis* известен только по рисункам. Голоцен. Два рода.

Raphus Linnaeus, 1758 (два вида: *R. cucullatus* Linnaeus, 1758 и *R. apteronis* Schlegel, 1854) (рис. 678); *Pezophaps* Strickland et Melville, 1848 (один вид *P. solitaria* Strickland et Melville, 1848) — все из голоцена (историческое время) Маскаренских о-вов.

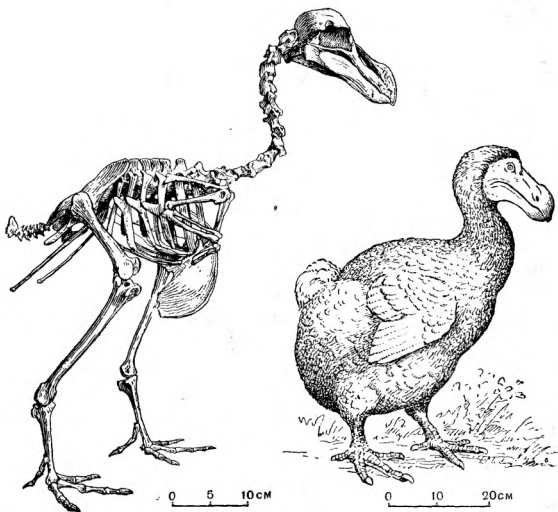


Рис. 678. *Raphus cucullatus* Linnaeus:

а — скелет; б — внешний вид. Субфосилильный, Маскаренские о-ва (а — Lambrecht, 1933; б — Дементьев, 1940)

ОТРЯД PTEROCLETES. РЯБКИ

СЕМЕЙСТВО PTEROCLETIDAE. РЯБКОВЫЕ

Череп схизогнатический; имеются базиптеригонидные отростки; сошника нет. Шейных позвонков 15-16. Грудина с двумя парами вырезок, киль грудины очень высокий. Ноги четырехпалые, со слабо развитым I (задним) пальцем, или трехпалые, без заднего пальца. В. эоцен или н. олигоцен — ныне. Одно семейство.

В. эоцен или н. олигоцен — ныне. Два рода. Ископаемые виды современного рода *Pterocles* Temminck, 1815 (три-четыре вида); в. эоцен или н. олигоцен Франции.

Современные: два рода с 16 видами; полупустыни и пустыни Европы, Азии и Африки.

ОТРЯД RALLI. ПАСТУШКИ

Череп схизогнатический, базиптеригонидные отростки отсутствуют. Шейных позвонков 15. Грудные позвонки не срастаются. Ключица не достигает грудины. На заднем крае грудины

одна пара глубоких вырезок. Завертлужная часть таза короткая и узкая. Ноги четырехпалые. Эоцен — ныне. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО RALLIDAE. ПАСТУШКОВЫЕ

Эоцен — ныне. Около 65 родов.

Ископаемые роды: ? *Telmatornis* Marsh, 1870 (два вида); эоцен США (Нью-Джерси) *Eocrex* Wetmore, 1931 (один вид); эоцен США (Колорадо). *Palaeorallus* Wetmore, 1931 (один вид); *Fulicaetornis* Lambrecht, 1933 (один вид) — оба из эоцена США (Вайоминг). *Telocrex* Wetmore, 1934 (один вид); в. эоцен Монголии. ? *Gypsornis* Milne-Edwards, 1871 (один вид); в. эоцен Франции. *Quercyrallus* Lambrecht, 1933 (три вида); в. эоцен — н. олигоцен Франции. *Palaeocrex* Wetmore, 1927 (один вид); олигоцен США (Колорадо). *Palaeoramides* Lambrecht, 1933 (один вид); *Paroortygometra* Lambrecht, 1933 (один вид) — оба из в. олигоцена Франции. *Rallirex* Lambrecht, 1933 (один вид); в. олигоцен или н. миоцен Венгрии. *Miorallus* Lambrecht, 1933 (один-два вида); миоцен 3. Европы. *Pararallus* Lambrecht, 1933 (один вид); миоцен Франции. *Miofulica* Lambrecht, 1933 (один вид); в. миоцен Бельгии. *Thiornis* Navas, 1922 (один вид); миоцен Испании. *Crecoides* Shufeldt, 1892 (один вид); плиоцен США. *Epirallus* Miller, 1942 (один вид); плейстоцен Мексики. *Microtribonx* Sharpe, 1894 (один вид); плейстоцен Австралии. *Palaeolimnas* Forbes, 1893 (два вида); плейстоцен — голоцен Нов. Зеландии. *Aptornis* Owen, 1844 (два вида); плейстоцен — голоцен (?) Нов. Зеландии. *Nesotrochis* Wetmore, 1918 (один вид); голоцен США. *Diaphorapteryx* Forbes, 1892

(один вид); голоцен о-ва Чатам. *Nesolimnas* Andrews, 1896 (один вид); субфос — сильный, о-в Чатам. *Aphanapteryx* Frauenfeld, 1868 (один-два нелетающих вида); историческое время, Маскаренские о-ва.

Ископаемые виды современных родов: *Rallus* Linnaeus, 1758 (два вида); н. плиоцен Италии и в. плиоцен США (Канзас). *Gallinula* Brisson, 1768 (два-три вида); в. плиоцен США (Канзас) и плейстоцен Австралии (Квинсленд). *Porphyrio* Brisson, 1760 (два вида); плейстоцен Австралии (Квинсленд). *Gallirallus* Matthews et Iredale, 1841 (один вид); плейстоцен Нов. Зеландии. *Fulica* Linnaeus, 1758 (два вида); плейстоцен США (Орегон) и Австралии (Квинсленд); голоцен о-ва Маврикия (Маскаренские о-ва). *Notornis* Owen, 1848; Новая Зеландия; из двух видов один истреблен, по-видимому, в 1844 г., другой вид современный.

Современные: 52 рода со 132 видами; распространены по всей Земле, кроме Арктики и Антарктики. Так называемый нелетающий пастушок (*Leguatta gigantea* Schlegel, 1822) — фантастическая форма; ее описание основано на рисунках каких-то птиц, вероятно, рода *Porphyrio* (Stresemann, 1922).

СЕМЕЙСТВО ORTHOCNEMIDAE

Олигоцен. Два рода: *Orthocnemus* Milne-Edwards, 1891 (четыре вида); *Elaphrocnemus* Milne-Edwards, 1891 (три вида) — все из н. олигоцена (фосфориты Керси) Франции.

ОТРЯД CARIAMAE. КАРИАМЫ

Череп десмогнатический, без базиптеригонидных отростков. Шейных позвонков 15. Грудина с одной вырезкой. Ноги четырехпалые. Плиоцен — ныне. Два семейства: Cariamidae и Hermosiornithidae. Первые в ископаемом состоянии не известны.

СЕМЕЙСТВО HERMOSIORNITHIDAE

Плиоцен. Два рода: *Procaria* Rovereto, 1914 (один вид); *Hermosiornis* Rovereto, 1914 (два вида) — все из н. плиоцена Аргентины.

ОТРЯД GRUES. ЖУРАВЛИ

Череп схизогнатический, без базиптеригонидных отростков. Шейных позвонков 17—20. Насколько грудных позвонков крастается в спинную кость. Ребер семь-восемь пар. Грудина без вырезок на заднем крае. Ноги четырех-

палые, голень и в особенности цевка длинные. Эоцен — ныне. Два подотряда: Psophia и Megalornithes. Первые в ископаемом состоянии не известны.

ПОДОТРЯД MEGALORNITHES. СОБСТВЕННО ЖУРАВЛИ

Эоцен — ныне. Пять семейств.

СЕМЕЙСТВО GERANOIDIDAE

Эоцен. Один род *Geranoides* Wetmore, 1933 (один вид); н. эоцен США (Вайоминг).

СЕМЕЙСТВО EOGRUIDAE

Эоцен. Один род *Eogrurus* Wetmore, 1934 (один вид); в. эоцен Монголии (Шара-Мурун).

СЕМЕЙСТВО GRUIDAE. ЖУРАВЛИНЫЕ

Эоцен — ныне. 14 родов.

Ископаемые роды: *Eobalearica* Gureev, 1949 (один вид *E. tugarinovi* Gureev, 1949, близкий к современному африканским павлиньим журавлям р. *Balearica*); н. эоцен Киргизии

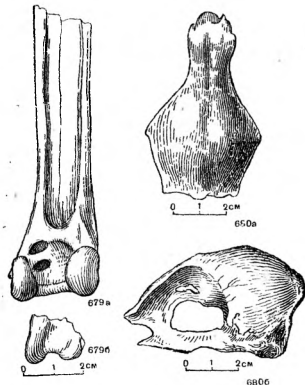


Рис. 679. *Eobalearica tugarinovi* Gureev.

Левая голеньная кость: а — с дорсальной стороны, б — дистальная сочленовая поверхность. Н. палеоген (? эоцен) СССР (Киргизия) (Гуреев, 1949)

Рис. 680. *Grus leucogeranus bogatschevi* (Serebrovskij).

Череп: а — сверху, б — сбоку. Плейстоцен, СССР (Азербайджан) (Серебровский, 1940)

(Ю. Фергана); это самая древняя находка птиц на территории СССР (рис. 679). ?*Laornis* Marsh, 1870 (один вид); эоцен США (Нью-Джерси). *Paragrurus* Lambrecht, 1933 (один вид); *Prologrus* Lambrecht, 1933 (два вида); *Aletornis* Marsh, 1872 (один сомнительный вид) — все из эоцена США (Вайоминг). *Geranopsis* Lydekker, 1891 (один вид); эоцен Англии и Франции. *Palaeogrurus* Portis, 1884 (четыре вида); ср. эоцен Италии, в. эоцен

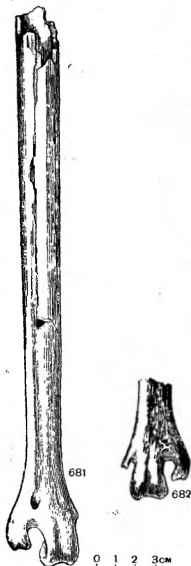


Рис. 681. *Ergilornis rapidus* Kozlova. Цевка с вентральной стороны. Олигоцен Монголии (Козлова, 1960)

Рис. 682. *Proergilornis minor* Kozlova. Цевка с вентральной стороны. Олигоцен Монголии (Козлова, 1960)

Англии и в олигоцен Франции. *Probalearia* Lambrecht, 1933 (один вид); в олигоцен Франции, *Pliogrus* Lambrecht, 1933 (два вида); н. плиоцен Германии и Греции.

Ископаемые виды современного рода *Grus* Pallas, 1767 (девять видов); плейстоцен З. Европы, Азербайджана и США (рис. 680).

Современные: четыре рода с 14 видами; все материка, кроме Антарктиды.

СЕМЕЙСТВО ERGILORNITHIDAE KOZLOVA, 1960

Олигоцен. Два рода: *Ergilornis* Kozlova, 1960 (один вид) (рис. 681); *Proergilornis* Koz-

lova, 1960 (один вид) (рис. 682) — оба из олигоцена Монголии.

СЕМЕЙСТВО ARAMIDAE. ПАСТУШКОВЫЕ ЖУРАВЛИ

Олигоцен — ныне. Пять родов.

Ископаемые роды: *Badistornis* Wetmore, 1940 (один вид); *Gnathornis* Wetmore, 1942 (один вид) — оба из олигоцена США (Ю. Дакота). *Aramornis* Wetmore, 1926 (один вид); ср. миоцен США (Небраска). *Euryonotus* Mercet, 1897 (один вид); миоцен Аргентины.

Современные: один род с одним видом; Центр. и Ю. Америка.

ОТРЯД STEREOORNITHES. ФОРОРАКИ

Очень крупные птицы Ю. Америки с массивным клювом и мощными ногами. Геологический возраст точно не известен; по-видимому, олигоцен — плиоцен. Пять семейств. Положение в системе неясно, и возможно, что форораки — сборная группа. Имеются некоторые черты сходства с журавлями и кариамами. Уитмор (Wetmore, 1951, 1960) относит форораков к принимаемому им в широком объеме отряду Grues (журавлей) и придает группе ранг надсемейства, объединяющего пять семейств: Phororacidae, Psilopteridae, Opisthodontidae, Brontornithidae и Cunaupallidae. Ламбрехт (Lambrecht, 1933) разделяет форораков на три семейства: Phororacidae, Brontornithidae и Opisthodontidae.

СЕМЕЙСТВО PHORORACIDAE

Наиболее изученная группа. Гигантские птицы (средняя высота около 150 см, крупные виды — до 300 см) с массивным черепом. Небо десмогнатического типа, сошник редуцирован или отсутствует. Квадратная кость с двойной проксимальной сочленовой головкой. Клюв высокий и относительно длинный. Акрокораконд (выступ на дистальном конце кораконда) развит слабо или отсутствует. Крылья редуцированные (не летали). Ноги длинные, четырехпалые; голень с окостеневшим *ligamentum transversum*. Олигоцен — плиоцен. Шесть родов.

Phororhacos Ameghino, 1891 (около 10 видов); олигоцен — ср. плиоцен Аргентины (рис. 683). *Andrewornis* Patterson, 1941 (один вид); олигоцен Аргентины. *Pelecymornis* Ameghino, 1891 (семь видов) (рис. 684); *Psilopterus* Ameghino, 1891 (один вид); *Gallornis* Lambrecht, 1931 (один вид, возможно синоним

Phororhacos longissimus Ameghino, 1891) — все из миоцена Аргентины. *Prophororhacos* Rovereto, 1914 (один вид); н. плиоцен Аргентины.

СЕМЕЙСТВО DEVINCENZIIDAE KRAGLIEVICH, 1932

Миоцен. Один род *Devincenzia* Kraglievich, 1932 (один вид); миоцен Уругвая.

СЕМЕЙСТВО BRONTORNITHIDAE LAMBRECHT, 1933

По размерам уступают представителям сем. Phororacidae. *Ligamentum transversum* на голени не окостеневало. Олигоцен — миоцен. Восемь родов.

Physornis Ameghino, 1895 (один вид); в олигоцен Аргентины. *Brontornis* Moreno et Mercet, 1891 (два вида); *Rostrornis* Moreno et Mercet, 1891 (один вид); *Liornis* Ameghino, 1891 (два вида); *Moreno-Merceratia* Lambrecht, 1933 (один вид); *Lophornis* Ameghino, 1891 (один сомнительный вид); *Ameghinia* Sharpe, 1898 (один сомнительный вид); *Staphylornis* Mercet, 1897 (четыре вида) — все из миоцена Аргентины.

СЕМЕЙСТВО OPISTHODACTYLIDAE AMEGHINO, 1895

Клюв сильно закругленный. Миоцен. Один род.

Opisthodontylus Ameghino, 1891 (один вид); миоцен Аргентины.

СЕМЕЙСТВО CUNAUPALLIDAE

Карпальная часть крыльев полностью редуцирована. Олигоцен. Один род.

Cunaupalla Rusconi, 1946 (один вид); олигоцен Аргентины.



Рис. 683. *Phororhacos inflatus* Ameghino.
Реконструкция. Олигоцен (?) Аргентины (Andrews, 1899)



Рис. 684. *Pelecyornis australis* Moreno et Mercat.
Реконструкция. Миоцен Аргентины (Lambrecht, 1933)

ОТРЯД OTIDES. ДРОФЫ

Крупные птицы. Небó схизогнатическое, без базилтеригонидных отростков. Шейных позвонков 16—18. На заднем крае грудины две пары вырезок. Ноги трехпалые (I пальца нет). Эоцен — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО OTIDAE. ДРОФИНЫЕ

Ср. эоцен — ныне. Несколько родов.

Ископаемый род *Palaeotis* Lambrecht, 1928; (один вид); ср. эоцен Германии.

Ископаемые виды современных родов: *Otis* Linnaeus, 1758 (два — три вида); в олигоцен, в миоцен и плейстоцен (?) 3. Европы. *Chlamydotis* Brisson, 1839 (один вид); плиоцен Украины (одесские катакомбы) (рис. 685). Кроме того, в плейстоцене Австралии (Квинсленд) найдена лопатка какой-то дрофы, вероятно, близкой к современному австралийскому роду *Choriotis*.

Современные: несколько родов с 23 видами; Африка, Ю. Европа и Азия.

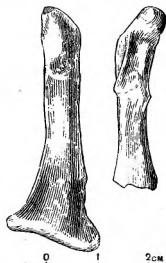


Рис. 685. *Chlamydotis ptilodeserti* Serebrovskij.
Кораконды. Плиоцен СССР (Украина) (Серебровский, 1941)

ОТРЯД DIATRYMAE. ДИАТРИМЫ

Крупные нелетающие птицы с массивным клювом, напоминающим клюв *Phororhacos*. Небо десмогнатическое. Квадратная кость с двойной проксимальной сочленовной головкой. Крыловидные кости подвижно сочленены с небными и квадратными. Сошник рудиментарный или отсутствует. Затылочная кость с выдающимся гребнем. Шея короткая. Крылья более или менее редуцированы; коракоиды сращены с лопатками и представлены короткой, широкой пластинкой; ключицы рудиментарные или отсутствуют. Таз широкий, вытянутый каудально; подвздошная и седалищная кости сращены почти по всей их длине. Ноги массивные, четырехпалые. Эоцен. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО DIATRYMATIDAE MATTHEW ET GRANGER, 1917

Эоцен. Два рода: *Omorhamphus* Sinclair, 1928 (один вид; челюсти с зубными альвеолами, цевка относительно короткая); н. эоцен США (Вайоминг). *Diatryma* Cope, 1876 (семь видов); эоцен С. Америки, Франции и Швейцарии (рис. 686).

СЕМЕЙСТВО GASTORNITHIDAE COPE, 1889

Громадные нелетающие птицы с рудиментарными костями крыльев. Нижняя челюсть

с зубными альвеолами. Эоцен. Два — четыре рода.

Gastornis Hebert, 1855 (три вида); эоцен Франции и Англии. *Remiornis* Lemoine, 1881 (один вид); эоцен Франции. *Dasornis* Owen, 1869 (один вид); *Macrornis* Seeley, 1866 (один вид) — оба из эоцена Англии.



Рис. 686. *Diatryma steini* Matthew et Granger.
Реконструкция. Эоцен С. Америки (Вайоминг)
(Lantreicht, 1933)

ОТРЯД LIMICOLAE. КУЛИКИ

Небо схизогнатическое; сошник хорошо развит; базиптеригиодные отростки имеются у одних групп и отсутствуют у других. Шейных позвонков 15—16. Ключица обычно с hypocleidum. Задний край грудины почти всегда с двумя парами вырезок. Дистальные концы подвздошной и седалищной костей сращены. Ноги с тремя-четырьмя пальцами. Эоцен — ныне. 11 семейств, из них четыре семейства (Jacanidae, Chionidae, Dromiidae и Glareolidae) в ископаемом состоянии не известны.

СЕМЕЙСТВО BURINIDAE. АВДОТКОВЫЕ

Олигоцен — ныне. Три рода. Ископаемый род *Mitrea* Lydekker, 1891 (один вид); олигоцен Франции.

Современные: два рода с девятью видами; умеренный и жаркий пояса Земли.

СЕМЕЙСТВО BATHORNITHIDAE WETMORE, 1927

Олигоцен. Один род *Bathornis* Wetmore, 1927 (один вид); олигоцен США (Колорадо).

СЕМЕЙСТВО ROSTRATULIDAE. ЦВЕТНЫЕ БЕКАСЫ

Эоцен — ныне. Три рода. Ископаемый род *Rhynchaetes* Wittich, 1899 (один вид); ср. эоцен Германии. Современные: два рода с двумя видами; Африка, Ю.-В. Азия, Австралия и Ю. Америки.

СЕМЕЙСТВО RHEGMINORNITHIDAE

Миоцен. Один род *Rhegminornis* Wetmore, 1943 (один вид); миоцен США (Флорида).

СЕМЕЙСТВО PRESBYORNITHIDAE WETMORE, 1926

Эоцен. Один род *Presbyornis* Wetmore, 1926 (один вид); эоцен США (Юта). Возможно, близок к современному роду *Recurvirostra* (сем. *Haradriidae*).

СЕМЕЙСТВО НАЕМАТОРОДИДЫ. КУЛИКИ-СОРОКИ

Миоцен — ныне. Два рода.

Ископаемый род *Paractornis* Wetmore, 1930 (один вид); миоцен США (Небраска).

Современные: один род с шестью видами; побережья всех материков, кроме Антарктиды.

СЕМЕЙСТВО CHARADRIIDAE. РЖАНКОВЫЕ

Эоцен — ныне. 73 рода.

Ископаемые роды: *Graculavus* Marsh, 1872 (два вида); эоцен США (Нью-Джерси). *Dolichopterus* Aymard, 1856 (один вид); н. олигоцен Франции. *Elorius* Milne-Edwards, 1868 (два вида, близки к современному роду *Limos*); в. олигоцен Франции и в. миоцен Германии. *Palumenius* Miller, 1942 (один вид); плейстоцен Мексики.

Ископаемые виды современных родов: *Tringa* Linnaeus, 1758 (13 видов, в том числе два незазванных); эоцен — плиоцен, 3. Европа; плиоцен Украины (одесские катакомбы) (рис. 687). *Calidris* Anonymus, 1804 (до пяти видов, в том числе три незазванных); ср. эоцен США (Вайоминг); в. олигоцен 3. Европы. *Philohela* Gray, 1841 (один вид); в. эоцен США (Вайоминг). *Numenius* Brisson, 1760 (один — два вида); в. эоцен и ср. миоцен Франции. *Vanellus* Brisson, 1760 (один вид); в. олигоцен Бельгии. *Himantopus* Brisson, 1760 (один — два вида); в. олигоцен и недатированные отложения Франции. *Charadrius* Linnaeus, 1758 (один вид); в. миоцен США (Колорадо). *Limos* Brisson, 1760 (один вид); в. миоцен США

(Калифорния). *Philamachus* Anonymus (Mergem), 1804 (один вид, очень крупный, вдвое больше современного *Ph. pugnax*); плиоцен Украины (одесские катакомбы) (рис. 688).

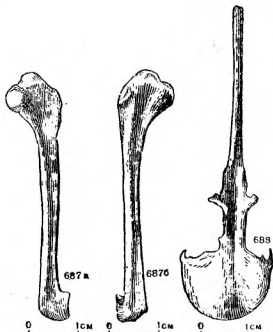


Рис. 687. *Gringa numenioides* Serebrovskij.

Плечевая кость: а — сверху, б — снизу. Плиоцен СССР (Украина) (Серебровский, 1941)

Рис. 688. *Philamachus binagadensis* Serebrovskij. Череп. Плейстоцен СССР (Азербайджан) (Серебровский, 1948)

Lobivanellus Strickland, 1841 (один вид); плейстоцен Австралии (Квинсленд). *Capella* Frenzel, 1811; (один вид); голоцен о-ва Порту-Рико.

Современные: 69 родов со 150 видами; распространены повсюду, кроме Антарктиды.

ОТРЯД LARI. ЧАЙКИ

СЕМЕЙСТВО STERCORARIIDAE. ПОМОРНИКИ

Плейстоцен — ныне. Один род *Stercorarius* Brisson, 1760 (пять видов, в том числе один ископаемый); плейстоцен США (Орегон); современные, Арктика и Субарктика.

СЕМЕЙСТВО LARIDAE. ЧАЙКИ

Олигоцен — ныне. Восемь родов; Ископаемый род *Gaviola* Miller et Sibley, 1941 (один вид); в. миоцен США (Небраска).

Птицы мелких, средних и крупных размеров, биологически связанные с водоемами. Небо схизогнатическое, без базитеригонидных отростков и затылочных фонтанелей. Шейных позвонков 15. Ключицы с hypocleidum. Ребер шесть — семь пар. Ноги четырехпалые, реже трехпалые. Эоцен — ныне. Четыре семейства: Stercorariidae, Laridae, Sternidae и Rhynchopidae; последние в ископаемом состоянии не известны.

Ископаемые виды современного рода *Larus* Linnaeus, 1758 (10 видов, в том числе два названных); в. олигоцен — плейстоцен З. Европы и США.

Современные: семь родов с 43 видами: повсюду, кроме тропического пояса.

СЕМЕЙСТВО STERNIDAE. КРАЧКИ

Эоцен — ныне. 17 родов.

Ископаемые роды: ?*Halcyornis* Owen, 1846 (один вид); н. эоцен Англии. ?*Palaeotringa* Marsh, 1870 (три вида); ?*Limosavis* Shufeldt,

1915 (один вид) — все из эоцена США (Нью-Джерси). ?*Limocolavis* Shufeldt, 1915 (один вид); олигоцен США (Орегон). ?*Rupelornis* van Beneden, 1871 (один вид); в. олигоцен Бельгии. ?*Pseudosterna* Mercet, 1897 (два вида); миоцен Аргентины. ?*Ocyplanus* de Vis, 1906 (один вид): плейстоцен Австралии.

Ископаемый вид современного рода *Sterna* Linnaeus, 1758 (один вид — очень мелкая форма); плиоцен Грузии (Ахалцихе).

Современные: 10 родов с 39 видами; распространены по всей Земле, кроме Антарктиды.

ОТРЯД ALCAE. ЧИСТИКИ

Водные птицы мелких и средних размеров. Небо схизогнатическое, без базиптеригонидных отростков. Имеются затылочные фонтанели. Шейных позвонков 15. Ребер семь-восемь пар. Спинной кости нет. Ноги обычно трехпалые, иногда имеется рудиментарный I (задний) палец. В крыле самый короткий отдел — предплечье. Эоцен — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО ALCIDAE. ЧИСТИКОВЫЕ

Эоцен — ныне. 18 родов.

Ископаемые роды: *Hydrotherikornis* Miller, 1931 (один вид); эоцен США (Орегон). *Neutilornis* Wetmore, 1940 (два вида; близки к современным гагаркам р. *Alca*); эоцен США (Юта). *Miocepphus* Wetmore, 1940 (один вид); миоцен США (Мэриленд). *Mancalla* Lucas, 1902, (два нелетающих вида); плиоцен США (Калифорния). *Plantus* Brünlich, 1760 (один вид *P. impennis* Brünlich, 1760 — бескрылая гагарка); плейстоцен и историческое время, северная часть Атлантического океана (Ирландия, Шотландия; Бретань, Фарерские острова, Дания, Исландия; Лабрадор и Гренландия; на юг до западных частей Средиземного моря). Эта крупная — с гуся — нелетающая птица подвергалась преследованию из-за мяса и для других целей (в Гренландии, например, шла на поделку рыболовных крючков, что производилось по крайней мере до 1763 г.). Птица еще в XVI—XVII вв. была многочисленной в С. Европе. Особенно преследовалась гагарка в XVIII в. как местными жителями, так и проходившими в Гренландию судами. Долгие всего она удержалась на небольших островах у южного берега Исландии. В XIX в. число бескрылых гагарок резко сократилось; оставшиеся птицы стали подвергаться преследованию уже не только из-за мяса, но и собирателями

зоологического материала. В 1830 г. в результате вулканических явлений было разрушено основное место колонияльного гнездования бескрылых гагарок — о-в Гейрфуласкер. Оставшиеся птицы переселились на небольшой и



Рис. 689. *Plantus impennis* (Linnaeus).

Внешний вид. Субфоссильный, Исландия (Деметсен, 1949)

сравнительно легкодоступный о-в Эльдей, где 3 июня 1844 г. был убит последний экземпляр. В настоящее время в музеях сохранились 74 яйца, около 20 полных скелетов и около 70 чучел бескрылых гагарок. В СССР хранятся два чучела: одно — в Дарвиновском музее в Москве, другое — в музее Зоологического института АН СССР в Ленинграде (рис. 689).

Ископаемые виды современных родов: *Cerrohinca* Bonaparte, 1828 (один вид); миоцен США (Калифорния). *Uria* Brisson, 1760 (четыре вида); миоцен США (С. Каролина), плиоцен Италии и плейстоцен США (С. Каролина).

Brachyrhamphus Brandt, 1837 (один вид); ср. плиоцен США (Калифорния).

Современные: 13 родов с 22 видами; полярная и умеренная зона Северного полушария.

ОТРЯД GAVIAE. ГАГАРЫ

Крупные птицы, ведущие водный образ жизни, с сильно развитыми ногами и относительно короткими крыльями. Череп схизогнатический, со сквозными ноздрями, без базиптеригонидных отростков. Надглазные ямки глубокие. Шейных позвонков 14—15. Спинной кости нет. Грудина несколько вытянутая и узкая, с одной парой вырезок на заднем крае. Нет коленной чашечки, что компенсируется сильным развитием *processus rotularis* большой берцовой кости. Малая берцовая кость доходит до уровня

мезотарзального сочленения. Ноги четырехпалые. Плиоцен — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО GAVIIDAE. ГАГАРОВЫЕ

Плиоцен — ныне. Один род *Gavia* Forster, 1788 (семь-восемь видов, в том числе три-четыре ископаемых); плиоцен и плейстоцен США; современные, арктическая и умеренная зоны Северного полушария.

ОТРЯД PODICIPITES. ПОГАНКИ

Водные птицы средних и мелких размеров. Крылья относительно слабо развиты, ноги мощные. Череп схизогнатический, без базиптеригонидных отростков, со сквозными ноздрями; надглазные ямки слабо выражены. Шейных позвонков 17—21. Спинная кость из трех-четырех сросшихся грудных позвонков. Грудина короче и шире, чем у гагар, с тремя вырезками на заднем крае. Имеется коленная чашечка. Малая берцовая кость не достигает дистальной трети большой берцовой кости. Ноги четырехпалые. Эоцен — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО PODICIPITIDAE. ПОГАНКОВЫЕ

Эоцен — ныне. Пять родов.

Ископаемый род *Colymboides* Milne-Edwards, 1868 (два вида); н. эоцен Англии и Франции.

Ископаемые виды современных родов: *Podiceps* Latham, 1787 (семь видов, в том числе три неназванных); олигоцен — плейстоцен США, плиоцен Украины (одесские катакомбы), плейстоцен Италии и о-ва Маврикия (Маскаренские о-ва). *Podilymbus* Lesson, 1831 (один вид); *Aechmophorus* Coues, 1862 (один вид) — оба из плейстоцена США (Орегон).

Современные: четыре рода с 20 видами; повсюду, кроме Арктики и Антарктики.

INCERTAE SEDIS

Gryzaja Zubareva, 1939. Тип рода — *G. odessana* Zubareva, 1939; ср. плиоцен, Украина (одесские катакомбы). Голени необычного,

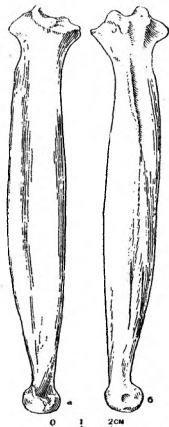


Рис. 690. *Gryzaja odessana* Zubareva. Правая голеньная кость с медиальной (а) и латеральной (б) стороны. Плиоцен СССР (Украина) (Зубарева, 1948)

не встречающегося ни в одной другой группе ископаемых и рецентных птиц строения, с сильным вздутием на дорсальной стороне. Предположение, будто особенности строения голени *G. odessana* есть следствие каких-то патологических изменений, маловероятно, так как известно довольно большое количество экземпляров, и все они сходны. Систематиче-

ское положение *G. odessana* неясно; по-видимому, это была какая-то водная птица, близкая к гагарам, или, возможно, общий предок гагар и поганок. Войновский (1960) считает эту форму синонимом ископаемой дрофы *Chlamydotis pliodeserti* из одесских катакомб (рис. 690). Один вид.

ОТРЯД PROCELLARIAE. ТРУБКОНОСЫЕ, ИЛИ БУРЕВЕСТНИКИ

Океанические птицы различных размеров. Череп схизогнатический, ноздри чешковидные. Имеются большие надглазничные ямки. Базиптеригиодные отростки то имеются, то отсутствуют (у альбатросов). Наружные ноздри помещаются в костных трубках. Шейных позвонков 15. Спинные позвонки гетероцельные. Грудина различной формы и с различным числом вырезок. Крылья длинные; самый длинный отдел — предплечье, в локтевом суставе одна-две сесамовидные кости, имеющие большое значение при работе крыла. Предвертлужная часть подвздошной кости больше завертлужной. Голень с сильно развитым кнемнальным отростком I (заднего) пальца ноги нет, или он рудиментарный, состоящий из одной фаланги. Скелет с сильным развитием пневматичности. Эоцен — ныне. Четыре семейства: Gigantornithidae, Procellariidae, Diomedidae и Pelecanoididae. Последние в ископаемом состоянии не известны.

СЕМЕЙСТВО GIGANTORNITHIDAE

Эоцен. Один род *Gigantornis* Andrews, 1916 (один вид); эоцен Нигерии. По размерам примерно вдвое крупнее современных альбатросов (р. *Diomedea*).

Водные птицы крупных и средних размеров. Череп промежуточного между схизогнатическим и десмогнатическим типами; нет базиптеригиодных отростков; нет сошника. Грудина короткая, непроводная. Ноги четырехпалые. Сильная пневматизация скелета. В мел и ныне. 11 семейств. Семейство Fregatidae в ископаемом состоянии не известно.

Уитмор (Wetmore, 1951) выделяет семейства Odontopterygidae и Pseudodontornithidae, обладающие зубами или зубовидными выростами челюстных костей, в особый подотряд Odontopteryges.

К этому же подотряду Уитмор (Wetmore,

СЕМЕЙСТВО PROCELLARIIDAE. БУРЕВЕСТНИКИ

Олигоцен — ныне. 23 рода.

Ископаемые роды: *Hydroornis* Milne-Edwards, 1868 (один вид); в. олигоцен Франции. *Platornis* Milne-Edwards, 1878 (один вид); ср. миоцен Франции.

Ископаемые виды современных родов: *Puffinus* Brisson, 1760 (11 видов, в том числе четыре названных); олигоцен — плейстоцен США, Франции, Сардин и Нов. Зеландии. *Fulmarus* Stephens, 1826 (один названный вид); миоцен (?) США (Мэриленд). *Procellaria* Linnaeus, 1758 (два вида); ср. миоцен Франции.

Современные: 21 род с 73 видами; распространены по всему Мировому океану.

СЕМЕЙСТВО DIOMEDIDAE. АЛЬБАТРОСЫ

Плиоцен — ныне. Два рода.

Ископаемый вид современного рода *Diomedea* Linnaeus, 1758 (один вид); плиоцен Англии.

Современные: два рода с 18 видами; южная часть Северного Полушария и Южное полушарие до 60° ю. ш.

ОТРЯД STEGANOPODES. ВЕСЛОНОГИЕ

Водные птицы крупных и средних размеров. Череп промежуточного между схизогнатическим и десмогнатическим типами; нет базиптеригиодных отростков; нет сошника. Грудина короткая, непроводная. Ноги четырехпалые. Сильная пневматизация скелета. В мел и ныне. 11 семейств. Семейство Fregatidae в ископаемом состоянии не известно.

Уитмор (Wetmore, 1951) выделяет семейства Odontopterygidae и Pseudodontornithidae, обладающие зубами или зубовидными выростами челюстных костей, в особый подотряд Odontopteryges.

К этому же подотряду Уитмор (Wetmore,

1951) относит и сем. Cladornithidae, рассматриваемое нами в отряде Sphenisci (пингвины).

СЕМЕЙСТВО ODONTOPTERYGIDAE LAMBRECHT, 1933

Зубатые птицы. Эоцен. Один род. *Odontopteryx* Owen, 1873 (один вид); н. эоцен Англии (рис. 691).

СЕМЕЙСТВО PSEUDODONTORNITHIDAE LAMBRECHT, 1933

Зубатые птицы. Палеоген (?). Один род. *Pseudodontornis* Lambrecht, 1930 (один вид); палеоген (?) Ю. Америки (рис. 692).



Рис. 691. *Odontopteryx tolliatica* Owen.
Череп сбоку (уменьшено). Н. эоцен Англии
(Lambrecht, 1933)



Рис. 692. *Pseudodontornis longirostris* (Spulski).
Череп сбоку ($\times 1/4$). Н. эоцен Англии (Lambrecht, 1933)

СЕМЕЙСТВО CYPHORNITHIDAE WETMORE, 1928

Близки к пеликанам. Миоцен. Два рода.
Cyphornis Cope, 1894 (один вид); миоцен (?)
о-ва Ванкувер. *Palaeochenoides* Shufeldt, 1916
(один вид); миоцен США (Ю. Каролина).

СЕМЕЙСТВО ELOPTERYGIDAE LAMBRECHT, 1933

В. мел — эоцен. Три рода: *Elopteryx* Andrews, 1913 (один вид); в. мел Венгрии.
Fostega Lambrecht, 1928 (один вид); ср. эоцен Венгрии.
Actornis Lydekker, 1891 (один вид); в. эоцен Англии.

СЕМЕЙСТВО PELAGORNITHIDAE FÜRBRINGER, 1878

Близки к олушам. Миоцен. Один род.
Pelagornis Lotrét, 1857 (один вид); миоцен Франции.

СЕМЕЙСТВО PHAETONTIDAE. ФАЭТОНЫ

Эоцен — ныне. Два рода.
Ископаемый род *Prophaeton* Andrews, 1889 (один вид); н. эоцен Англии.
Современные: один род с тремя видами: субтропики и тропики.

СЕМЕЙСТВО PELECANIDAE. ПЕЛИКАНЫ

Эоцен — ныне. Два рода.
Ископаемый род ?*Protopelecanus* Reichenbach, 1851 (один незазванный вид); в. эоцен Франции.

Ископаемые виды современного рода *Pelecanus* Linnaeus, 1758 (10 видов); олигоцен — плейстоцен З. Европы, Индии, Австралии и США; н. плиоцен Украины (одесские катакомбы) и плейстоцен Азербайджана (Бинагады).

Современные: один род с шестью видами; тропический, субтропический и теплые части умеренного поясов всех материков.

СЕМЕЙСТВО SULIDAE. ОЛУШИ

Олигоцен — ныне. Три рода.

Ископаемый род *Miosula* Miller, 1925 (два вида); в. миоцен и ср. плиоцен США (Калифорния).

Ископаемые виды современных родов: *Sula* Brisson, 1760 (семь видов); олигоцен — миоцен Франции и США. *Morus* Leach, 1816 (три вида); плиоцен — плейстоцен США.

Современные: два рода с девятью видами; субтропики и тропики Земного шара; один вид проникает на север до Исландии.

СЕМЕЙСТВО ANHINGIDAE. ЗМЕЕШЕЙКИ

Эоцен — ныне. Два рода.

Ископаемый род *Protoplotus* Lambrecht, 1930 (один вид); эоцен Суматры.

Ископаемые виды современного рода *Anhinga* Brisson, 1760 (четыре вида); н. плиоцен Венгрии, плейстоцен Австралии и Мадагаскара.

Современные: один род с четырьмя видами; тропический пояс Земного шара.

СЕМЕЙСТВО PHACROCORACIDAE. БАКЛАНЫ, ИЛИ КОРМОРАНЫ

Олигоцен — ныне. Шесть родов.

Ископаемые роды: *Oligocorax* Lambrecht, 1933 (четыре вида); олигоцен Франции и США. *Microcorax* Lambrecht, 1933 (три вида, в том числе один незазванный); плиоцен Италии и Индии. *Pliocarbo* Tugaryin, 1940 (один вид; отличается от современных бакланов рода *Phalacrocorax* главным образом большими размерами; впервые был описан без соблюдения номенклатурных правил под названием *Haliaeetus fossilis* var. *odessanus major, medius, minor* Widhalm, 1886); н. плиоцен Украины (одесские катакомбы) (рис. 693). *Australocorax* Lambrecht, 1933 (два вида); плейстоцен Австралии.

Ископаемые виды современного рода *Phalacrocorax* Brisson, 1760 (шесть видов, в том числе один незазванный); плиоцен — голоцен США, Аргентины, Нов. Зеландии. Кроме того,

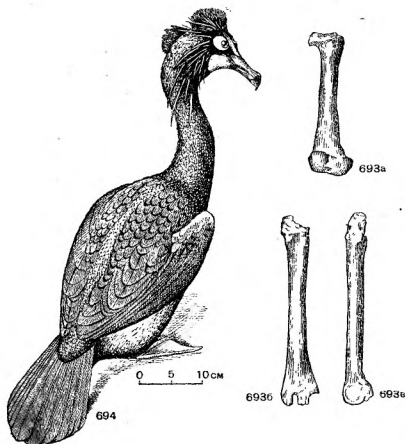


Рис. 693. *Plicarbo longipes* Tugarinov:

а — правая бедренная кость; б — правая цевка с дорсальной стороны; в — правая цевка с медиальной стороны ($\times 1/4$). П. палеон СССР (Украина) (Тугаринов, 1940)

Рис. 694. *Phalacrocorax perspicillatus* Pallas.

Внешний вид. Субфоссильный, СССР (Командорские о-ва) (Деметьев, 1940)

крупный нелетающий очковый баклан *Ph. perspicillatus* Pallas, 1748, открытый в 1741 г. на о-ве Беринга Стеллером. Этот вид был обычным на Командорских о-вах до 1826 г., когда там еще не было постоянного населения. Около 1850 г. очковый баклан вымер главным образом в результате прямого истребления человеком и, возможно, какой-то эпизоотии. В музеях сохранилось только шесть экземпляров этого вида, из них два — в Зоологическом

институте Академии наук СССР в Ленинграде (рис. 694).

Современные: два рода с 30 видами; все материи, кроме Антарктиды.

STEGANOPODES INCERTAE SEDIS

Argillornis Owen, 1878 (один вид): эоцен Англии и Бельгии. *Liptornis* Ameghino, 1895 (один вид); миоцен Аргентины.

ОТРЯД CRESSORES. ГОЛЕНАСТЫЕ

Крупные и средней величины птицы с удлинёнными клювом и ногами, связанные по образу жизни с водоемами. Небо десмогнатиче-

ское, без базиптеригонидных отростков. Шейных позвонков 16—20. Грудина широкая, с вырезками по заднему краю. Ноги четырехпалые.

Эоцен — ныне. Пять семейств: Ardeidae, Ciconiidae, Threskiornithidae, Balaenicipitidae и Scopidae. Последние два в ископаемом состоянии не известны.

СЕМЕЙСТВО ARDEIDAE. ЦАПЛЕВЫЕ

Эоцен — ныне. 17 родов.

Ископаемые роды: *Botauroides* Shufeldt 1915 (один вид); *Eoecornis* Shufeldt, 1915 (один вид) — оба из эоцена США (Вайоминг). *Proardea* Lambrecht, 1933 (один вид); н. олигоцен (фосфориты Керси) Франции. *Goliathia* Lambrecht, 1930 (один вид); н. олигоцен Египта. *Ardeacites* Haushalter, 1855 (один сомнительный вид); *Botaurites* Ammon, 1918 (два вида) — все из н. миоцена Германии.

Ископаемые виды современных родов: *Ardea* Linnaeus, 1758 (шесть видов); миоцен — голоцен 3. Европы, США и о-ва Родригес. *Butorides* Blyth, 1852 (один вид); плейстоцен о-ва св. Маврикия (Маскаренские о-ва).

Современные: 11 родов с 59 видами; тропический и отчасти умеренные пояса Земного шара.

СЕМЕЙСТВО CICONIIDAE. АИСТОВЫЕ

Олигоцен — ныне. 18 родов.

Ископаемые роды: *Palaeohippiorhynchus* Lambrecht, 1930 (один вид); н. олигоцен Египта. *Propelargus* Lydekker, 1891 (два вида); *Pelargodens* Sharpe, 1910 (три вида) — все из олигоцена Франции. *Amphipelargus* Lydekker, 1891 (один вид); н. плиоцен Греции (о-в Самос). *Palaeopelargus* de Vis, 1892 (один вид); *Xenorhynchopsis* de Vis, 1906 (два вида) — все из плейстоцена Австралии. *Palaeociconia* Mogeno, 1899 (один вид); плейстоцен Аргентины.

Ископаемые виды современных родов: *Myceria* Linnaeus, 1758 (два вида); в. миоцен Франции и плейстоцен США (Калифорния). *Ciconia* Brisson, 1760 (пять видов, в том числе один незаванный); плиоцен и плейстоцен 3. Европы и США. *Leptoptilus* Lesson, 1831 (четыре вида); плиоцен и плейстоцен Франции, Украины (одесские катакомбы); Индии и Явы (рис. 695). *Xenorhynchus* Bonaparte, 1855 (один вид); плейстоцен Австралии.

Современные: 11 родов с 17 видами; тропический и умеренные пояса Земного шара.

ОТРЯД PHOENICOPTERI. КРАСНОКРЫЛЫ, ИЛИ ФЛАМИНГО

Крупные длинноногие околоводные птицы. Череп десмогнатический, без базиптеригиальных отростков, с затылочными фонтанелями. Клюв у взрослых загнут почти под прямым уг-

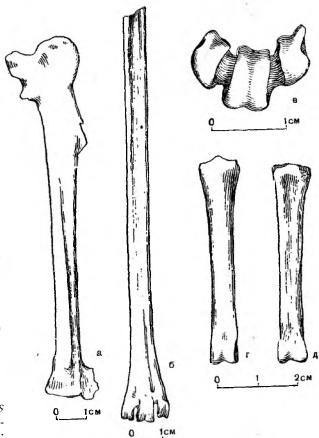


Рис. 695. *Leptoptilus plicenicus* Zubareva:

а — левая тарсальная кость; б — левая цевка с дорсальной стороны; в — дистальная сочленовная поверхность левой цевки; г — фаланга III пальца ноги с дорсальной стороны; д — фаланга III пальца ноги с вентральной стороны. В. плицен (СССР (Украина) (Зубарева, 1948)

СЕМЕЙСТВО THRESKIORNITHIDAE. ИБИСОВЫЕ

Эоцен — ныне. 13 родов.

Ископаемые роды: *Ibidopsis* Lydekker, 1891 (один вид); в. эоцен Англии. *Ibidopodia* Milne-Edwards, 1868 (один вид); в. олигоцен Франции. *Protibis* Ameghino, 1891 (один вид); миоцен Аргентины.

Ископаемые виды современного рода *Ibis* Lacépède, 1799 (три вида, в том числе один незаванный); в. олигоцен — плейстоцен 3. Европы и Австралии.

Современные: 11 родов с 28 видами; тропический и умеренные пояса Земного шара.

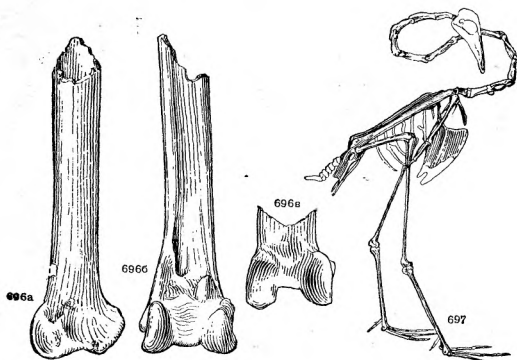


Рис. 696. *Agnopterus turgaiensis* Tugarinov.

Левая цепка: а — с латеральной стороны, б — с доральной стороны; в — дистальная сочленовая поверхность ($\times 3$). Олигоцен СССР (Казахстан) (Тугаринов, 1940)

Рис. 697. *Palaelodus ambiguus* Milne-Edwards.

Реконструкция ($\times 5$), В. олигоцен — н. миоцен Франции (Lambrecht, 1933)

по позднеолигоценовому *Phoenicopterus croitzeti* Gervais, 1852 — на увеличение степени изогнутости клюва. В. мел — ныне. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО SCANIORNITHIDAE LAMBRECHT, 1933

В. мел. Два рода: *Scaniornis* Dames, 1890 (один вид); *Parascaniornis* Lambrecht, 1933 (один вид) — оба из в. мела Дании. Вероятно, исходные формы отряда.

СЕМЕЙСТВО AGNOPTERIDAE LAMBRECHT, 1933

Эоцен — олигоцен. Один род *Agnopterus* Milne-Edwards, 1871 (три вида); в. эоцен Франции и Англии и н. олигоцен Казахстана (оз. Челкир-Тениз) (рис. 696).

СЕМЕЙСТВО PHOENICOPTERIDAE. ФЛАМИНГОВЫЕ

Эоцен — ныне. Шесть родов.

Ископаемые роды: *Elornis* Aymard, 1856 (четыре вида, в том числе один незазванный); в. эоцен Англии и н. олигоцен Франции. *Palaelodus* Milne-Edwards, 1871 (семь видов, в том числе два незазванных); олигоцен и миоцен Франции (рис. 697). *Megapalaelodus* Miller, 1944 (один вид); н. миоцен США (Ю. Дакота).

Ископаемые виды современного рода *Phoenicopterus* Linnaeus, 1758 (шесть видов, в том числе три незазванных); в. олигоцен Франции, плиоцен США и плейстоцен Италии.

Современные: три рода с шестью видами; тропики и субтропики Азии, Африки, Америки и Ю. Европы.

ОТРЯД ANSERES. ГУСИНЫЕ

Водные птицы крупных и средних размеров. Ноги короткие, шея удлинённая, клюв прямой. Череп десмогнатический, с базиптеригонидными отростками и сквозными позвирми. Шейных позвонков 16—25. Ребер шесть—девять пар. Грудина с одной парой вырезок по заднему краю (у современных форм). Ноги четырехпалые, I палец обычно рудиментарный. В. мел — ныне. Два подотряда: *Anhimae* и *Lamellirostres*; первые в ископаемом состоянии не известны.

ПОДОТРЯД LAMELLIROSTRES. ПЛАСТИНЧАТОКЛЮВЫЕ

В. мел — ныне. Два семейства.

СЕМЕЙСТВО PARANYROCIDAE

Миоцен. Один род *Paranyroca* Miller, 1939 (один вид, очень крупный — величиной с лебедя; специализированный нырок); н. миоцен США (Ю. Дакота).

СЕМЕЙСТВО ANSERIDAE. ГУСИНЫЕ

В. мел — ныне. 58 родов.

Ископаемые роды: ?*Gallornis* Lambrecht, 1931 (один вид); в. мел Франции. ?*Romainvillia* Lebedinsky, 1927 (один вид); в. эоцен Франции. *Eonessa* Wetmore, 1938 (один вид; близок к нырковому утку); в. эоцен США (Юта). *Chenornis* Portis, 1884 (один вид; близок к гусям); в. олигоцен Италии. *Cygnopterus* Lambrecht, 1931 (один вид; близок к лебедям); в. олигоцен Бельгии. *Cygnauis* Lambrecht, 1931 (один вид; близок к лебедям); в. олигоцен Германии. ?*Loxornis* Ameghino, 1895 (один вид); в. олигоцен Аргентины. *Presbychen* Wetmore, 1930 (один вид; близок к гусям); миоцен США (Калифорния). *Dendrochen* Miller, 1944 (один вид; близок к древесным уткам); н. миоцен США (Ю. Дакота). ?*Eoneornis* Ameghino, 1895 (один вид) ?*Eutelnornis* Ameghino, 1895 (один вид) — оба из в. миоцена Аргентины. *Archaeoquerquedula* Spillmann, 1942 (один вид; близок к чиркам); плейстоцен Эквадора. *Chendytes* Miller, 1925 (один вид); плейстоцен США (Калифорния). *Archaeocygnus* de Vis, 1906 (один вид; близок к лебедям); плейстоцен Австралии. *Cnemionis* Owen, 1866 (три вида; очень крупные гуси); плейстоцен и голоцен Нов. Зеландия. *Centronis* Andrews, 1897 (один вид); субфоссильный, Мадагаскар. *Geochen* Wetmore, 1943 (один

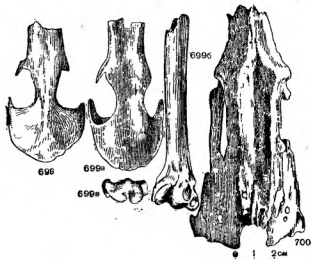


Рис. 698. *Athya marila asphaltica* Serebrovskij. Череп, увеличено. Плейстоцен СССР (Азербайджан) (Серебровский, 1948)

Рис. 699. *Anas* Linnaeus:

а — череп крышки *A. platyrhynchos palaeoboschas* Serebrovskij увеличено. Плейстоцен СССР (Азербайджан); б, в — плечевая кость *A. oligocena* Tugartov; б — с дорсальной стороны; в — дистальная сочленовная поверхность ($\times 1,8$). В. олигоцен СССР (Казахстан) (в — Серебровский, 1948; б, в — Тугарinov, 1940)

Рис. 700. *Cygnus olor bergmanni* Serebrovskij.

Тазовые кости. Плейстоцен СССР (Азербайджан) (Серебровский, 1948)

вид); доисторический, Гавайские о-ва. *Euryanas* Oliver, 1930 (один вид); Нов. Зеландия, датировка неизвестна.

Ископаемые виды современных родов: *Athya* Boie, 1822 (шесть видов); олигоцен — плейстоцен З. Европы; кроме того, из плейстоцена Азербайджана (Бинагады) описан подвид современной морской чернети *A. marila asphaltica* Serebrovskii, 1941, отличающийся более узким черепом с более абсорбным положением основания (рис. 698). *Anas* Linnaeus, 1758 (25 видов); олигоцен — плейстоцен З. Европы, в. олигоцен Казахстана (Аральское море); кроме того, из плейстоцена Азербайджана (Бинагады) описан подвид современной крышки *A. platyrhynchos palaeoboschas* Serebrovskii, 1941 (рис. 699). *Anser* Brisson, 1760 (11 видов, в том числе три названных); олигоцен — плейстоцен З. Европы и США; плейстоцен Азербайджана (Бинагады). *Cygnus* Bechstein, 1803 (12 видов, в том числе шесть названных); олигоцен — плейстоцен З. Европы и США; плейстоцен Украины (одесские катакомбы); кроме того, из плейстоцена Азербай-

джана (Бинагады) описан подвид современного лебедя-пипуна *C. olor bergamanni* Se-rebrovskii, 1941 (рис. 700). *Mergus* Linnaeus, 1758 (три названных вида); плиоцен Венгрии, плейстоцен США и Индии. *Dendrocygna* Swainson, 1837 (два вида); плиоцен США и плейстоцен Австралии. *Branta* Scopoli, 1769 (шесть видов); плиоцен и плейстоцен США. *Chen* Boie, 1822 (один вид); плиоцен США.

Biziura Stephens, 1841 (один вид); плейстоцен Австралии. *Alopochen* Stejneger, 1855 (три вида); плейстоцен (?) Аргентины и Мадагаскара. *Sarkidiornis* Eyton, 1838 (один вид); плейстоцен — голоцен о-ва св. Маврикия (Макаренские о-ва). *Chenopsis* Wagler, 1832 (два вида); плейстоцен — голоцен Австралии.

Современные: 40 родов со 145 видами; по-естью, кроме Антарктиды.

ОТРЯД ACCIPITRES. ДНЕВНЫЕ ХИЩНИКИ

Птицы средней и крупной величины. Небодесмогнатическое или промежуточного типа между десмогнатическим и схизогнатическим. Базиптеригиодные отростки в большинстве случаев отсутствуют. Надклювье в дистальной части загнуто вниз. Обычно имеется надглазничная кость. Ноздри несквозные (исключение — американские грифы *Cathartae*). Шейных позвонков 14—17. Цевка короткая. Ноги четырехпалые. Эоцен — ныне. Два подотряда.

ПОДОТРЯД CATHARTAE. АМЕРИКАНСКИЕ ГРИФЫ

Эоцен — ныне. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО TERATORNITHIDAE MILLER, 1909

В. эоцен (? н. олигоцен) — плейстоцен. Два рода: ?*Tariporus* Milne-Edwards, 1891 (один вид); в. эоцен или н. олигоцен Франции. *Taratornis* Miller, 1909 (два вида, в том числе один названный); плейстоцен США (Калифорния).

СЕМЕЙСТВО NEOCATHARTIDAE

Эоцен. Один род *Neocathartes* Wetmore, 1944 (один вид); в. эоцен США (Вайоминг).

СЕМЕЙСТВО CATHARTIDAE. АМЕРИКАНСКИЕ ГРИФЫ

Эоцен — ныне. 10 родов.

Ископаемые роды: *Eocathartes* Lambrecht, 1935 (один вид); ср. эоцен Германии. *Plesio-cathartes* Gailard, 1908 (один вид); в. эоцен или н. олигоцен Франции. *Phasmagyps* Wetmore, 1927 (один вид) — оба из олигоцена США (Колорадо). *Cathartornis* Miller, 1910 (один вид); плейстоцен США (Калифорния).

Ископаемые виды современных родов: *Sarcophagus* Dumeril, 1822 (три вида); плиоцен Боливии и США (Калифорния); плейстоцен

Аргентины. *Gymnogyps* Lesson, 1942 (один вид); *Vultur* Linnaeus, 1758 (один вид); *Coragyps* La Maout, 1853 (один вид) — все из плейстоцена США (Калифорния).

Современные: пять родов с шестью видами; С. и Ю. Америка (кроме полярных областей).

ПОДОТРЯД FALCONES. НОРМАЛЬНЫЕ ХИЩНИКИ

Эоцен — ныне. Четыре семейства: *Sagittariidae*, *Accipitridae*, *Falconidae* и *Pandionidae*. Последние в ископаемом состоянии не известны.

СЕМЕЙСТВО SAGITTARIIDAE. СЕКРЕТАРИ

Эоцен (? н. олигоцен) — ныне. Два рода. Ископаемый род *Amphiserpentarius* Gaillard, 1908 (два вида); в. эоцен или н. олигоцен Франции.

Современный: один род с одним видом; Африка.

СЕМЕЙСТВО ACCIPITRIDAE. ЯСТРЕБИНЫЕ

Эоцен — ныне. Около 90 родов.

Ископаемые роды: ?*Lithornis* Owen, 1841 (один вид); н. эоцен Англии. *Palaeocircus* Milne-Edwards, 1871 (один вид); в. эоцен Англии. *Palaeohierax* Milne-Edwards, 1871 (один вид); в. эоцен Англии и в. олигоцен Франции. *Aquilavus* Lambrecht, 1933 (три вида); в. эоцен — в. олигоцен Франции. ?*Teracus* Aymard, 1856 (один вид); н. олигоцен Франции. *Palaeoplanus* Wetmore, 1933 (один вид); ср. олигоцен США (Вайоминг). ?*Palaelus* Milne-Edwards, 1871 (один вид); в. олигоцен Франции. *Miohierax* Howard, 1944 (один вид); н. миоцен США (Калифорния). *Palaeastur* Wetmore, 1943 (один вид); н. миоцен США (Небраска). *Pro-milio* Wetmore, 1958 (три вида); миоцен США (Флорида). *Palaeoborus* Coues, 1844 (три вида); миоцен и плиоцен С. Америки. *Neophron-*

tops Miller, 1916 (три вида); миоцен — плейстоцен США. *Neogyps* Miller, 1916 (один вид); *Wetmoregyps* Miller, 1928 (один вид) — оба из плейстоцена США (Калифорния). *Taphaetus* de Vis, 1891 (один вид); *Palaeolestes* de Vis, 1911 (один сомнительный вид); *Asturaetus* de Vis, 1906 (один вид); *Necrastur* de Vis, 1892 (один сомнительный вид) — все из плейстоцена Австралии. *Harpagornis* Naast, 1871 (один вид); плейстоцен Нов. Зеландии, *Calhierax* Wetmore, 1937 (один вид); *Titanohierax* Wetmore, 1937 (один вид) — оба доисторические, Барамские о-ва.

Ископаемые виды современных родов: *Aquila* Brisson, 1760 (восемь видов, в том числе четыре незапамятных); эоцен — плейстоцен Франции и США; в плиоцен Украины (олесские катакомбы). *Milvus* Lacépède, 1799 (один вид); в. олигоцен Франции. *Buteo* Lacépède, 1799 (четыре вида); олигоцен и миоцен США. *Haliaeetus* Savigny, 1809 (один вид); ср. миоцен Франции. *Geranoaetus* Kaup, 1844 (пять видов, в том числе один незапамятный); миоцен и плиоцен США. *Urubitinga* Lafreyaue, 1843 (три вида); ср. миоцен — плейстоцен США. *Parabuteo* Ridgway, 1874 (один незапамятный вид); плиоцен США (Калифорния). *Aegypius* Savigny, 1809 (три вида, в том числе два незапамятных); плейстоцен З. Европы и Молдавии. *Spizaetus* Viellot, 1816 (два вида); плейстоцен США (Калифорния и Небраска). *Morphnus* Dumont, 1816 (один вид); плейстоцен США (Калифорния). *Aviceda* Swainson, 1836 (один вид); *Uroaetus* Kaup, 1844 (один вид) — оба из плейстоцена Австралии. *Accipiter* Brisson, 1760 (два вида); плейстоцен Мадагаскара и о-ва св. Маурития. *Circus* Lacépède, 1799 (два вида, в том числе один неопределенный, плейстоцен Нов. Зеландии).

Современные: около 70 родов с 205 видами; повсюду, кроме Антарктиды.

СЕМЕЙСТВО FALCONIDAE. СОКОЛИНЫЕ

Эоцен — ныне. 15 родов.

Ископаемые роды: ?*Badiostes* Ameghino, 1895 (один вид); *Thegornis* Ameghino, 1895 (два вида; близки к современному каракарам) — все из миоцена Аргентины. ?*Proicti-*

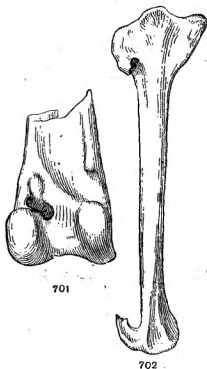


Рис. 701. *Sushkinia plicata* Tugarinov.
Дистальная часть цевки (х3,0). Плиоцен СССР
(Казахстан) (Тугаринов, 1935)

Рис. 702. *Falco gyrfalco* Linnaeus
(?=*F. rusticolus* Linnaeus).
Правая локтевая кость. Голоцен СССР
(Краснодарский край) (Тугаринов, 1932)

nia Shufeldt, 1913 (два вида); плиоцен и н. миоцен США. *Sushkinia* Tugarinov, 1935 (один вид); плиоцен Казахстана (рис. 701). ?*Foetopterus* Moreno et Mercerat, 1891 (один вид); плиоцен — плейстоцен Аргентины. *Lagopterus* Moreno et Mercerat, 1891 (один вид); плейстоцен Аргентины.

Ископаемые виды современных родов: *Falco* Linnaeus, 1758 (пять видов); эоцен — плейстоцен З. Европы и США; голоцен (палеолит) СССР (Красноярская обл.) (рис. 702). *Polyborus* Viellot, 1816 (два вида), плейстоцен и голоцен С. Америки и о-ва Порто-Рико.

Современные: девять родов с 58 видами; повсюду, кроме Антарктиды.

ОТРЯД STRIGES. СОВЫ

Птицы крупной и средней величины. Череп десмогатический, с базиптеригиальными отростками, нередко асимметричный. Глаза обращены вперед. Шейных позвонков 14. Спин-

ной кости нет. Задний край грудины с вырезками (нормальные совы) или без вырезок (сипухи). Ноги четырехпалые, IV палец обычно обращен назад. Эоцен — ныне. Три семейства.

СЕМЕЙСТВО PROTOSTRIGIDAE

Эоцен. Два рода: *Minerva* Shufeldt, 1915 (один вид); *Protostrix* Wetmore, 1938 (до трех видов) — все из н. эоцена США (Вайоминг).

СЕМЕЙСТВО TYTONIDAE. СИПУХИ

Голоцен. Два рода.

Ископаемые виды современного рода *Tyto* Billberg, 1828 (три вида); субфоссильные, Таити, Порто-Рико и Багамские о-ва.

Современные: два рода с 11 видами; тропический и умеренные пояса Земного шара.

СЕМЕЙСТВО STRIGIDAE. НОРМАЛЬНЫЕ СОВЫ

Эоцен — ныне. 30 родов.

Ископаемые роды: ?*Strigogyps* Gaillard, 1908 (один вид); *Necrobyas* Milne-Edwards, 1891 (два вида) — все из в. эоцена или н. олигоцена Франции.

Ископаемые виды современных родов: *Bubo* Dumeril, 1826 (семь видов, в том числе один неназванный); эоцен — голоцен; Франция, США и о-в Родригес (Маскаренские о-ва). *Asio* Brisson, 1760 (два вида); в. эоцен или н. олигоцен Франции и плиоцен Украины (одесские катакомбы) (рис. 703). *Strix* Linnaeus, 1758 (девять видов); олигоцен — голоцен; Франция, США, Мальта и о-в св. Маврикия (Маскаренские о-ва). *Athene* Boie, 1822



Рис. 703. *Asio pigmaea* Serebrovskij.

Правая локтевая кость: а — сверху, б — снизу. Плиоцен СССР (Украина) (Серебровский, 1941)

(один вид); субфоссильный, о-в Родригес (Маскаренские о-ва).

Современные: 28 родов со 123 видами; повсюду, кроме Антарктиды.

ОТРЯД CUCULI. КУКУШКИ

Средней величины птицы, ведущие, за некоторыми исключениями, древесный образ жизни.

Череп десмогнатический, без базиптеригонидных отростков и сошника (или они рудиментарны). Грудина с одной-двумя парами вырезов на заднем крае. Шейных позвонков 13-14, ребер четыре-пять пар. Ноги четырехпалые, IV палец обычно обращен назад. Эоцен — ныне. Два семейства: Musophagidae и Cuculidae; первые в ископаемом состоянии не известны.

СЕМЕЙСТВО CUCULIDAE. КУКУШКИ

Эоцен — ныне. 42 рода.

Ископаемые роды: *Dynamopterus* Milne-Edwards, 1891 (один вид); в. эоцен или н. олигоцен Франции. ?*Necrocrinis* Milne-Edwards, 1891 (один вид); ср. миоцен Франции.

Ископаемые виды современных родов: *Cooua* Schinz, 1821 (один вид); плейстоцен Мадагаскара. *Geococcyx* Wagler, 1831 (один вид); плейстоцен США (Нью-Мехико).

Современные: 40 родов со 123 видами; повсюду, кроме Арктики и Антарктиды.

ОТРЯД PSITTACI. ПОПУГАИ

Древесные птицы (немногие — наземные) средней и мелкой, реже крупной величины. Клюв загнут крючкообразно, ноги короткие, но сильные. Череп десмогнатический, без базиптеригонидных отростков; небные кости расши-

рены и уплощены латерально. Челюстные и носовые кости сочленены подвижно с небными и лобными. Шейных позвонков 13—15, чаще 14. Грудные позвонки не срастаются с спинной костью. Ребер пять-шесть пар. Гру-

дина обычно без вырезок, но с двумя фонтанелями. Не только I, но и IV пальцы обращены назад. Олигоцен — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО PSITTACIDAE. ПОПУГАИ

Олигоцен — ныне. До 100 видов.

Ископаемые роды: *Archaeopsittacus* Lambrecht, 1933 (один вид); в. олигоцен Франции. *Protoconurus* Spillmann, 1942 (один вид); плейстоцен Эквадора. *Lophopsittacus* Newton, 1876 (один вид); плейстоцен или голоцен о-ва

св. Маврикия (Маскаренские о-ва). *Necropsittacus* Wetmore, 1942 (один вид); субфосильный, о-в Родригес (Маскаренские о-ва).

Ископаемые виды современных родов: *Coniropsis* Salvadori, 1891 (один вид); ср. миоцен США (Небраска). *Aratinga* Spix, 1824 (один неназванный вид); плейстоцен Аргентины. *Ara* Lacépède, 1799 (один вид); субфосильный, Вест-Индия.

Современные: около 100 родов с 316 видами; Южное полушарие и тропический пояс Северного полушария.

ОТРЯД CAPRIMULGI. КОЗОДОИ

СЕМЕЙСТВО CAPRIMULGIDAE. КОЗОДОВЫЕ

Средней величины ночные или сумеречные птицы с длинными крыльями и слабыми клювом и ногами. Череп энтогнатический, реже десмогнатический; ноздри несквозные. Шейных позвонков 14-15. Ребер четыре пары. Грудина с одной-двумя парами вырезок. Ноги четырехпалые. Плиоцен — ныне. Пять семейств: Aegothelidae, Nyctibiidae, Steathornithidae, Podargidae и Caprimulgidae. В ископаемом состоянии известны только последние.

Плиоцен — ныне. Семь родов.

Ископаемый вид современного рода *Antrostomus* Bonaparte, 1831 (один вид); субфосильный, Порто-Рико.

Современные: семь родов с 67 видами; повсюду, кроме полярных широт. В плиоцене Венгрии найдены остатки обыкновенного козодоя *Caprimulgus europaeus* Linnaeus, 1758.

ОТРЯД CORACIADAE. ПАКШИ

СЕМЕЙСТВО CORACIADAE. СИЗОВОРОНКИ

Нёбо десмогнатическое, без базиптеригонидных отростков. Ноздри обычно несквозные. Шейных позвонков 13—15. Грудина с одной-двумя парами вырезок по заднему краю. Ноги четырехпалые. В. эоцен (н. олигоцен) — ныне. Пять семейств: Todidae, Alcedinidae, Meropidae, Momotidae и Coraciidae. В ископаемом состоянии известны только последние.

В. эоцен или н. олигоцен — ныне. Семь родов.

Ископаемый род *Geranopterus* Milne-Edwards, 1891 (один вид); в. эоцен или н. олигоцен Франции.

Современные: шесть родов с 17 видами; тропики и умеренные пояса Восточного полушария.

ОТРЯД URURAE. УДОДЫ

СЕМЕЙСТВО BUCEROTIDAE. ПТИЦЫ-НОСОРОГИ

Нёбо десмогнатическое, ноздри несквозные, клюв длинный. Грудина с одной парой вырезок или фонтанелей. Шейных позвонков 14. Ноги четырехпалые. Эоцен — ныне. Два семейства: Bucerotidae и Urupidae; последние в ископаемом состоянии не известны.

Эоцен — ныне. 19 родов.

Ископаемые роды: *Geiselocerus* Lambrecht, 1935 (один вид); ср. эоцен Германии. *Cryptornis* Milne-Edwards, 1871 (один вид); в эоцен Франции. *Homalopus* Milne-Edwards, 1871 (один вид); ср. миоцен Франции.

Современные: 16 родов с 45 видами; тропики Восточного полушария.

ОТРЯД TROGONES. ТРОГОНЫ

Тропические лесные птицы. Череп десмогнатический, с базиптеригонидными отростками и сквозными ноздями. Шейных позвонков 15. Ребер четыре-пять пар. Ноги четырехпалые,

назад обращены не только I, но и IV пальцы (последний признак слабо выражен у ископаемых родов). Эоцен (? н. олигоцен) — ныне. Одно семейство.

СЕМЕЙСТВО TROGONIDAE. ТРОГОНОВЫЕ

Эоцен (? н. олигоцен) — ныне. 15 родов.

Ископаемые роды: *Archaeotrogon* Milne-Edwards, 1891 (три вида); в. эоцен — н. оли-

гоцен Франции. *Paratrogon* Lambrecht, 1933 (один вид); в. олигоцен Франции.

Современные: 13 родов с 35 видами; тропики Африки, Азии и Америки.

ОТРЯД PICI. ДЯТЛЫ

Древесные птицы средней и мелкой величины. Небо десмогнатическое или эгитогнатическое, без базиптеригонидных отростков. Ноздри обычно сквозные. Грудина с двумя парами вырезок по заднему краю. Ребер пять пар. Ноги четырехпалые, назад обращены не только I, но и IV пальцы. В. эоцен (? в. олигоцен) — ныне. Шесть семейств. *Galbulidae*, *Bucconidae*, *Capitonidae*, *Rhamphastidae*, *Indicatoridae* и *Picidae*. В ископаемом состоянии известны только последние.

СЕМЕЙСТВО PICIDAE. ДЯТЛОВЫЕ

В. эоцен (? в. олигоцен) — ныне. 49 родов.

Ископаемый род *Palaeopicus* Lambrecht, 1933 (два вида); в. олигоцен Франции.

Ископаемый вид современного рода *Picus* Linnaeus, 1758 (один вид); миоцен Франции. *Picus lacaris* Marsh, 1872 из в. эоцена США (Вайоминг) не имеет отношения к дятлам; его систематическое положение неясно.

Современные: 48 родов с 210 видами; тропики и умеренный пояс Европы, Азии, Африки и Америки.

ОТРЯД MACROCHIRES. ДЛИННОКРЫЛЫЕ

Мелкие птицы со слабыми ногами и сильно развитыми крыльями. Небо схизогнатическое или эгитогнатическое, без базиптеригонидных отростков. Ноздри несквозные. Шейных позвонков 13—15. Ребер четыре пары. Задний край грудины закругленный. Ключица с *hypercleidum*. В крыле самый длинный отдел — кисть; плечевая кость короткая и толстая, с сильно развитой проксимальной сочленовной головкой. Ноги четырехпалые. Эоцен — ныне. Три семейства: *Aegialornithidae*, *Apodidae* и *Trochilidae*; последние в ископаемом состоянии не известны.

СЕМЕЙСТВО AEGIALORNITHIDAE

Эоцен — олигоцен. Один род *Aegialornis* Lydekker, 1891 (два вида); в. эоцен — н. олигоцен Франции.

СЕМЕЙСТВО APODIDAE. СТРИЖЕВЫЕ

В. эоцен (? н. олигоцен) — ныне, 21 род.

Ископаемый род *Cypselavus* Gaillard, 1908 (два вида); в. эоцен или н. олигоцен Франции.

Ископаемые виды современных родов: *Apus* Scopoli, 1777 (один вид); *Collocalia* Gray, 1840 (один вид) — оба из в. олигоцена Франции.

Современные: 20 родов с 79 видами; повсюду, кроме полярных областей.

MACROCHIRES INCERTAE SEDIS

Limnatornis Milne-Edwards, 1871 (один вид); в. олигоцен Франции.

ОТРЯД PASSERES. ВОРОБЬИНЫЕ

Средней величины и мелкие птицы. Небо эгитогнатическое (за редкими исключениями), без базиптеригонидных отростков. Обычно 14 шейных позвонков. У большинства видов одна пара вырезок грудины. Ребер пять пар. Ноги четырехпалые, I палец хорошо развит и обращен назад. Эоцен — ныне. Четыре подотряда: *Eurylaemi*, *Tyranni*, *Meniagae* и *Oscines*. В ископаемом состоянии известны только последние.

К отряду *Passeres* принадлежит до 5100 видов современных птиц из общего числа 8600 видов.

ПОДОТРЯД OSCINES. ПЕВЧИЕ

Эоцен — ныне. 37 семейств. В ископаемом состоянии известно 11 семейств.

Современные *Oscines* включают до 4000 видов и имеют кругосветное распространение.

В ископаемом состоянии известны лишь немногие виды. Только одно семейство основано на ископаемом материале.

СЕМЕЙСТВО PALAEOSPIZIDAE WETMORE, 1925

По-видимому, близки к жаворонкам. Миоцен. Один род.

Palaospiza Allen, 1878 (один вид); в миоцен США (Колорадо).

СЕМЕЙСТВО ALAUDIDAE, ЖАВОРОНКОВЫЕ

Плиоцен — ныне. 26 родов.

Ископаемые виды современного рода *Alauda* Linnaeus, 1758 (два вида); н. плиоцен Италии.

Современные: 26 родов с 74 видами; Африка, Европа, Азия, Австралия и С. Америка.

СЕМЕЙСТВО HIRUNDINIDAE. ЛАСТОЧКОВЫЕ

Плейстоцен — ныне. 13 родов.

Ископаемый вид современного рода *Hirundo*, Linnaeus, 1758 (один вид, вероятный синоним современного *H. rustica* Linnaeus, 1758); плейстоцен Германии.

Современные: 13 родов с 75 видами; повсюду, кроме полярных поясов и некоторых океанических островов.

СЕМЕЙСТВО SITTIDAE. ПОПОЛЗНЕВЫЕ

Плиоцен — ныне. Несколько родов.

Ископаемый вид современного рода *Sitta* Linnaeus, 1758 (один вид); н. плиоцен Италии.

Современные: несколько родов с 17 видами; Европа, Азия, Австралия и С. Америка.

СЕМЕЙСТВО TURDIDAE. ДРОЗДОВЫЕ

Плейстоцен — ныне. До 90 родов.

Ископаемый вид современного рода *Turdus* Linnaeus, 1758 (один вид, вероятный синоним одного из современных видов); плейстоцен Сардинии.

Современные: около 90 родов с 304 видами; все материи, кроме Антарктиды.

СЕМЕЙСТВО LANIIDAE. СОРОКОПУТОВЫЕ

Олигоцен — ныне. Около 20 родов.

Ископаемый вид современного рода *Lanius* Linnaeus 1758 (один вид); в олигоцен Франции.

Современные: около 20 родов с 72 видами. Европа, Азия, Африка, Австралия и С. Америка.

СЕМЕЙСТВО MOTACILLIDAE. ТРЯСОГУЗКОВЫЕ

Олигоцен — ныне. Три рода.

Ископаемые виды современных родов: *Motacilla* Linnaeus, 1758 (два вида); в олигоцен Франции. *Anthus* Bechstein, 1805 (один вид); н. плиоцен Италии.

Современные: три рода с 48 видами; повсюду, кроме Антарктиды и некоторых океанических островов.

СЕМЕЙСТВО ISTERIDAE. ТРУПИАЛЫ

Плейстоцен — ныне. Около 25 родов.

Ископаемые роды: *Pandanaris* Miller, 1947 (один вид); плейстоцен США (Калифорния). *Cyclorhamphus* Miller, 1947 (один вид); плейстоцен США (Нью-Мехико).

Ископаемый вид современного рода *Euphagus* Cassin, 1866 (один вид); плейстоцен США (Орегон).

Современные: более 20 родов и около 190 видов; С. и Ю. Америка.

СЕМЕЙСТВО STURNIDAE. СКВОРЦОВЫЕ

Голоцен — ныне. Около 35 родов.

Ископаемый род *Neocropsar* Brisson, 1816 (один вид); субфоссильный, о-в Родригес (Маскаренские о-ва).

Современные: около 35 родов со 103 видами; Европа, Африка, Азия и Австралия.

СЕМЕЙСТВО FRINGILLIDAE. БЮРКОВЫЕ

Миоцен — ныне. Более 100 родов.

Ископаемый род *Palaestrauthus* Wetmore, 1925 (один вид); миоцен США (Канзас).

Ископаемые виды современных родов: *Fringilla* Linnaeus, 1758 (два сомнительных вида); в миоцен Австрии и плейстоцен Германии. *Junco* Wagler, 1831 (один неназванный вид); плиоцен США (Аризона). *Pipilo* Viellot, 1816 (один вид); плейстоцен США (Калифорния).

Современные: более 100 родов и 1000 видов; Европа, Азия, Африка (кроме Мадагаскара), С. и Ю. Америка.

СЕМЕЙСТВО CORVIDAE. ВОРОНОВЫЕ

Миоцен — ныне. Около 40 родов.

Ископаемые роды: *Microrax* Lambrecht, 1933 (один вид); ср. миоцен Франции. *Palaeocorax* Forbes, 1892 (два вида); голоцен Нов. Зеландии.

Ископаемые виды современных родов: *Corax* Linnaeus, 1758 (пять видов, в том числе один неназванный); в. плиоцен 3. Европы и

США; плейстоцен — голоцен о-ва Порто-Рико. *Pyrhacorax* Tunstall, 1871 (один вид); плейстоцен Франции.

Современные: около 40 родов и до 300 видов; повсюду, кроме Антарктиды.

OSCINES INCERTAE SEDIS

• *Palaegithalus* Milne-Edwards, 1871 (один вид; имеет некоторые черты сходства со столь разнообразными формами, как славки — *Sylvia*, американские славки — *Parula*, синицы — *Parus*); *Laurillardia* Milne-Edwards, 1871 (три

вида; одними сближаются с сорокопутами — *Lanius*, другие считают их промежуточными формами между дроздами — *Turdus* и скворцами — *Sturnus* — все из в. эоцена Франции. *Protorinus* H. von Meyer, 1854 (один — два вида); в. эоцен Швейцарии. ? *Hebe* Shufeldt, 1913 (один вид); США (Калифорния); возраст неизвестен. *Yalavis* Shufeldt, 1913 (один вид; неопределимый отпечаток задней конечности); США, возраст неизвестен. *Fotninalis* Lesquereux, 1913 (один вид, отпечаток пера); в. миоцен США.

Приложение

ИСКОПАЕМЫЕ ВИДЫ ПТИЦ НА ТЕРРИТОРИИ СССР

Palaeostruthio sternatus. Н. О. Бурчак-Абрамович, 1953
Struthio novorossicus. А. К. Алексеев, 1915
Struthiolithus chersonensis. A. Beudt, 1873
Alectoris plicocarpa. А. Я. Тугаринов, 1940
Anatoperdix ponticus. А. Я. Тугаринов, 1940
Pliogallus citarnoides. А. Я. Тугаринов, 1940
Eobalearia tugarinovi. А. А. Гуреев, 1949
Sarcogasterus bohatschevi. П. В. Серебровский, 1940
Chlamydotis pliodeserti. П. В. Серебровский, 1941
Totanus numenoides. П. В. Серебровский, 1941
Machetes (Tringa?) binagadensis. П. В. Серебровский, 1940
Gryzaia odessana. В. И. Зубарева, 1939
Pelecanus crispus palaecoicrispus. П. В. Серебровский, 1941
Pelecanus odessanus fossilis. Widhalm, 1886

Haliaeetus fossilis var. *odessanus*. Widhalm, 1886
Pliocorbo longipes. А. Я. Тугаринов, 1940
Leptoptilus plicocarpus. В. И. Зубарева, 1948
Agnopteris turgaiensis. А. Я. Тугаринов, 1940
Cygnus odor bergmanni. П. В. Серебровский, 1941
Anzer azerbaijanicus. П. В. Серебровский, 1940
Anas oligocarpa. А. Я. Тугаринов, 1940
Anas platyrhynchos palaeboschas. П. В. Серебровский, 1941
Athya marila asphaltica. П. В. Серебровский, 1941
Sushkinia plicocarpa. А. Я. Тугаринов, 1935
Asio pygmaea. П. В. Серебровский, 1941

В этот список не включены упоминаемые различными авторами остатки ископаемых птиц, не получившие описания и номенклатурного обозначения.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А. 1915. Фауна позвоночных л. Ново-Елизаветовки. Зам. Одесск. ун-та, стр. 388—395.

Бажанов В. С. 1959. Страус раннего антропогена Северного Тянь-Шаня. II Всес. орнитол. конф. 1959 г. Тезисы докл., ч. I, М., стр. 21—22. Беляева Е. И. 1948. Каталог местонахождений третичных наземных млекопитающих на территории СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 15, вып. 3, стр. 36—90. Бурчак-Абрамович Н. О. 1939. Новые данные о третичных страусах юга Украины. «Природа», № 5, стр. 94—97.—1939а. Ископаемый страус (*Struthio brachydactylus* sp. nov.) из эоценовских отложений с. Гребеников на юге Украины. Докл. АН СССР, т. 17, № 1, стр. 141—144.—1939б. Новые данные об ископаемых птицах Бинагадинского местонахождения битумов. Докл. АН Аз. ССР, т. 5, № 6, стр. 224—229.—1950. Новые данные о бинагадинских птицах. Докл. АН Аз. ССР, т. 6, № 2, стр. 87—91.—1951. Урмисорит (*Urmisornis paraghianus* Meschenet) — страусоподобная птица гиппарионовой фауны Закавказья и Южной Украины. Изв. АН Аз. ССР, № 6, стр. 83—94.—1952. Находка скорлупы яйца ископаемого страуса (*Struthio* sp.) в Азербайджане. Изв. АН Аз. ССР, № 11, стр. 39—47.—1952а. Ночные хищные птицы (совы) бинагадинских битумов. Докл. АН Аз. ССР, т. 8, № 1, стр. 25—29.—1953. Материалы к изучению болезненных и травматических образований на костях бинагадинских

ископаемых птиц. Тр. Естеств.-Истор. музея им. Зардаби, вып. 6, стр. 310—323.—1953а. Ископаемые страусы Кавказа и юга Украины. Тр. Естеств.-Истор. музея им. Зардаби, вып. 7, 206 стр.—1953б. Находки ископаемых страусов. «Природа», № 6, стр. 101—103.—1955. Ископаемые страусы Кавказа и юга Украины. Автореф. докт. диссерт., стр. 1—30.—1958. Третичные птицы СССР. Уч. зап. Аз. ун-та, биол. сер., № 1, стр. 81—88.—1959. Бинагадинские птицы и их зоогеографическое значение. II Всес. орнитол. конф. 1959 г. Тезисы докл., ч. I, М., стр. 18—20.

Веклиова Е. А. 1953. Стоянка Сюренъ I и ее место среди палеолитических местонахождений Крыма и ближайших территорий. Автореф. канд. диссерт., Л. Верещагин Н. К. 1953. Захоронение остатков верхнеплейстоценовых животных и растений у селения Нижние Кармазки на юге Татарской АССР. Зоол. ж., т. 32, вып. 5, стр. 999—1013.—1953. К истории ландшафтов Предкавказья в четвертичном периоде. Изв. Всес. геогр. о-ва, т. 85, вып. 2, стр. 200—201. Верещагин Н. К., Громов И. М. 1952. К истории фауны позвоночных районов нижнего течения реки Урал. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 9, вып. 4, стр. 1226—1269. Воинственский М. А. 1951. Современное состояние и происхождение орнитофауны степной полосы Европейской части СССР. Автореф. докт. диссерт. Киев, стр. 1—35.—1959:

Новые данные о систематическом положении ископаемой птицы *Grzyza odessana* Sub. из плиоценовых отложений Одессы. Докл. АН УССР, т. 2, стр. 198—202.—1959а. О систематическом положении гризиды. II Всес. орнитол. конф. 1959 г. Тезисы докл., ч. I, М., стр. 21.—1959б. Новые данные о предках домашней курицы. II Всес. орнитол. конф. 1959 г. Тезисы докл., ч. I, стр. 24—25.—1960. Птицы степной полосы Европейской части СССР. Киев, Изд-во АН УССР, стр. 233—283. Вонизевский М. А. и Уманская А. С. Птицы из современных аллювиальных отложений Нижнего Днепра. Докл. АН УССР, т. 3, стр. 326—330.

Гладыш Н. А. 1960. Находка остатков пернатых. «Природа», № 12, стр. 100—101. Громов И. М. 1953. Фауна позвоночных тарденуэльской станицы Мураж-Коба в Крыму. Мат. и исслед. по археологии СССР, № 39. Палеолит и неолит СССР. Изд-во АН СССР, стр. 459—462. Гуреев А. А. 1949. Первая находка птицы в нижнем палеогене СССР. Докл. АН СССР, т. 64, № 2, стр. 242—251.

Даль С. К. 1952. Птицы из раскопок Двина (VII—XII вв. н. э.). Тр. Истор. музея АН Арм. ССР, т. 4, стр. 113—150. Деметев Г. П. 1940. Птицы. Руководство по зоологии, т. 6. Изд-во АН СССР, 856 стр.—1958. Ископаемая авифауна СССР и ее палеобиогеографическое значение. Проблемы зоогеографии суши. Львов, Изд-во Львовского ун-та, стр. 76—81.—1959а. К вопросу об истории фауны птиц Советского Союза. Учен. зап. Моск. ун-та, вып. 197, стр. 5—16. Джафаров Р. Д. 1943. Птицы бинагадских раскопок. Изв. Аз. фил.-ла АН СССР, № 7, стр. 73—76.

Зубарев В. И. 1939. Новая форма птицы из плиоцена Одессы. Докл. АН СССР, т. 23, № 6, стр. 606—607.—1948. Плиоценовый марабу и гризиды. Тр. Ин-та зоол. АН УССР, т. 1, стр. 114—137.—1949. Фауна палеолитической станицы Выхвятицы. «Природа», № 3, стр. 75—76.—1950. Випокни птахів з четвертинних відкладів УРСР. Повідомлення І. Тр. Ін-та зоол. АН УССР, т. 4, стр. 78—99.

Иванов Л. Н. 1958. Ископаемые страусы Бурят-Монголии. «Природа», № 6, стр. 108—109. Иностранцев Н. И. 1882. Доисторический человек каменного века побережья Ладожского озера. СПб., 244 стр.

Козлова Е. В. 1960. Новые ископаемые птицы из юго-восточной Гоби. Тр. проблемных и тематических совещаний Зоол. ин-та АН СССР, вып. 9. I Всес. орнитол. конф. 1956 г., стр. 323—329.

Ласкарев В. 1912. Заметка о новых местонахождениях ископаемых млекопитающих в третичных отложениях южной России. Зап. Новорос. о-ва естествоиспыт., т. 38, стр. 40.

Мензбир М. А. 1934. Очерки истории фауны Европейской части СССР. М.—Л., Биомедгиз, 224 стр.

Пидопличко И. Г. 1934. Нахождение смешанной тудворной и степной фауны в четвертичных отложениях Новгород-Северска. «Природа», № 5, стр. 80—82.—1935. Итоги изучения Мезинской палеолитической станицы. «Природа», № 3, стр. 79—81.—1935а. Шолоховская среднечетвертичная фауна по находкам 1934 г. «Природа», № 9, стр. 81—82.—1938. Фауна Ольвии (по раскопкам 1935—1937 гг.). «Природа», № 11—12, стр. 113—116.—1946—1954. О ледниковом периоде. Изд-во АН УССР. Вып. 1 (1946), стр. 1—172; вып. 2 (1951), стр. 1—264; вып. 3 (1954), стр. 1—220. Пржемысек Я. К. 1914. Фауна позвоночных мезоничских слоев на окрестности Одессы. Зап. Новорос. о-ва естествоиспыт., т. 39, стр. 48—49.

Салов И. А. 1950. О сходстве строения птиц со строением скелетных ископаемых рептилий. II Всес. орнитол. конф. 1959 г. Тезисы докл., ч. I, М., стр. 22—23. Серебровский П. В. 1935 История животного мира СССР. Л., Ленингр. обл. изд-во, 128 стр.—1940. Новые виды птиц из бинагадских отложений. Докл. АН СССР, т. 27, № 7, стр. 766—768.—1940а. О птицах бинагадских Кировых пластов. Изв. Аз. фил.-ла АН СССР, № 3, стр. 71—75.—1941. Остатки плейстоценовых птиц из бинагадских отложений. Докл. АН СССР, т. 33, № 7, стр. 473—475.—1941а. Птицы из плиоценовых отложений Одессы. Докл. АН СССР, т. 33, № 7—8, стр. 476—477.—1948. Птицы бинагадских Кировых отложений. Тр. Естеств.-Истор. музея АН Аз. ССР, т. 1—2, стр. 21—68. Суслана П. В. 1949. Палеостепная орнитофауна из грота Тешик-Таш, Южный Узбекистан. «Тешик-Таш. Палеолитический человек» под ред. М. А. Гремяцкого. Тр. н.-и. ин-та антропологии. Изд-во МГУ, стр. 101—108.

Третьяков Д. К. 1941. Третьичная фауна одесских катакомб. «Сов. наука», № 1, стр. 94—106. Тугаринов А. Я. 1930. Находка яиц ископаемого страуса в Забайкалье. «Природа», № 7—8, стр. 797—799.—1932. К характеристике четвертичной орнитофауны Сибири. Тр. Комис. по изуч. четвертич. периода, вып. 1, стр. 115—130.—1933. Ископаемые птицы. «Природа», № 2, стр. 22—30.—1936. Некоторые данные для плиоценовой орнитофауны Сибири. Тр. Палеозол. ин-та АН СССР, т. 4, стр. 79—89.—1937. Птицы Крыма предков южнорусского оледенения. Тр. Сов. секции Междунар. ассоц. по изуч. четвертич. периода, вып. 1, стр. 97—114.—1940. Новые находки плиоценовой орнитофауны Одессы. Докл. АН СССР, т. 26, № 2, стр. 311—313.—1940а. Новые данные для третичной орнитофауны СССР. Докл. АН СССР, т. 26, № 2, стр. 205—208; № 3, стр. 314—316.

Шарлеманн Н. В. 1934. О смешанной фауне в четвертичных отложениях Новгород-Северского. «Природа», № 11, стр. 94—95.

Beer G., de. 1934. *Archaeopteryx lithographica*, a study based upon the British Museum specimen. London, 68 p. Brandt A. 1873. Über ein grosses Vogelei aus der Umgegend von Cherson. Bull. Acad. Imp. Sci. St.-Petersb., (3), t. 18, pp. 158—161.—1874. On a large fossil egg from the neighbourhood of Cherson. Ibid., pp. 4—7.—1885. Über das Schicksal der Eier von *Struthio lithus chersonensis*. Zool. Anz., Bd. 8, SS. 191—192.

Dames W. 1882. Über den Bau des Kopfes von *Archaeopteryx*. Sitzungsber. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, Bd. 38, SS. 817—819.—1889. Über *Archaeopteryx*. Paläontol. Abhandl., Bd. 29, SS. 117—196.—1897. Über Brustbein, Schulter- und Beckengürtel der *Archaeopteryx*. Paläontol. Abhandl., Bd. 37, SS. 818—834. Dementiev G. 1955. Nouvelles données de paléornithologie de l'URSS. Acta I Intern. Congr. Ornithol. Basel, 1954, p. 264—267.—1960. Espèces aviaires récentes trouvées à l'état fossile au Post-Tertiaire dans l'URSS. XII Intern. Ornithol. Congr. Helsinki 1958, vol. 1, p. 162—166.

Grassé P. P. 1950. Oiseaux. In: «Traité de zoologie», t. 15. Paris, 1164 p. Gregory J. T. 1951. Convergent evolution: the jaws of *Hesperornis* and the Mosasaur. Evolution, vol. 5.—1952. The jaws of the Cretaceous toothed birds, *Ichthyornis* and *Hesperornis*. The Condor, Vol. 54, pp. 73—88.

Heilmann G. 1926. The origin of birds. London, 208 p. Heller F. L. 1959. Ein primitiv *Archaeopteryx*-Fund aus dem Solnhofener Plattenkalen von Langenlathheim (Mfr.). Mit einem Beitrag von Klaus Fesseldt. Erlangen geol. Abhandl., H. 31, SS. 1—25.—1960. Der dritte *Archaeopteryx*-Fund aus dem Solnhofener Plattenkalen

des Oberen Malm Franks. Z. Ornithol., Bd. 101, Lief. 1/2, SS. 7—28. Howard H. 1950. Fossil evidence of avian evolution. Ibis, vol. 92, pp. 1—22.

Kretzoi M. 1955. *Pliogallus* Gaillard, 1914 et *Pliogallus* Tugarinov, 1940. Aquila, p. 367.

Lambrecht K. 1933. Handbuch der Paläornithologie. Berlin, 1024 S.

Marsh O. 1880. Odonthornithes. Washington, 201 p. Mayr E., Amadon D. 1951. A classification of recent birds. Amer. Mus. Novitates, N 1496, pp. 1—42. Milne-Edwards A. 1868—1871. Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France. Paris, t. 1 (1868), 475 p.; t. 2 (1871), 632 p.

Owen R. 1839. On the bone of an unknown Struthious bird from New Zealand. Proc. Zool. Soc. London, pp. 169—170.—1856. On the affinities of the large extinct bird *Gastornis palidensis* Hebrt. Quart. J. Geol. Soc. London, vol. 12, pp. 204—217.—1863. On the *Archaeopteryx* of von Meyer, with a description a longtailed species from the lithographic stone of Solnhofen. Philos. Trans. Roy. Soc. London, vol. 153, pp. 33—47.—1879. Memoirs on the extinct wingless birds of New Zealand with an appendix on those in England, Australia, Newfoundland, Mauritius an Rodriguez. London, vol. 1—2.

Riabini A. 1931. Notes sur les oiseaux du tertiaire supérieur de la Transcaucasie. I. *Sterna milne-edwardsii* nov. sp. du diatomite de Kissatibi près d'Akmalzykh (Georgie). Зан. Росс. Минерал. о-ва, (2), т. 60, стр. 273—279.

Stresemann E. 1934. Aves. In: «Handbuch der Zoologie» von W. Kieckenthal. Bd. 7, H. 2, Lief 1—8. Berlin-Leipzig, 899 S.

Tugarinov A. 1930. Ein fossiler Strauss in Transbaikalien (Vorläufige Angaben). Докл. АН СССР, А, № 30, стр. 611—614.

Wetmore A. 1951. Recent additions to our knowledge of prehistoric birds, 1933—1949. Proc. X Intern. Ornithol. Congr. Upsala, 1950, pp. 51—74.—1951. A revised classification for the birds of the World. Smithsonian. Misc. Collect., vol. 117, N 4, pp. 1—21.—1955. Paleontology. Recent studies in avian biology, ed. A. Wolfson. Urbana, pp. 44—56.—1956. A check-list of the fossil and prehistoric birds of North America and the West Indies. Smithsonian. Misc. Collect., vol. 131, N 5, pp. 1—105.—1959. Birds of the Pleistocene in North America. Smithsonian. Misc. Collect., vol. 138, N 4, pp. 1—24.—1960. A classification for the birds of the World. Smithsonian. Misc. Collect., vol. 139, N. 11, p. 1—37. Widhalm I. 1886. Die fossilen Vogelknochen der Odessaer Kalk-Steinbrücke an der Neuen Slobodka bei Odessa. Зап. Новоросс. о-ва естествоиспыт., т. 10. Приложение, стр. 1—8.

УКАЗАТЕЛЬ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ НАИМЕНОВАНИЙ*

Во время печатания книги вышли в свет работы О. Куна (O. Kuhn) «Die vorzeitlichen Frösche und Salamander, ihre Gattungen und Familien» (Jahresh. Ver. vaterl. Naturkunde, Württemberg, 1962, Jg. 117, SS. 327—372) и «Die Familien der rezenten und fossilen Amphibien und Reptilien» (Bamberg, 1963, 79 ss.), в которых взамен преэкулированных вводятся следующие новые наименования родов земноводных и пресмыкающихся: *Acanthostomatops* Kuhn, 1963 (= *Acanthostoma* Credner, 1883); *Annatherapsidus* Kuhn, 1963 (= *Anna Amalitzky*, 1922); *Avalonianus* Kuhn, 1963 (= *Avalonia* Seeley, 1898); *Campylodoniscus* Kuhn, 1963 (= *Campylodon* Huene, 1929); *Dawsonioides* Kuhn, 1963 (= *Dawsonia* Fritsch, 1879); *Dolichosomatides* Kuhn, 1963 (= *Dolichosoma* Huxley, 1876); *Holopsisuchus* Kuhn, 1963 (= *Holops* Cope, 1869); *Leptotracheliscops* Kuhn, 1963 (= *Leptotrachelus* Watson, 1921); *Lyrocephalus* Kuhn, 1963 (= *Lyrocephalus* Wiman, 1914); *Mesorhinopsuchus* Kuhn, 1963 (= *Mesorhinus* Jaekel, 1910); *Oxyodontonius* Kuhn, 1963 (= *Oxyodon* Huene, 1908); *Platycephus* Kuhn, 1963 (= *Platycephus* Stephens, 1886); *Platycheilodites* Kuhn, 1963 (= *Platycheilus* Bergougnoux, 1935); *Rhinosaursiscus* Kuhn, 1963 (= *Rhinosaurs* Fischer, 1847); *Rileyasuchus* Kuhn, 1963 (= *Rileya* Huene, 1902); *Rothianiscus* Kuhn, 1963 (= *Rothia* Olson et Beerbower, 1953); *Tetradontonius* Kuhn, 1963 (= *Tetradon* Broili et Schröder, 1935); *Triadobatrachus* Kuhn, 1962 (= *Protobatrachus* Piveteau, 1937). Соответственно, вводятся следующие новые наименования семейств: Annatherapsididae Kuhn, 1963 (= Annidae Vjushkov, 1955); Triadobatrachidae Kuhn, 1962 (= Protobatrachidae Piveteau, 1937). Кроме того, А. Бринк (A. Brink) в работе «Two cynodonts from the Ntaware formation in the Luangwa valley of Northern Rhodesia» (Paleontol. afric., 1963, vol. 8, pp. 77—96) описал новый род синодонта *Luangwa* Brink, 1963; Н. триас (зона Cynognathus) С. Поззини (сем. Gomphognathidae).

Список родов сем. Tapinoscephalidae следует пополнить родом *Eccasaurus* Broom, 1907; сем. Whaitsiidae — родом *Mirodentes* Attridge, 1956; сем. Endothiodontidae — родом *Egmodorhynchus* Broom, 1913 (все три из в. перми Ю. Африки).

<i>Ablepharis</i> 467	<i>Acichelys</i> 387	<i>Actornis</i> 686
<i>Ablepharus</i> 467	<i>Actinixys</i> 410	<i>Actosaurus</i> 481 —
<i>Acanthocalyx</i> 490	<i>Actiprion</i> 462	<i>Ada</i> 469
<i>Acanthocercus</i> 463	<i>Acomposaurus</i> 503	<i>Adelogyridinae</i> 147, 165, 166
<i>Acanthodactylus</i> 468	<i>Acranthos</i> 468	<i>Adelogyridus</i> 166 —
<i>Acanthopholidae</i> 574 —	<i>Acridophaga</i> 493	<i>Adelsaurus</i> 458 —
<i>Acanthopholis</i> 574 —	<i>Acris</i> 132	<i>Adelospondyli</i> 144
<i>Acanthostega</i> 44, 67, 68, 123	<i>Acrocantiosaurus</i> 537	<i>Adelphesiren</i> 160
<i>Acanthostegidae</i> 67	<i>Acrochordinae</i> 490	<i>Adeniderma</i> 144
<i>Acanthostoma</i> 80, 81	<i>Acrohydraspis</i> 437	<i>Admetophoneus</i> 250, 251 —
<i>Accipiter</i> 692	<i>Acroplois</i> 110	<i>Adocus</i> 395
<i>Accipitres</i> 691	<i>Acrosauria</i> 308	<i>Adriosaurus</i> 481 —
<i>Accipitridae</i> 691	<i>Acrosauridae</i> 309	<i>Aechmophorus</i> 684
<i>Adeloma</i> 77, 109	<i>Acrosaurus</i> 309	<i>Aechmophrys</i> 493
<i>Achelonia</i> 387	<i>Acteosaurus</i> 481	<i>Aegialornis</i> 695
<i>Acherontemys</i> 398, 399	<i>Actinemys</i> 403	<i>Aegialornithidae</i> 695
<i>Achilemys</i> 410, 414	<i>Actinodon</i> 76	<i>Aegothelidae</i> 694

* Номера страниц, где даны описания родов или основные ссылки на род, выделены жирным шрифтом.

- Aegyptius* 692
Aegyptosaurus 552 -
Aegyptosuchus 518 -
Aelodon 511
Aelurodraco 268
Aelurognathus 266
Aelurosaurinae 263 -
Aelurosauroides 264 -
Aelurosauropsinae 264 -
Aelurosauropsis 264
Aelurosaurus 264
Aelurosaurus 284
Aenigmasaurus 306, 447
Aelodon 511
Aelodon 511 -
Aepidea 491
Aepisaurus 552
Aepyornis 669, 672
Aepyornithes 672
Aepyornithidae 672
Aerosaurus 239
Aetonyx 535
Aetosauroides 503
Aetosaurus 503 -
Agalmatosaurus 474 -
Agama 463
Aganidae 463
Agathaumas 583
Agosaura 468
Aggiosaurus 537
Agkistrodon 493
Agnopteryx 690
Agnopterus 690
Agnosaurus 258
Agomphus 395, 396
Agriochelis 675
Agrosaurus 533
Aigialosauridae 473, 474 -
Aigialosaurus 475
Aistopoda 154
Akidognathus 276 -
Akleisops 467
Akrochelys 428
Alamosaurus 552 -
Alamosaurus 396 -
Alauda 696
Alaudidae 696
Alberdosaurus 540
Alca 683
Alcae 683
Alcedinidae 694
Alcidae 683
Alectoris 674, 675
Alectrosaurus 540 -
Alegeinosaurus 79 -
Aleodon 272
Althesaurus 469
Alethinophidia 486
Aletornis 678
Algosaurus 552 -
Aligator 519
Allochelids 428
Alligator 507, 519, 520
Alligatorella 515
Alligatorinae 519
Alligatorium 515
Allodaposuchus 521
Allognathosuchus 520
Allorhis 491
Allopleuron 420, 425
Allosaurus 524, 525, 537 -
Alopecideops 277
Alopecodon 277
Alopecodontidae 276
Alopecognathus 276
Alopecophis 491
Alopecopsis 280
Alopecorhinus 276
Alopecorhynchus 266 -
Alopoche 691
Aloponotus 462
Alosauroides 266 -
Alopsaurus 267 -
Alisodromus 468
Altispinax 537
Altys 129
Alzadasaurus 325, 327 -
Amalitzia 266
Amblycephalidae 490
Amblydectes 603
Amblyodon 70
Amblypeza 436
Amastoma 161
Ambystomatidae 37, 159, 161
Ambystomatoidei 159, 161
Ambystomichus 161
Ameghinia 679
Amniopertix 674, 675
Amnosauridae 530
Amnosaurus 530 -
Amniota 23
Amphilepibis 475
Amphibamus 79, 125
Amphibia 23, 25
Amphicheylidia 354, 379
Amphicollela 128
Amphicoelias 549
Amphicotylus 513
Amphimys 395
Amphisma 490
Amphigathodontoides 130
Amphipetargus 688
Amphirana 133
Amphisaurus 541 -
Amphisbaenia 482
Amphisbaenidae 483
Amphisbaeninae 483
Amphiserpentarius 691
Amphurna 46, 49, 146, 162
Amphurnidae 162
Amphorosteus 475
Amphya 430
Amugdalodon 549
Analeponotus 462
Anamnia 23
Anaphotidomys 389
Anarosaurus 314
Anas 690
Anaschisma 117
Anatosaurus 525, 560, 562, -
 564
Ancanamunia 348
Anchiceratops 583, 585 -
Anchisaurus 525, 541
Anchylorana 133
Anchyleurum 479
Andreosornis 679
Andrias 25, 160
Anelytropisidae 467
Aneuromphus 278, 279
Angelosaurus 244
Angistorhinopsis 506
Angistorhinus 506
Anglosuchus 513
Anguinidae 470, 472
Anguininae 472
Anguinoides 469
Anguinomorpha 469
Anguinosaurs 309
Anguis 472
Anguis 471, 472
Anguisaurus 309 -
Anhimae 690
Anhinga 686
Anhingidae 686
Anilidae 486
Anilidia 485, 486
Anilioides 486
Animasaurus 217 -
Anisodectes 75
Anisodontosaurus 449, 503 -
Anisodromis 675
Ankistrodon 497
Ankylosauria 574
Ankylosauridae 575 -
Ankylosaurus 575, 576 -
Anna 277, 278
Annamemys 402
Anniidae 277
Anniellidae 470
Anningia 238
Annulata 482
Anodontosaurus 577 -
Anomalophis 493
Anomaloptyx 671, 672
Anomasaurus 314 -
Anomocoela 128, 129
Anomodontia 286
Anomodont 222
Anomosaurus 334 -
Anoplosaurus 559 -
Anosteira 428, 429
Anosteirinae 428
Anostira 428
Anota 433, 463
Anser 690
Anseres 690
Anseridae 690
Antartosaurus 545, 547
Anteosauridae 247, 253
Anteosaurus 253, 254
Antodon 224
Anthracochelys 436
Anthracosauria 26, 60, 134, 136 -
Anthracosaurus 133, 136
Anthropornis 673
Anthus 696
Antrodemus 536, 537
Antrostomus 694
Anura 125, 127
Anurognathidae 597
Anurognathus 593, 598, 599 -
Apalone 430
Apalodontosaurus 349
Apatomerus 603
Apatornis 668
Apatornithidae 668
Apatosaurus 547, 548, 549 -
Aperopraxis 462
Apertotemporalidae 389
Apertotemporalis 389
Aphanapteryx 677
Aphaneramma 101, 104, 105
Aphelophis 488
Aphelosaurus 458 -

- Apholidemys* 428
Aphrosaurus 326, 327 -
Aplax 387
Aplaspis 493
Apoda 146, 163
Apodidae 695
Apodichelys 436
Apractolepis 321 -
Apsidosponduli 26, 55, 56, 60
Apteryges 672
Apterygidae 672
Apteryx 672
Aptornis 677
Aquila 692
Aquilavus 691
Ara 694
Araucosaurus 484 -
Araucoscelidae 304
Araucoscelidia 300, 303 -
Araucoscelidoidei 303
Araucoscelis 196, 304, 305 -
Arambourgia 520
Aramidae 679
Aramornis 679
Aratinga 694
Archaeobelus 236
Archaeochelys 372, 373, 384 -
Archaeochelydium 373 -
Archaeocynurus 690
Archaeodon 286
Archaeonectrus 319
Archaeopobates 130
Archaeophasianus 675
Archaeophis 488, 489
Archaeopsittacus 694 -
Archaeopteryges 665
Archaeopterygidae 665
Archaeopteryx 662, 665, 666
Archaeoverquedula 690
Archaeornis 666
Archaeosuchus 254, 509 -
Archaeosynodon 252 -
Archaeotherium 286 -
Archaeotrion 162
Archaeotrogon 695
Archaeopodocarpus 456
Archegosauroides 72 -
Archegosauroides 72 -
Archegosaurus 45, 73 -
Archelon 202, 362, 371, 372, 377, 418
Archeria 47, 49, 52, 419
Archosauria 56, 136, 138, 200, 439, 493
Archosaurus 497, 499 -
Arctognathinae 264
Arctognathoides 264
Arctognathoidinae 264
Arctognathus 264 -
Arctops 263
Arctosuchus 267
Ardea 658
Ardeacites 688
Ardeidae 688
Ardeosauridae 465
Ardeosaurus 465, 466 -
Argentinosuchus 503 -
Argillochelys 422, 423
Arglornis 687
Argyrodyptes 673
Argyrogena 490
Argyrophis 485
Argyrosaurus 552 -
Aristelliger 466
Aristodesmus 292
Aristonectes 328
Aristosaurus 541 -
Aristosuchus 533 -
Arizonasaurus 503 -
Arkanserpent 80
Arnognadhus 281
Aromochelys 400
Aromosuchus 520
Arretosauridae 463
Arretosaurus 464
Arrhinoceratops 585
Arrhasaurus 236 -
Arthrodyles 673
Arthroleptinae 132
Asaphesera 168
Asaphiidae 128
Asaphus 49, 54
Asiatosaurus 552 -
Asiatosuchus 521 -
Asio 693
Askeptosauridae 459 -
Askeptosaurus 459, 460 -
Asphaerion 133
Aspideretes 430
Aspidoboa 488
Aspidochelys 431
Aspidonectes 430
Aspidophyon 488
Aspidorynchus 485 -
Aspidosaurus 79
Aspidoscelis 469
Aspilus 430
Aspis 492
Asterochelys 412
Asterophis 487
Asterophryninae 133
Asthenognathus 267
Astrodon 549, 551
Asturaetus 692
Astylosterninae 132
Atacisaurus 522 -
Atelopodidae 131
Athecata 354
Athene 693
Athya 690
Atlantichelys 420 -
Atlantosaurus 547 -
Atomarchus 491
Atoposauridae 508, 514 -
Atoposaurus 515 -
Atoptera 138
Atropis 468
Aublysodon 540
Aulacocephalodon 295
Aulacocephalodontinae 294
Aulococephalus 292
Aulochelys 430
Aulacosaurus 474 -
Australocorys 686
Austropeler 57, 63, 97
Austrosaurus 552
Avalonia 535
Avenantia 258
Aves 23, 661
Aviceda 692
Avipes 530
Axestemys 430
Axestus 430
Bactrosaurus 561, 563 -
Badistes 692
Badistornis 679
Baena 351, 368, 389, 390
Baenidae 375, 379, 389, 391, 394
Baenoides 361, 362, 373, 389, 416
Bahariasaurus 537
Bahariodon 514 -
Bainia 295
Baiopsis 293
Balaenicipitidae 688
Baldwinonius 237
Bantuchelys 436
Baphetes 32, 41, 59, 70
Baptandus 349
Baptmys 394, 396, 397
Baptornis 668
Baptornithidae 668
Baptosaurus 481 -
Barasaurus 219
Bargmannia 161
Barosaurus 545 -
Bartlettia 434
Barycephalus 463
Bascanion 490
Bascantium 490
Basodon 475
Basikranodon 236
Basilemys 394, 395
Basutodon 537 -
Basutur 403
Basutarella 409
Bathornis 681
Bathornithidae 681
Bathuglyptus 240
Bathynathus 241 -
Batrachia 25
Batrachiderpeton 35, 145, 150, 152
Batrachiosaurus 475
Batrachiotherium 475
Batrachognathus 598, 599 -
Batrachoides 162 -
Batrachomorphia 26, 60 -
Batrachosauria 25, 55, 60, 133, 134, 200
Batrachosauroides 162 -
Batrachosauroididae 162 -
Batrachosaurus 475
Batrachosoma 463
Batrachosuchus 41, 113, 114, 115 -
Batrachulina 133
Bauria 284
Bauriidae 283
Baurioides 284
Baurocyonodon 286 -
Baurusuchidae 516
Baurusuchus 516
Bavarisaurus 461, 462 -
Belesodon 271 -
Bellia 409
Bellophus 491
Belodon 505, 506
Belonchasma 593, 601 -
Benthosauridae 90
Benthosaurus 90
Benthosuchidae 86, 90, 94
Benthosuchus 38, 47, 58, 59, 84, 90, 91, 92, 93, 94
Bernissartia 518
Bernissartidae 517, 518
Berus 493
Betasuchus 535 -

Biarmosaurus 248
Biarmosuchidae 249
Biarmosuchus 248
Blenotherium 275
Biziura 691
Blattoideolestes 282
Blapharosteres 467
Blezingeria 350
Boacus 488
Boidae 487, 488
Boinae 488
Bolbodon 217
Bolosauridae 217
Bolosaurus 217, 218, 441
Bombifrons 520
Bombina 128, 129
Borninidae 128
Booidea 486, 487
Boomgaardia 159
Borborophagus 117
Boremys 368, 389, 390
Boreosaurus 90
Botaarites 688
Botaaroides 688
Bothremys 359, 436
Bothriceps 88, 113, 115
Bothriospondylus 547
Bothrodyles 490
Bothrophis 488
Botrophis 488
Boltosaurus 520
Boverisuchus 520
Brachaucheniidae 332
Brachauchenius 332
Brachiosauridae 547
Brachiosaurus 547, 549
Brachycephalus 53
Brachycephalops 583, 584
Brachychampsia 519
Brachychirotherium 503
Brachyvenemus 242
Brachycormus 162
Brachydectes 158, 513
Brachydeira 327
Brachygnathosuchus 520
Brachylophosaurus 561, 565
Brachyopidae 31, 85, 109
Brachyopinae 112, 115
Brachyopoida 35, 85, 109
Brachyops 113, 114, 115
Brachyoptera 226
Brachyopodossaur 577
Brachyprosopus 292
Brachypterygius 349
Brachyrhamphus 684
Brachyrhinodon 448
Brachysaura 463
Brachysauraya 479
Brachysaurus 479
Brachysuchus 505
Brachytaenius 511
Brachytrachelus 595
Brachyuraniscus 292
Brachyuranochampsia 521
Bradysaurus 226
Brancasauridae 322
Brancasaurinae 322
Brancasaurus 322
Branchiosauridae 82
Branchiosaurus 76, 82, 83
Branta 691
Brasilosaurus 513

Brevicipitidae 132
Brevicipitinae 133
Brimosaurus 328
Brithopodidae 247, 249, 255
Brithopus 250, 251
Brodiechelus 385
Brolia 407
Broliaellus 79
Broilissauridae 467
Broilissaurus 467
Broilius 292
Brontornis 679
Brontornithidae 679
Brontosaurus 547
Broomia 446
Broomicephalus 261
Broomisaurinae 264
Broomisaurus 265
Broomitherium 286
Broomosuchus 254
Broomulus 88
Browniella 501
Bryochelys 425
Bubo 695
Buccinidae 695
Buceratidae 694
Buettneria 117
Bufavus 133
Bufo 128, 130, 132
Bufoinidae 131, 132
Bufoinopsis 132
Burhinidae 681
Burnetia 267
Burnetidae 266
Buteo 692
Butorides 688
Buzulukia 141
Bysmachelys 410
Bystra 414
Bystrowiana 53, 142
Bystrowianidae 142

Cachuga 409
Cacops 79, 80
Cacosterninae 132
Cadurcegekko 466
Cadurceosaurus 468
Caecilia 163
Caeciliidae 164
Caelopeltis 491
Caenognathi 668
Caenognathidae 668
Caenognathus 668
Caenophidia 489
Caigator 519
Caiman 520
Caimanoeida 519
Caimanoidea 519
Caimanosuchus 520
Calamagras 488
Calamops 117
Calamosaurus 533
Calamospondylus 533
Calcarichelys 418
Calemyr 403
Calhierax 692
Calidris 682
Californisaurus 350, 351
Callagur 403

Calibronchion 239
Callicheys 407
Calligenethlon 137
Callinia 430
Callipelta 491
Calopeltis 491
Calotta 468
Calopeltis 491
Calyptocephalella 131
Calyptocephalus 32, 131
Camarasaurus 524, 525, 547, 549, 550
Camptonodus 557
Camptonotus 557
Camptosauridae 553
Camptosaurus 556, 557, 558
Campylodon 552
Campylognathoides 595, 597
Campylognathus 595
Candelaria 222
Caouana 422
Capella 682
Capellinosuchus 511
Capetus 70
Capitolacerta 467
Capitonidae 695
Capitosauridae 94
Capitosaurioidea 85, 86, 117
Capitosaurus 92, 95, 97
Caprimulgi 694
Caprimulgidae 694
Caprimulgas 694
Captorhinidae 228
Captorhinikos 229
Captorhinoides 229
Captorhinomorpha 214, 226, 229
Captorhinus 194, 228, 229
Carcharodontosaurus 537
Cardiocheilus 169
Cardiodon 544
Carella 357, 366, 367, 370, 376, 420, 422, 423
Carettini 420
Carettochelyidae 372, 428
Carettochelyinae 428
Carettochelys 428, 429
Carianae 677
Carianidae 677
Carlesia 484
Carnosauria 525, 535
Carolincheilus 425
Carphophis 492
Carsosaurus 475
Carleremys 436
Casea 199, 243, 244
Caseidae 235, 242
Caseoides 244
Caseopsis 244
Castresia 428
Casuarli 671
Casuaridae 671
Casuarus 671
Catapleura 425
Cathacemys 403
Cathartae 691
Cathartidae 691
Cathartornis 691
Cathorhinus 486
Caudata 146
Caudisona 493
Caudocelus 533
Caulodon 549

- Cantleya* 438
Cayman 519
Centemodon 506
Centrochelys 412
Centromastix 468
Centronis 690
Centrosaurus 473
Cephalastron 453
Cephalastronius 453
Cephalerpeton 228
Cephalochelys 422
Cephalonia 453, 454
Ceramopelta 430
Ceratoelurus 292
Ceraterpeton 153
Ceratosuchus 520
Ceratochelys 392
Ceratophallus 490
Ceratophrys 131
Ceratops 585
Ceratopsia 578
Ceratopsidae 581, 585
Ceratopsinae 585
Ceratosaurs 537
Ceratosaurus 537
Cerdodon 262
Cerdognathus 267
Cerdops 276
Cerdorhinus 266
Cerdosuchoides 276
Cerdosuchus 276
Ceresiosaurus 315
Cerorhinca 684
Cerritosaurus 501
Cetarthrosaurus 349
Cetiosauridae 544
Cetiosaurus 544, 547
Chaetosaurus 513
Chaibassia 404
Chalcosaurus 112
Chalepotherium 275
Chamasaurus 229
Chameleonia 464
Chameleontidae 464
Chameleosaurus 463
Chamops 462
Champa 519
Champsia 519
Chamse 520
Champsosauridae 455
Champsosaurus 454, 455
Changisaurus 466
Changosaurus 484
Charadriidae 682
Charadrius 682
Charialis 518
Charina 488
Chariternus 389, 391
Chasmatosaurus 497, 498
Chasmatosuchus 497, 499
Chasmosaurus 583, 585, 587
Cheilophis 488
Cheirogaster 410, 414
Chelidra 398
Cheliturus 398
Chelodina 357, 358, 436, 438
Chelona 421
Chelone 421
Chelonemys 387, 434
Chelonia 200, 358, 360, 366, 372, 376
Chelonia 420, 421, 422, 424, 427
Chelonias 421
Chelonides 389
Chelonidae 356, 360, 362, 371, 375, 386, 420, 424
Chelonioidea 375, 415, 425
Chelonoidis 412
Chelonosaurus 331
Chelonura 399
Chelopus 403
Chelospharginae 417
Chelosphargis 418
Chelotriton 162
Chelus 359, 361, 371, 372, 436, 437
Chelydosaurus 45, 76
Chelydra 357, 363, 371, 396, 398, 399, 436
Chelydridae 362, 367, 371, 375, 394, 396, 401, 414
Chelydrinae 398
Chelydrops 399
Chelydropsis 399
Chelydura 438
Chelyidae 356, 375, 432, 433, 436
Chelymys 438
Chelyodina 438
Chelyposuchus 338
Chelyopsis 425
Chelyposaurus 292
Chelyra 427
Chelyrhynchus 295
Chelytherium 382
Chelyzoon 382
Chemelys 430
Chen 691
Chendytes 690
Cheneosaurus 567
Chengyuchelys 391
Chenopsis 691
Chenoprosopidae 73
Chenoprosopus 73, 74
Chenornis 690
Chersa 493
Chersina 410
Chersine 413
Chersinella 413
Chersophis 493
Chersus 413
Chiayiisaurus 552
Chiayiusuchus 513
Chienkosaurus 537
Chigutisaurus 113, 114
Chilingosaurus 474
Chilonyx 217
Chilopoma 491
Chinemys 403, 406, 408
Chiniquodon 271
Chionitidae 691
Chirostenotes 533
Chirotherium 503
Chisternon 356, 358, 361, 368, 369, 390
Chitra 355, 358, 430, 431
Chitraccephalus 389
Chiwetasaurus 263
Chlamydosaurus 463
Chlamydotis 680, 685
Chloremys 396
Choerosaurus 283
Chololepis 490
Cholophidia 481
Chomocadmon 449
Chondrosteosaurus 547
Chonespondylus 351
Choriolis 680
Choristodera 207, 453
Chordronus 469
Chosornis 674
Chroniosuchidae 142
Chroniosuchus 45, 142
Chrysemys 367, 403, 407
Chrysotamprus 468
Chromaloporus 252
Chthonosaurus 277
Churchilla 491
Ciconiidae 688
Cimochelys 389
Cimoliasaurus 325, 327, 328
Cimolichelys 389
Cimolipteryx 668
Cimolionis 603
Cinctisternum 430
Cinodon 569
Cinosernon 400
Cinosernum 400
Cionodon 569
Circus 692
Cirognathus 292
Cistcephalus 292
Cistechnodon 283
Cistuda 405
Cladeiodon 537
Cladodron 537
Cladornis 674
Cladornithidae 672, 673, 685
Cladylodon 537
Clamydosaurus 463
Clathrinichus 569
Clasaurus 561, 564
Clazazia 451
Clazazidae 450, 451
Clasmodosaurus 540
Claudius 399
Cleardina 261
Clemmydopsis 403, 405, 407
Clemmys 357, 403, 404, 414
Clepsosaurus 560
Clepsyrops 236, 240
Clepsyosaurus 560
Clevosaurus 449
Citadastes 302, 476, 477
Ciorhizodon 249
Clothonia 488
Cnemidophorus 469
Cnemidornis 690
Cobra 493
Coburgosaurus 505
Cochileosauridae 70
Cochileosauroides 70
Cochileosaurus 71
Coccylinus 158
Coelognathus 430, 491
Coelopeltis 491
Coelophys 530
Coelosaurus 533
Coelosuchus 514
Coeluridae 533
Coeluroidea 530
Coeloroidea 533
Coelorosaurus 306
Coelosauria 525, 530
Coelosauridae 533
Coelurus 533
Colinus 675

- Collocalia* 695
Coloborhynchus 601
Colombomycter 237
Colossochelys 412
Colossoemys 520
Colosteidae 67, 69
Colosteoida 67
Colosteus 69
Colpocheilus 422
Coluber 490, 491
Colubridae 490
Colubrinae 490
Colubroidea 489
Columba 662, 675
Columbae 675
Columbidae 675
Columboides 684
Colymbosaurus 320, 321
Comobatrachus 133
Comonecturoidea 163
Compsemus 394, 396
Compsodon 292
Compsognathidae 531, 533
Compsognathus 531, 532
Compsosaurus 505
Compsosoma 491
Compsosuchus 533
Conchiosaurus 314
Conchochelys 430
Condriosaurus 314
Congosaurus 513
Conicodontosaurus 463
Coniosaurus 462
Coniophis 156, 486
Conioctes 140
Constrictor 487
Conuropsis 694
Cophylinae 133
Coptopelta 430
Coraciidae 694
Coraciadidae 694
Coragyps 691
Corax 696
Corydallidae 469
Coriula 427
Cornuferinae 132
Cornella 492
Corosaurus 314, 318
Corsachelys 425
Corvidae 696
Coryphodon 490
Corythosaurus 568, 569
Cosmocheilus 427
Cotylorhynchus 243, 244
Cotylisauria 200, 213
Coturnix 675
Coura 693
Cracidae 674
Craspedochelys 385
Craspedodon 559
Crassigyrinus 137
Crataeomys 574
Craterosaurus 573
Cratichelone 420
Crocoides 677
Crematosaurus 484
Cressaurus 537
Cressores 667
Cretomis 693
Cricodon 272, 273
Cricosaurus 511
Cricotidae 137
Cricotillus 138
Cricotus 133, 138
Crininae 131
Criocephalus 256
Criorhynchus 593, 601
Crocodilemus 513, 514
Crocodylia 506
Crocodyllus 520
Crocodylus 520
Crocodylidae 519
Crocodylinae 520
Crocodylus 507, 511, 518, 520, 521, 522, 600
Crossachelys 392, 393
Crossotels 151
Crotalinae 493
Crotalinae 493
Crotalus 492, 493
Crotaphytus 462
Cruosaurus 334
Cruschedula 673
Cryptoblepharis 467
Cryptoblepharus 467
Cryptobranchidae 35, 159
Cryptobranchioidea 36
Cryptobranchioidei 159
Cryptobranchius 160
Cryptocleididae 319
Cryptocleidinae 320
Cryptocleidus 320
Cryptocynodon 292
Cryptodira 354, 355, 361, 393
Cryptodontia 295
Cryptodraco 559
Cryptops 431
Cryptornis 694
Cryptosaurus 559
Crypturi 673
Crythiosauridae 482
Crythiosaurus 482, 483
Ctenerpelon 150, 151, 158
Ctenioagenys 484
Cteniosaurus 291
Ctenochasma 600, 601
Ctenochelys 416
Ctenodactylus 468
Ctenosaurus 240
Ctenospondylus 240, 241
Cubiodon 505
Cuchoa 409
Cuculi 693
Cuculidae 693
Cumnoria 557
Cumnovia 557
Cunampaia 679
Cunampalidae 679
Cuora 402
Cursoria 488
Curtorix 675
Cusoria 488
Cuyosuchus 499
Cwyneddosaurus 458
Cyamodontidae 335
Cyamodontioidei 335
Cyamodus 355
Cyehlura 462
Cyclanorbis 356, 428, 430
Cyclemys 402
Cyclorhynchus 436
Cycloderma 438, 430, 431
Cyclorhamphus 696
Cyclosaurus 463
Cyclotlosauridae 96
Cyclotlosaurus 92, 97, 99
Cycnorhamphus 600
Cygnatus 690
Cygnopterus 690
Cygnus 690
Cylcura 462
Cylindraspis 412
Cylindricodon 505
Cylindrorhynchus 474
Cynatholus 415
Cynatosauridae 317
Cymatosaurus 317
Cymbospondylidae 349
Cymbospondylus 339, 342, 349, 350
Cynariognathus 275
Cynarioides 262
Cynariops 262
Cynariopsinae 262
Cynidiognathus 270
Cynisodon 267
Cynsopoides 264
Cynops 264
Cynocercus 416
Cynochampsia 272
Cynodontia 268
Cynodraco 267
Cynodrakon 267
Cynodontosuchus 516
Cynognathidae 270
Cynognathus 271, 341
Cynogomphus 271
Cynophis 491
Cynosaurus 269, 270
Cynosuchoides 270
Cynosuchus 270, 520
Cyonosaurus 264
Cyphornis 686
Cyphornithidae 686
Cyprius 467
Cypselaeus 695
Cyrasiodon 284
Cyrtura 458
Cystignathidae 131
Cystignathinae 131

Daboia 493
Dacentrurus 573
Dacchelys 438
Dacosaurus 511
Dacquemys 433, 435
Dactylisaurus 314
Dakosaurus 511
Dakotatuschus 514
Dantonia 409
Danubiosaurus 575
Daptocephalus 294
Dasornis 681
Dasyceps 81
Dasygnathoides 499
Dasygnathus 499
Dasyptellinae 490
Datheosaurus 239
Daunophis 488
Dawsonia 71
Deimelia 182
Deinocephalia 246
Deinodon 540
Deinodontidae 538
Deinodontioidea 535

- Deinosuchus* 521
Deirochelys 403, 409
Deirosaurus 316
Delphacognathus 267
Delphinognathus 258
Delphinorhinus 673
Delphinosaurus 348, 351
Deltocephalus 89
Dendrerpeton 33, 70, 71
Dendrerpetonidae 44, 70
Dendrobatinae 132
Dendrochen 690
Dendrocryps 691
Dendrokyus 487
Dendrocaranus 474
Dendryazoua 70
Dendrysekos 70
Dermatemyidae 368, 371, 375, 394, 399, 409
Dermatemys 375, 394, 396
Dermatocheilus 427
Dermatocheilus 427
Dermochelyidae 356, 362, 371, 375, 425
Dermochelyoidea 378, 425
Dermochelys 356, 357, 362, 366, 367, 370, 371, 372, 376, 425, 426, 427
Dermodactylus 597
Desmatocheilyidae 355, 420
Desmatocheilus 419, 420
Desmatodon 217
Desmatosuchus 503
Desmemydinae 384
Desmemyis 373, 384
Desmospondylus 140
Deuterosauridae 255
Deuterosaurus 255
Devincenzia 679
Devincenziidae 679
Devisia 398
Dhongoka 409
Diacium 484
Diadecta 216
Diadectes 197, 198, 217, 373
Diadectidae 213, 216, 373
Diadectoidea 364
Diadectoides 217
Diadectomorpha 214, 216
Diademodon 272
Diadectognathus 95
Diadophis 491
Diachludon 292
Diaprepes 236
Diaphorapteryx 677
Diaphorotryphops 486
Diapsida 439
Diarthrogomphidae 286
Diarthrogomphoidea 286
Diarthrogomphus 285, 286
Diasparactus 217
Diastemodon 272
Diatryma 681
Diatrymae 673, 681
Diatrymatidae 681
Dibamidae 467
Dicarplesia 484
Diceratops 583
Diceratops 49, 53, 146, 149, 153
Diclonius 569
Dicraeosaurus 545
Dicranozygoma 292
Dictyocephalus 119
Dictynodon 292, 294
Dicynodontidae 292
Dicynodontinae 292
Dicynodontioidea 290
Dicynodontoides 294
Didanodon 567
Didicla 405
Dididae 675
Didosaurus 467
Digalodon 294
Digerrhus 382
Diictodon 294
Diictodontoides 294
Dimacrodon 298
Dimacrodontidae 297
Dimetopsidus 472
Dimetradon 194, 240
Dimodosaurus 542
Dimorphodon 592, 595, 596
Dinacriphodontidae 592, 594
Dinanomodon 294
Dinartarus 255
Dinilysta 486
Dinocynodon 254
Dinodocus 547
Dinodon 540
Dinodontosaurus 297
Dinogorgon 261
Dinophis 488
Dinophoneus 254
Dinopolis 254
Dinornis 671
Dinornithes 671
Dinornithidae 671
Dinosauria 525
Dinosaurus 250, 537
Dinophagus 254
Dinosuchus 254, 520
Diomedea 685
Diomedidae 685
Diopecephalus 600
Diopeus 236
Diplasiocoela 128, 132
Diplocaulus 34, 35, 46, 47, 146, 149, 151, 153, 154, 210
Diploceraspis 154
Diploclonodon 521
Diploclonodus 521
Diplodocus 524, 525, 545, 546, 547
Diploglossa 469
Diploglossinae 472
Diplolema 462
Diplopelturus 132
Diplophallus 490
Diplosaurus 513
Diplovertebra 138
Dipsadinae 490
Diraodon 571
Dirochelys 409
Discoglossidae 128
Discoglossus 129
Discophyinae 133
Discosauriscidae 138
Discosauriscus 54, 135, 139
Discosaurus 139, 328
Disserophidae 47, 79
Dissorophus 79, 80
Dithyrosteron 407
Ditrochosaurus 298
Dixeya 263
Dogania 430
Dolichobranchium 297, 503
Dolichodeira 318
Dolichopareia 226
Dolichopareias 166
Dolichopariidae 166
Dolichophis 490
Dolichopteris 682
Dolichorhamphus 596
Dolichorhynchops 329
Dolichorhynchus 329
Dolichosauridae 473, 481
Dolichosaurus 481
Dolichosoma 144, 154, 156
Dolichosomatidae 155
Dolichosuchus 530
Dolichoverlebra 314
Doliosauriscus 250, 251
Doliosaurus 250, 463
Doliosaurus 477, 479
Dolosuchus 522
Dongoka 409
Dongusaurus 283, 284
Dongusia 498
Dopasia 471
Doratodon 514
Doratorhynchus 597
Dorfia 472
Dorygnathus 597, 598
Doryphosaurus 571
Dracaena 469, 474
Dracaenosaurus 468
Draco 459
Dracocephalus 262
Dracontosaurus 315
Dracosaurus 315
Drepanodon 479
Driveria 241
Dromaeosaurus 533
Dromatherium 286
Dromiadiidae 681
Dromiceidae 671
Dromicetus 671
Dromicosaurus 541
Dromornis 672
Dromosauria 289
Drymarchon 492
Drynoides 491
Dryosaurus 554, 555
Dryptosauroides 537
Dryptosaurus 537
Dumerilia 434
Durnophis 488
Duinia 270
Dvinosaurus 30, 41, 43, 83, 111, 179
Dynamosaurus 693
Dynamosaurus 539
Dyoplax 501
Dyplosaurus 575, 576
Dyrosaurus 512, 513
Dysalotosaurus 557, 558
Dysganus 569
Dystrophaeus 549
Ebrachosaurus 506
Ebrachosuchus 506
Echidnoides 493
Echinodon 573
Echmatemys 403

- Ectocynodon* 229
Edaphosauria 241
Edaphosauridae 242
Edaphosaurus 242, 243
Edestosaurus 477
Edmontia 577
Edmontosaurus 560, 564
Edops 29, 37, 38, 41, 70
Edopsidae 70
Eichstättisauridae 467
Eidsvållisaurus 467
Eidosaurus 481
Eifelosaurus 453, 458
Ekbainacanthus 350
Elachistosuchidae 499
Elashtosuchus 499
Elape 491
Elaphis 491
Elaphrocnemus 677
Elaphropus 468
Elaphrosaurus 533
Elaphrosuchus 499
Elapidae 490, 492
Elapinae 492
Elastosauridae 321, 322
Elaosaurus 300, 302, 322, 324
Elabrosaurus 240
Elephantopus 412
Eleutherornis 669
Eleutherornithidae 669
Elginia 226, 373
Elliotsmithia 238
Elliptonodon 481
Elmosaurus 313
Elachelys 436
Elopterygidae 686
Elopteryx 686
Elorius 692
Elornis 689
Elosaurus 549
Elosinae 131
Elpistostege 56, 66
Elpistostegeidae 66
Embaphis 328
Embosaurus 536, 537
Embolomeri 60, 133, 136
Embolophorus 240
Embrithosaurus 226
Emeidae 671
Emeus 672
Emia 409
Emmenia 403
Empagusia 474
Empedus 217
Empedcles 217
Emphabius 328
Emyda 403, 431
Emydes 403
Emydinae 358, 360, 365, 375, 402
Emydochampsia 290, 291
Emydoidea 403
Emydops 292
Emydopsis 292
Emydosoides 292
Emydorhinus 292
Emydosaurus 398
Emydura 357, 438
Emyduranus 292
Emyodes 405
Emys 354, 359, 368, 395, 402, 403, 406, 406, 434, 437
Emysaurus 398
Emysuchus 520
Enaliochelys 386
Enallornis 668
Enallornithidae 668
Enalliosuchus 511
Endogomphodon 290
Endothiodon 290
Endothiodontidae 290
Endothiodontinae 290
Engommasaurus 511
Engyonimasaurus 511
Enigmadosaurus 322
Ennatosaurus 244
Enneodon 520
Enobius 254
Enosuchus 58, 112
Eoartops 262
Eobalearia 678
Eobaphetes 137
Eobatrachus 133
Eobrachiopinae 109
Eobrachyops 85, 109, 110, 111
Eobufella 132
Eocaiman 520
Eocharaxes 691
Eocenosuchus 520
Eoconaris 688
Eoceratops 583
Eochelone 427
Eocrex 677
Eocyclops 295
Eogruidae 678
Eogrus 678
Eogyrinus 137
Eolacerta 468
Eoconaris 690
Eonessa 690
Eopelobates 130
Eophractus 131
Eorsetia 286
Eorhynchophyrus 129
Eorubeta 133
Eosaurus 228
Eosauropoleura 144, 171
Eosaurus 138
Eoserpeton 153
Eosphargis 425, 426, 427
Eospheniscus 673
Eostega 686
Eosuchia 440, 446
Eosuchus 447, 522
Eosynops 295
Eosynodon 252
Eothyrididae 236
Eothyris 237
Eotitanosuchidae 247
Eotitanosuchus 247, 248
Exenopoides 129
Exantheria 549
Epicanodon 497
Epicrodylus 75
Epirallus 677
Epirhina 490
Episoposaurus 503
Erectopus 537
Eremiophis 490
Eremioplanis 463
Eremonia 422
Eremopezidae 672
Eremopezus 672
Eretmochelys 420, 425
Eremosaurus 319
Ergilornis 678, 679
Ergilornithidae 679
Ergulinnesia 425
Erichosaurus 462
Eriolacerta 283, 284
Eriolacertidae 283
Eripereton 158
Eriphostoma 267
Eriopcephalus 82
Eripelosaurus 69
Eripelosuchus 137, 501
Erycinae 488
Erymnochelys 434
Eryops 30, 31, 38, 46, 47, 75
Eryopsidae 75
Eryopsoidea 74
Eryopsoides 75
Erythrochampsia 510
Erythrosuchidae 497
Erythrosuchus 498, 500
Eryx 488
Esoterodon 290
Estenmenosuchidae 247, 252, 253
Estenmenosuchus 224, 252, 253, 280
Estheriophagus 222
Eubania 391
Eublepharinae 466
Eubrachiosaurus 297
Eucamerotes 547
Eucercosaurus 559
Euchamberia 230, 232, 275, 280
Euchamberiidae 280
Euchelone 420
Euchelonia 421
Euchelymys 438
Euchelys 421
Euchirosaurus 76
Eucastes 417
Eucastochelys 436
Eugyrinus 82
Euhelopus 549, 551, 552
Eumantella 292
Eumantellinae 292
Eumantellia 292
Eumeces 467
Eumecoides 463
Eumicrerpeton 83
Eumeces 467
Eunotosauria 377
Eunotosauridae 377
Eunotosaurus 202, 362, 364, 372, 374, 377, 378
Euplocephalus 575
Eupachemys 412
Euparkeria 194, 499, 500
Eupator 31, 32, 44, 117, 118
Euphagus 696
Euposauridae 470
Euposaurus 470
Euprepiophis 490
Euprepiosaurus 474
Euprosopus 131
Eurhodelma 478
Eurhinosaurus 341, 342, 350, 352, 353
Eurosaurus 250, 255
Euryanas 690
Euryaspida 299
Euryapteryx 671, 672

- Euryaspis* 387
Eurycarpus 292
Eurychororhinus 292
Eurycleidus 322, 328
Eurydorus 506
Eurylepis 467
Euryodus 33, 168
Euryonodus 679
Eurypterygiidae 346
Eurypterygius 343
Eurypterus 317, 332
Eurysternum 387
Eusarkia 436
Eusthenopteron 43, 51, 56, 121
Eusuchia 506, 507, 517
Eutaenia 491
Eutainia 491
Eutelornis 690
Euthedon 522
Exaerodon 272
Exosinus 472
Expneustes 469
Exypneustes 469
Exypnistes 469
- Falco* 692
Falcones 691
Falconidae 691, 692
Farancia 492
Feyliniidae 467
Filholornis 674
Flordemys 414
Foropteris 692
Fordia 430
Fotinalis 697
Foschea 490
Francolinus 675
Francosuchus 506
Fregatidae 685
Fresnosaurus 326, 327
Fringilla 686
Fringillidae 696
Fritschia 171, 229
Fulgurotherium 533
Fulica 677
Fulicaetornis 677
Fulmarus 685
- Gafschelys* 438
Galbueidae 695
Galechirus 289, 290
Galecranium 268
Galeophrys 268
Galeops 289, 290
Galeopsoides 288
Galepus 289, 290
Galerhininae 264
Galerhinus 264
Galerhynchus 264
Galesauridae 269
Galesauridae 268, 272
Galesaurus 270
Galesphurus 238, 239, 447
Galesuchinae 262
Galesuchus 262
Galli 673
Gallinula 677
Gallinuloides 674
Gallinuloididae 674
Gallirallus 677
- Gallornis* 679
Gallus 675
Gambelia 462
Gartialis 518
Gariolasuchus 523
Gartania 498
Gastornis 681
Gastornithidae 681
Gastrophryne 133
Gaudrya 70
Gavia 684
Gaviae 684
Gaviol 518
Gaviola 518
Gaviolidae 518
Gaviolinum 511
Gaviolis 518, 522
Gaviolasuchus 523
Gaviatus 518
Gaviidae 684
Gaviola 682
Gecatogomphius 214, 229, 230
Geikia 294, 295
Geikiinae 294
Geiselocerus 694
Geiseltaliellus 462
Gekkonidae 466
Gekkoninae 466
Gekkota 466
Geleopsidae 289
Genovum 267
Genosaurus 583
Genyodectes 540
Genyornis 671
Geochelone 410, 412
Geochen 690
Geoclemmys 403
Geoclemys 406
Geococcyx 691
Geomys 404, 405, 406
Geomys 404
Geolienys 403
Geoptys 492
Georgia 491
Geosaurus 511, 512
Gephyrostegidae 138
Gephyrostegus 57, 138, 139
Gerandia 675
Gerandogekko 466
Geranoaetus 692
Geranoides 678
Geranoididae 678
Geranopsis 678
Geranopterus 694
Geranosaurus 555
Germanobatrachus 129
Germanosaurus 317
Gerrhonotinae 470
Gerrhopilus 485
Gerrhosauridae 469
Gerrhorhax 30, 52, 120, 121
Geyerella 162
Gigantophis 488
Gigantornithidae 685
Gigantosaurus 552
Glanosuchus 276
Glyphyrorhynchus 511
Glarcolidae 681
Glarichelys 420, 424
Glaridodon 254
Glaucocelone 425
Glaucosaurus 242
- Glaucerpeton* 76
Globidens 481
Globidentinae 481
Glochiodon 270
Glochiodontoides 270
Glossocelys 425
Glyptemys 403
Glyptochelone 425
Glyptognathus 105
Glyptops 383
Glyptosaurinae 470
Glyptosaurus 470
Gnathornis 680
Gnathosaurus 511, 600
Gnorhimosuchus 140
Goliathia 688
Gomphodontoides 272
Gomphodontosuchinae 272
Gomphogontosuchus 272, 273
Gomphognathidae 271
Gomphognathinae 272
Gomphognathus 272
Gomphopelta 430
Gomysoma 490
Gomysosaurus 94
Gonyglophus 488
Goniocara 170
Goniocephalus 170
Goniochelys 400
Gonioglyptus 94, 101, 105, 106
Goniopholidae 508, 513
Goniopholis 513
Gonosaurus 484
Gonyosoma 490
Gonyosoma 491
Gopter 413
Gopherus 376, 410, 412
Gordonia 295
Gorgodon 248
Gorgonognathinae 264
Gorgonognathus 264
Gorgonops 262, 263
Gorgonopsidae 262, 265
Gorgonopsinae 262
Gorgonopsioidea 258, 267
Gorgonorhinus 264
Gorgosaurus 525, 539, 540
Gracilisaurus 456, 458
Graculavus 682
Gradientes 669, 673
Graptomys 376, 403, 409
Gresslyosaurus 537
Grippia 339, 344
Gripiella 162
Grues 677
Gruidae 678
Grus 678, 679
Gryphus 347
Gryponichidae 535
Gryponyx 535
Gryposaurus 564
Gryposuchus 523
Gryptolyphlops 486
Gryptolyphlops 486
Gryzae 684
Gwyneddosaurus 530
Gymmarthridae 48, 165, 168
Gymmarthus 168, 169
Gymnogomphus 469
Gymnogyps 691
Gymnophiona 163
Gymnopus 430

- Gymnopus* 430
Gypocelys 399
Gypsosaurus 541, 543
Gysornis 677
Gyrenys 407, 409
- Habrosaurus* 484
Hadrakkasaurus 122
Hadrarian 412
Hadrosauridae 553, 559, 569
Hadrosaurinae 561
Hadrosaurus 560, 561
Haenatopodidae 682
Haemalosaurus 511
Haemorrhis 490
Hainosaurus 479, 480
Halerzia 521
Halejornis 683
Haliolus 682
Haliotus 686
Halicelys 422
Halidragon 318
Hallimansaurus 511
Hallsaurus 481
Hallaebatrachus 132
Hallopodidae 530
Hallopus 530
Haltosaurus 530
Haplocanthosaurus 552
Haplocanthus 552
Haplodontinae 239
Haplodontosaurus 484
Haptodus 239
Haramiya 286
Haramiyidae 286
Hardella 370, 402, 406, 409
Hargeria 667
Harpagornis 692
Harpagosaurus 472
Hassiacosuchus 520
Hatteria 449
Haughtonia 295
Haughtoniscus 283
Hebe 697
Hebitus 490
Hecatasaurus 569
Hetshanemys 396
Haishansaurus 577
Helagus 468
Helionomus 487
Helenys 382
Helophilus 447
Helophryniinae 131
Heleosaurus 446
Heleosuchus 447
Heliarchon 162
Helochelydra 396
Helochelys 384
Helodectes 144
Heloderma 473
Helodermatidae 473
Helodermatoidea 472
Helodermides 470
Helopanopia 430
Helopus 549
Helveticosauridae 333
Helveticosaurus 333
Hemichelys 428
Hemidryas 491
Hemigenys 491
Hemiphractinae 132
- Hemisinae* 132
Hemitrypus 161
Hemorrhois 490
Hemprichisaurus 97
Henodontidae 337
Henodontoides 337
Henodus 300, 302, 337, 338
Henophidia 487
Hensomys 404
Heptasaurus 96
Heptathya 431
Hercynosaurus 97
Hermosioris 677
Hermosiorinithidae 677
Herpetochirus 286
Herpetoleas 490
Herpetosuchus 501
Herrerasaurus 535
Heschleria 451
Hesperoherpeton 41, 51, 56, 63, 123, 124
Hesperoherpetonidae 124
Hesperornis 667
Hesperornithes 667
Hesperornithidae 667
Hesperosuchus 501
Hesperotestudo 412
Heteroclitriton 162
Heterodon 491
Heterodontosuchus 505
Heteropython 488
Heterorhea 671
Heterosaurus 511
Heterosuchus 518
Hexadactylosaurus 332
Hieremys 432
Hierophis 490
Hierosaurus 577
Himantopus 682
Hipposauridae 261
Hipposauroides 261
Hipposaurus 261
Hirundinidae 696
Hirundo 696
Hispanochampsia 520
Hofmeyeria 280
Holapsida 440
Holodius 477
Holopodidae 530
Holops 522
Holosaurus 477
Homalopsinae 490
Homalopus 694
Homo 25, 160
Homodontosaurus 238, 282
Homosaurus 448, 449
Homopus 410
Homorophus 396
Hoplitosaurus 503, 577
Hoplitosuchus 503
Hoplocheilus 394, 396, 397
Hoplosuchus 515
Hortalotarsus 541
Hortulia 487
Hotomorphia 396
Hovasaurus 459
Hovesia 452
Hueneus 292
Hunosaurus 479
Hyoenacanthus 277
Hyalinus 471
Hyalosaurus 471
- Hydroalmosaurus* 324, 325
Hydraspis 438
Hydropetta 387
Hydrophidae 490
Hydronis 685
Hydrosaurus 474
Hydrotheriornis 683
Hydrotherosaurus 323, 326, 327
Hypenosaurus 280
Hyla 132
Hylaebatrachus 162, 163
Hylaechampsia 518
Hylaechampsidae 517
Hylaechelys 385
Hylaesaurus 575
Hyllidae 131, 132
Hyllinae 132
Hylonomidae 166
Hylonomus 171, 229
Hypoleston 167, 168
Hylasaurus 575
Hynobidae 159
Hyrhynchus 276
Hypacrosaurus 568, 569
Hypaspites 488
Hyperkynodon 117
Hyperodapedon 453
Hyperotidae 132
Hyphasma 150, 151
Hypopnous 229
Hyporhina 483
Hyporhinae 483
Hyposaurus 513
Hypselosaurus 552
Hypsibema 569
Hypsilephodon 525, 554, 555, 558
Hypsilephodontidae 553
Hypsilephus 462
Hypsiroymnopsis 286
Hypsirothopus 572
Hypsognathus 221, 222
Hysorhina 483
Hysirrhos 572
- Ibidopodia* 688
Ibidopsis 688
Ibis 688
Icanosaurus 113
Ichthyacanthus 70, 137
Ichthyherpeton 137
Ichthyophis 35, 164
Ichthyopterygia 200, 298, 338
Ichthyopteryx 673
Ichthyornis 668
Ichthyornithes 668
Ichthyornithidae 668
Ichthyosauria 340, 343
Ichthyosauridae 346
Ichthyosauroides 345
Ichthyosauroides 345
Ichthyosaurus 196, 338, 340, 342, 345, 347, 348, 349, 351, 352, 353, 354
Ichthyostega 33, 47, 67, 68
Ichthyostegalia 60, 66
Ichthyostegidae 67
Ichthyostegopsis 67
Ichthyosuchus 521
Ichthyoterus 347
Ichtiotarsus 347
Ichtiotarsus 347

Icteridae 696

Ichthyosaurus 347

Ichthyosaurus 347

Ichthyophaga 283

Ichthyophaga 277, 286

Ichthyophaga 283

Ichthyophaga 282

Ichthyophaga 283

Ichthyophaga 276

Ichthyophaga 270

Ichthyophaga 261

Ichthyophaga 261

Ichthyophaga 286

Ichthyophaga 261

Ichthyophaga 276

Ichthyophaga 283

Ichthyophaga 281

Ichthyophaga 280

Ichthyophaga 282

Ichthyophaga 282

Ichthyophaga 281

Ida 430, 469

Idiichthys 373, 387, 388, 389

Idiodactylus 466

Iguana 197, 462

Iguanodon 462

Iguanodon 461

Iguanodon 462

Iguanodon 462

Iguanodon 558, 559

Iguanodon 553, 557

Iguanodon 462

Iguanodon 462, 558

Ichthyophaga 521

Ichthyophaga 537

Ichthyophaga 486

Impennes 672

Impennes 467

Indicatoridae 695

Indobatrachus 131

Indobatrachus 115

Indosaurus 537

Indosuchus 537

Indolestes 412

Indolestes 474

Inflectosaurus 101, 102, 103

Inosaurus 537

Inostrancevia 201, 266

Inostrancevia 266

Intasuchidae 78

Intasuchus 58, 78

Inusitadon 272

Ischigualastia 297

Ischisaurus 535

Ischyrodon 331

Ischyrosaurus 547

Iserosaurus 479

Isodactylus 463

Isodactylus 169

Isodontosaurus 472

Isola 430

Isotremornis 673

Jacaniae 681

Jacare 520

Jacaretinga 520

Jepsibaena 484

Jerdonella 409

Jonkeria 254

Jonkeriidae 254

Jubbulpuria 533

Jugosuchus 74

Junco 696

Kachuga 403, 409

Kadalisaurus 306

Kahneria 229

Kalamoiketo 117

Kallagur 370

Kallistira 396

Kallikobitiidae 379

Kallikobitinae 384

Kallikobiton 356, 359, 373, 384, 385

Kallikobiton 384

Kangnasaurus 559

Kannemeyeria 297

Kannemeyeriidae 296

Karpinskisaurus 141

Karoomys 270

Kataphis 490

Keichosaurus 313

Keirognathus 292

Kenisuchus 521

Kentrosaurus 571

Kentrosaurus 528, 571, 574

Keraterpeton 154

Keraterpetontidae 151

Keratocephalus 256

Kestrosaurus 93

Kingoria 294

Kintxys 357, 369, 410

Kinosterninae 399, 400

Kinosternon 368, 371, 400

Kinosternum 400

Kisticephalidae 292

Kisticephalus 232, 292, 293

Kitchingia 295

Kladiestridon 537

Kladyodon 537

Knoxosaurus 248

Koalemosaurus 226

Koaliella 162

Koiloskiosaurus 222

Kolposaurus 315, 477

Korres 492

Koskinodon 117

Kotlasia 136, 136, 141

Kotlassiidae 59, 141

Koupa 292

Krivosaurus 524, 562, 563, 564

Kronosaurus 331, 332

Kunminia 272

Kurobichelys 425

Kwangsissaurus 316

Labidosaurithos 230

Labidosaurus 228

Labrosaurus 537

Labyrinthodon 25, 95, 97, 109

Labyrinthodontia 26, 60, 64

Laccosaurus 88, 89

Laccosaurus 87

Lucerta 161, 468, 475, 511, 519

Lucertilia 440, 446, 455, 484

Lacertidae 468

Lacertus 468

Laelaps 537

Laevisuchus 533

Lagopterus 692

Laidleria 85, 108

Lambeosaurinae 565

Lambeosaurus 567

Lamellirostres 690

Lametosaurus 577

Lamiasaurus 254

Lamprolipsis 491

Lamprosaurides 313

Lamprosaurus 313, 467

Lanzosaurus 460

Landemania 430

Lanebrachius 161

Laniidae 696

Lanius 696, 697

Lanthanostichidae 143

Lanthanostichus 135, 136, 143

Lanthanotidae 473

Laophis 493

Laopteryx 666

Laornis 678

Lacosauridae 553, 555

Lacosaurus 554, 555

Lepidosaurus 547

Lapparentophis 482

Lari 682

Laridae 682

Lariosauridae 311

Lariosaurus 311, 312

Larus 683

Latastea 493

Latasteopara 493

Latipinnata 345

Latiscopus 122

Latoria 129

Laudakia 463

Lautilhardia 697

Leacachia 268

Legalia 677

Leiodon 479

Leidyosuchus 521

Leiocephalidion 171, 229

Leiosaurus 462

Leipsosaurus 575

Lembonax 425

Lenurosaurus 232, 261

Leontosaurus 264

Leontosaurus 264

Lepidochelys 370, 420, 422

Lepidon 492

Lepidophyma 207

Lepidosauria 460, 439

Lepospondyli 26, 55, 60, 144

Leptepeton 150, 151

Leptepetontidae 150

Leptocrotops 581, 582, 583, 584

Leptocheilus 351

Leptocleididae 327

Leptocleidus 327

Leptocranium 511

Leptodactylinae 131

Lepidodidion 491

Leptophractus 70, 137

Leptopleuron 213, 222

Leptopterygius 341, 342, 350, 351, 352

Leptoptilus 688

Leptorhynchus 518

Leptorophia 223

Leptorophus 83

Leptorhamphus 523

Leptorhynchus 518

Leptosaurus 448

Leptospondylus 541

- Menonomenos* 138
Menatalligator 520
Menetia 467
Menosaurus 95
Mergus 691
Meropidae 694
Merriamia 351
Mesenosauridae 446
Mesenosaurus 441, 445, 446
Mesocorvus 493
Mesodeca 430
Mesoleptus 481
Mesophis 482
Mesorhinus 506
Mesosauria 298
Mesosauridae 298
Mesosaurus 298, 299
Mesosuchidae 451
Mesosuchia 506, 507, 510, 517
Mesosuchus 451, 452
Mesovipera 493
Metacynlornis 673
Metanotosaurus 316
Metarhinus 505
Metarmosaurus 217
Metapterys 672
Metopias 117
Metopoceros 462
Metoposauridae 34, 85, 116
Metoposaurus 117
Metriorhynchidae 508, 511
Metriorhynchus 506, 511
Metriorhynchus 511
Metriorhynchus 511
Meyasaurus 449
Micranteosaurus 254
Micrerpeton 83
Micriodon 270
Microblepharis 467
Microbrachidae 166
Microbrachis 46, 49, 167
Microceratops 581
Microchampsia 501
Microcladus 320, 321
Microcleptidae 286
Microcnemus 457, 458
Microcoelus 552
Microdontosaurus 349
Microgomphodon 284
Microhelodon 272
Microhyla 133
Microhylidae 132, 133
Microhylinae 133
Microteposaurus 312
Microlestes 286
Micromelanerpeton 83
Micropholidae 72
Micropholis 63, 72
Micropholoidea 72
Microposaurus 107
Microsauria 56, 164, 171
Microsaurus 552
Microsaurus 514
Microthelodon 222
Microtrilobonyx 677
Micrurus 492
Miculia 467
Milleretops 441, 446
Millerella 445
Milleretidae 445
Milleretoides 446
Millerina 445
Millerinoides 446
Millerosaurus 445
Millerosauria 440, 444
Milnea 681
Milous 692
Mimesosaurus 464, 465
Minerva 693
Mioatrachus 79
Miocephus 683
Mioceras 656, 696
Miojulia 677
Miogallus 675
Miohierax 691
Miolania 392
Miopelobates 130
Miopelodytes 130
Miophasianus 675
Miorallus 677
Miortyx 675
Miosula 686
Mixosauridae 344, 345
Mixosaurus 203, 339, 341, 345, 346
Mnemosaurus 255
Mochlodon 559
Mochlorhinus 295
Moerhousosaurus 99, 100
Moerthophis 488
Molge 161
Molgophis 158
Molina 520
Molybdopygus 253
Momotidae 694
Monachelys 412
Mongolosaurus 545
Monitor 469, 474
Monjurosuchinae 449
Monjurosuchus 449
Monoclia 400
Monocloninae 582
Monoclonius 524, 525, 582, 583, 585
Montanoceratops 581
Montesobatrachus 128, 133
Mordex 78
Morelia 487
Morena 492
Morenia 403
Morenosaurus 326, 327
Moreno-Merceratia 680
Morethia 467
Mormosauridae 258, 481
Mormosaurus 197, 258
Morosaurus 547
Morphus 692
Morus 686
Mosasaurs 475
Mosasauroidea 473, 475, 481
Mosasauroinae 475
Mosasaurs 475, 477
Moschognathus 258
Moschoidea 258
Moschopidae 256, 257, 258
Moschops 257, 258
Moschorhinidae 278
Moschorhinus 279, 280
Moschorhynchus 280
Moschosauridae 258
Moschosaurus 258
Moschowaltzia 280
Mosellaesaurus 511
Mosellousaurus 511
Mososaurus 475
Motacilla 696
Motacillidae 696
Motinia 520
Muchocephalus 90
Mucrotherium 274
Mullerornis 672
Muraenosauridae 321
Muraenosaurinae 321
Muraenosaurus 194, 320, 321
Musophlagidae 693
Mycteria 688
Mycterosaurus 242
Mycterosuchus 511
Myctosuchidae 287
Myctosuchus 288
Mydas 421
Mydosa 421
Mygalesaurus 285
Mygalesuchus 285
Myobradapterygus 349
Myocephalus 222
Myopterygius 348, 349
Myosauridae 292
Myosaurus 292
Myrionodon 78
Mystrisaurus 511
Mystrisuchus 506
Mytarsus 73

Naia 492
Naiaduchelys 436
Naja 492
Nanchangosauroides 311
Nanchangosaurus 311
Nanemys 403
Nanictidops 282
Nanictidopsidae 281
Nanictoccephalus 283
Nanictosaurus 269
Nanictosuchus 268
Nannopterygius 354
Nannosuchus 513
Nanogorgon 266
Nanomilleretta 446
Nanoparia 225
Nanosaurus 555
Naocephalus 484
Noemichelys 384
Noxosaurus 242
Natantes 672
Nalator 421
Natricinae 490
Natrix 490, 491
Navajosuchus 520
Necrastur 692
Necrobys 693
Necropsar 696
Necropsittacus 694
Necrorris 693
Necrosaurus 472
Necrosasypus 470
Necrosaurus 521
Nectenys 407
Nectoporus 479
Nectosaurus 460
Nectridia 146, 149
Necturus 30
Neculus 673
Neobatrachi 25

Neobatrachia 128
Neocathartes 691
Neocathartidae 691
Neochelys 436
Neogaeornis 668
Neognathae 672
Neogyps 692
Neomegacyclops 294
Neophronops 691, 692
Neoprocera 131
Neoprocolophon 222
Neopteroxylus 138
Neornithes 668
Neosaurus 241, 552
Neoscapthopus 130
Neosodon 547
Neptunochelys 420
Nerodia 490
Nesolimnas 677
Nesotrochis 677
Neurankylidae 389
Neurankylus 361, 389, 390
Neurodromicus 493
Neusticosaurus 312
Neustosaurus 511
Neutlorinis 683
Newtonella 292
Nicoria 404
Nicorion 505
Niksonia 430
Nitania 359, 392, 393
Nipponosaurus 566
Nitosauroidea 241
Nitosaurus 242
Nochelesaurus 226
Nodosauridae 575
Nodosaurus 575, 576
Notaelurodon 276
Notaelurops 280
Notosaurus 298
Notosuchus 447
Notedon 217
Nothosauria 310
Nothosauravus 311
Nothosauridae 302, 312, 314
Nothosaurops 327
Nothosaurus 315, 316
Nothura 673
Notictosaurus 270
Notiosaurus 474
Notioa 433
Notobatrachidae 128
Notobatrachus 128
Notocaiman 520
Notoceratops 581
Notochampsia 509, 510
Notochampsidae 509
Notochelone 420
Notochelys 402, 420
Notophthalmus 162
Notornis 677
Notosaurus 298
Notosuchidae 508, 513
Notosuchus 513
Nucras 468
Numerius 682
Nummulosaurus 138
Nuthetes 537
Nycteroleter 218, 220
Nyctibiidae 694
Nyctiboetes 319, 220

Nyctiphuretidae 128
Nyctiphuretus 218, 219
Nuctisauria 465
Nyctodactylus 603
Nyctosaurus 702, 603
Nyrانيا 70
Nythosaurus 270

Ocacia 369, 402, 403
Octagomphus 272
Oclonodon 283
Ocyplanus 683
Odatria 474
Odaxosaurus 484
Odonterpeton 69, 171
Odontochelone 430
Odontomorphus 472
Odontopterygus 685
Odontopterygidae 685
Odontopteryx 685, 686
Odontorhynchus 597
Odontornithes 663, 666
Odontosaurus 95
Oestocephalus 150, 151
Ogallalobatrachus 161
Ogmodirus 327
Ogmophis 488
Oiacopoda 454
Oligacorax 686
Oligodontosaurus 484
Oligophylus 274
Oligophylus 315
Oligosmia 162
Oligosimus 327
Omeisaurus 540, 552
Omoityphlops 483
Omorhamphus 681
Omosaurus 505, 573
Omphalosauria 339
Omphalosauridae 342, 343
Omphalosauroides 343
Omphalosaurus 343, 344
Onchiodon 76
Onychcephalus 486
Onychopsis 486
Onychosaurus 575
Onychotria 405
Ophiolis 520
Opeosaurus 314
Opetosaurus 475
Ophedrys 492
Ophiacodon 195, 199, 236
Ophiacodontia 235
Ophiacodontidae 236
Ophibolus 491
Ophichelone 398
Ophiderpeton 40, 146, 154, 155
Ophiderpetontidae 155
Ophidia 440, 484, 493
Ophidion 493
Ophidion 304
Ophiopsis 467
Ophiosaurus 471
Ophiosauropus 472
Ophisauriscus 472
Ophisaurus 471
Ophisops 471
Ophthalmodon 485
Ophthalmosaurus 196, 198, 199, 339, 342, 347, 348, 349
Opisthias 449

Opisthocoele 128
Opisthocoelellidae 128, 129
Opisthocollum 129
Opisthocollus 129
Opisthocormus 674
Opisthocorodon 292
Opisthodactylidae 679
Opisthodactylus 679
Opisthotriton 162
Oradodon 272
Oreopelia 675
Oreophis 491
Orinosaurus 537
Orilia 403
Ornithischia 529, 552
Ornithocephalus 597, 600
Ornithocheiridae 601
Ornithocheirus 601
Ornithochirus 601
Ornithodesmus 590, 601, 602
Ornitholestes 533, 534
Ornithomerus 559
Ornithomimidae 529, 533
Ornithomimoides 534
Ornithomimus 533, 534
Ornithopoda 553
Ornithopsis 547
Ornithopteris 600
Ornithostoma 603
Ornithosuchidae 499, 662
Ornithosuchus 500, 501
Ornithotarsus 569
Ornithurae 663, 668
Orophcephalus 293
Orophosaurus 327
Oreaisaurus 557
Oridalis 674
Orthocnemidae 677
Orthocnemus 677
Orthocosta 168
Orthogenysuchus 520
Orhogoniosaurus 537
Orthomerus 569
Orthophya 163
Orthopteryx 673
Orthopus 250
Orthosaurus 70
Orthosaurus 70, 521
Ortyx 674
Oscaria 430
Oscella 491
Oscines 695
Ostaeolaemus 521
Ostenblepharon 521
Osteolepidiformes 56, 147
Osteopyginae 416
Osteopygis 417
Osteornis 603
Ostophorus 76
Ostodolepididae 170
Ostodolepis 47, 149, 164, 165, 170
Oterogathus 477
Otidae 680
Otides 680
Otis 680
Otocetus 79
Otocerata 79
Otoceratiidae 69
Otophis 472
Otolitron 484
Otsheria 287, 288

- Otsherilinae 287
 Otuminsaurus 113
 Oudenodon 295
 Oudenodontinae 295
 Oviraptor 533
 Owenetta 219
 Oweniasuchus 513
 Oxydontosaurus 521
 Oxyodon 241
 Oxydonsaurus 521
 Ozotheca 400
- Pachycephalosauridae 553, 558
 Pachycephalosaurus 589
 Pachychelys 425
 Pachydactylus 595
 Pachydiples 673
 Pachygenelus 271
 Pachygonia 94
 Pachygonosaurus 351
 Pachylobranchus 469
 Pachyophis 482
 Pachyophis 482
 Pachypleura 312
 Pachypleuridae 312
 Pachypleurosauridae 300, 302, 311, 312
 Pachypleurosaurinae 312
 Pachypleurosaurus 313
 Pachypteryx 673
 Pachyramphus 595
 Pachyrhininae 262
 Pachyrhinus 262
 Pachyrhinosauridae 588
 Pachyrhinosaurus 588
 Pachyrhynchus 425
 Pachysaurus 474, 537
 Pachyspondylus 541
 Pachystrophaeus 455
 Pachysuchus 506
 Pachytegus 292
 Pachyoparanus 481
 Palaeorodon 449
 Palaeogama 447, 459
 Palaeaganidae 447, 459
 Palaeastur 691
 Palaeodipyles 673
 Palaeogithalus 697
 Palaeolodus 689
 Palaeolectoris 674
 Palaeoapterodactylus 673
 Palaeoaramides 677
 Palaeaspis 436
 Palaeastur 691
 Palaeolaphus 488
 Palaeobatrachi 25
 Palaeobatrachia 128
 Palaeobatrachidae 131
 Palaeobatrachus 131
 Palaeoborus 691
 Palaeochameleo 306, 463
 Palaeochameleontidae 306
 Palaeochelys 403, 406, 407, 428, 436
 Palaeochenoides 686
 Palaeociconia 688
 Palaeocircus 691
 Palaeoclaphe 491
 Palaeocorax 696
 Palaeocotinus 506
 Palaeocrex 677
- Palaeocryptonyx 674
 Palaeoclaphe 491
 Palaeofarancia 491
 Palaeognathia 673
 Palaeogrues 678
 Palaeogyrinidae 137
 Palaeogyrinus 30, 32, 134, 137
 Palaeohatteria 239
 Palaeohierax 691
 Palaeolaertia 468
 Palaeolestes 692
 Palaeolimnas 677
 Palaeomedusa 387
 Palaeonaja 492
 Palaeopeltaris 688
 Palaeopelobates 130
 Palaeoperoxid 674
 Palaeophasianus 674
 Palaeophidae 487, 488
 Palaeophippiorhynchus 688
 Palaeophis 488, 489
 Palaeopicus 695
 Palaeoplancus 691
 Palaeopleurodeles 162
 Palaeoproteus 32, 163
 Palaeopython 488
 Palaeorallus 677
 Palaeorhinus 606
 Palaeornis 603
 Palaeortyx 674
 Palaeosalamandra 162
 Palaeosalamandrina 162
 Palaeosauvia 474
 Palaeosauroides 535
 Palaeosaurus 229, 472, 506, 511, 535
 Palaeosaurus 576, 577
 Palaeostren 156
 Palaeospiza 696
 Palaeospizidae 696
 Palaeospheniscus 673
 Palaeosphenodon 239
 Palaeostruthio 689, 697
 Palaeostruthus 696
 Palaeotaricha 162
 Palaeotetrix 674
 Palaeotheca 407
 Palaeotis 680
 Palaeotringa 683
 Palaeovaranus 472
 Palaeoxantusia 467
 Palaeus 691
 Palaeaspis 436
 Palaeolaphis 488
 Palaeomydops 292
 Palaeus 436
 Palaeoba 463
 Palaeosaurus 230
 Palaeosuchus 519, 520
 Palerix 488
 Paliguan 459
 Paliguanidae 459
 Palinia 520
 Pallimnarchus 521
 Palnmenius 682
 Pampalestudo 412
 Pandanaris 696
 Pandionidae 691
 Pangshura 409
 Panoplosaurus 577
 Pantelosaurus 239
 Pantherophis 491
- Pantherosaurus 474
 Pantosaurus 327
 Pantylidae 40, 169
 Pantylus 47, 49, 58, 149, 164, 165, 169
 Paotexodon 222
 Papposaurus 138
 Parabenthosuchus 90, 91, 92
 Parabradyosaurus 223, 224
 Parabubella 132
 Parabuteo 692
 Paracaptorhinus 228
 Paracaptorhinidae 228
 Parachelys 585
 Paracrotalus 493
 Paracrioris 682
 Paracrocodylus 97, 98
 Paracynosuchus 268
 Paradapedon 453
 Paradipsosaurus 462
 Paraepitetrax 488
 Paraglyphanodon 462
 Paragrus 678
 Parahydropsis 438
 Parakannemeyeria 296, 297
 Paralicelys 403
 Paralligator 515, 516
 Paralligatoridae 515
 Parancrotrichus 168
 Paranothosaurus 316
 Parantelosaurus 254
 Paranthodon 573, 577
 Paranyroca 690
 Paranyrociidae 690
 Paranyrogetra 677
 Paraoxys 674
 Paraoxybelis 491
 Parapaw 675
 Parapladus 334, 335
 Parapriodontosaurus 466
 Parapsudopus 472
 Parapscephalus 596
 Parapsida 340, 439, 440
 Paraprediles 673
 Pararallus 677
 Parasinavia 474
 Parasaurolaphus 562, 569, 570
 Parasaurornis 462
 Parasaurus 226, 327
 Parascaniotis 667, 689
 Parasphegus 673
 Parasuchia 503, 506
 Parasuchus 453, 505
 Parathrinaxodon 268
 Paratroton 695
 Parciaisauria 222
 Parciaisauridae 224
 Parciaisaurus 225, 226
 Parciaisuchus 224
 Parciaeinae 450
 Pardoscephalus 261
 Pardosuchus 277
 Pariasaurus 226
 Pariemys 405
 Pariocela 467
 Pariotichus 169, 229
 Parioxys 78
 Parkosaurus 570
 Paronychodon 540
 Parotosaurus 94, 95
 Parringtonia 561
 Parringtoniella 292, 293

- Parringtoniellinae 292
Parrosaurus 552
Partanosaurus 312
Parthanosaurus 310, 311, 312
Parula 697
Parus 697
 Passeres 695
Patanemys 396
Patricosaurus 484
 Pavididae 674
Pectenosauros 461
Pedeticosaurus 510
Pedioceles 674
Pediophis 492
Peiphsuchus 513
Peishanemys 396
Peishansaurus 577
Pelagornis 686
Pelagornithidae 686
Pelagosaurus 511
Pelonomodon 295
Pelorgades 685
Pelecanidae 686
Pelecanoididae 685
Pelecanus 686, 697
Pelecyornis 679, 680
Pelias 493
Pelctosuchus 282
Pelion 82, 85
Peliontidae 82
Peltus 493
Peltochelys 50, 130
Pelohatidae 129, 130
Pelohatinae 129
Pelobatrachops 50, 130
Pelobatochelys 389
Pelochelys 430
Pelocomastes 438
Pelodiscus 430
Pelodytes 129
Pelodytinae 129, 130
Pelomedusa 433, 434
Pelomedusidae 356, 359, 368, 372, 375, 432, 433, 436
Pelomedusinae 433
Pelonestes 330, 331
Pelophtus 129
Pelorocephalus 113, 114
Pelorocephalus 295
Pelorosaurus 547
Pelosaurus 82, 83
Pelosuchus 256
Peltastes 413
Peltobatrachi 119
Peltobatrachidae 86, 119
Peltobatrachus 63, 86, 119, 120
Peltecephalus 434
Peltochelys 396
Peltonia 413
Peltosaurus 472
Peltostega 107, 108, 109
Peltostegidae 85, 107, 109
Pelutinae 433
Pelutius 357, 368, 369, 432, 433, 434
Pelutius 433
Pelycosauria 231, 234
Pentaceratops 529, 583, 585, 587
Pentatosaurus 318
Pentopnx 434
Periops 491
Perispheniscus 673
Peritresius 425
Permocynodon 269
Permolatops 154
Perosuchus 520
Perrinosaurus 351
Pessopterix 344
Pessosaurus 351
Petia 467
Petrobates 171, 229
Petrolacosauridae 303
Petrolacosaurus 300, 304
Petropetalinae 132
Petrophryne 72
Petrosuchus 513
Peyerus 328
Pezophaps 675
Phacanthosaurus 220
Phacrocrocacidae 686
Phaetontidae 686
Phaitherpeton 139
Phalacrocorax 686, 687
Phalarodon 345, 347
Phaneropsis 467
Phaneropus 467
Phanerosaurus 217
Phasianidae 674
Phasianus 675
Phasmagyps 691
Phelsuma 466
Phenax 468
Phifas 521
Philetha 682
Philonachus 682
Philotrachelosaurus 313, 458
Philegthonia 30, 34, 37, 47, 146, 154, 156
Philegthoniidae 155
Phobosuchus 521
Phocosaurus 257
Phoenocopteri 688
Phoenicopteridae 689
Phoenicopteropus 689
Pholiderpeton 134, 137
Pholidogaster 133, 134, 137
Pholidogastriidae 137
Pholidosauridae 508, 512
Pholidosaurus 512, 513
Phororhacidae 679
Phororhacos 679, 680, 681
Phosphatosaurus 513
Phosphorosaurus 477
Photopholis 469
Phractamphibia 25
Phreatopasma 244, 245
Phreatosauridae 244
Phreatosaurus 245
Phreatosuchus 245
Phrynomeridae 132
Phrynos 357, 358, 388, 437, 438
Phrynosops 463
Phrynosoma 463
Phrynosopinae 132
Phrynosuchus 70, 165
Phthinosaurus 260, 261
Phthinosuchidae 249, 260
Phthinosuchus 260
Phygosaurus 313
Phyllenys 416
Phyllorhynchus 491
Phyllorhynchus 60, 82, 144
Physornis 679
Phytosauria 497, 503
Phytosauridae 503
Phytosaurus 196, 504, 505
Pici 695
Picidae 695
Picrocleidus 320, 322
Picodon 537
Picus 695
Pilemophis 491
Pilidion 485
Pinacosaurus 577
Pinacosuchus 514
Piocormus 450
Pipidae 47, 128, 129, 131
Pipilo 696
Piptomerus 328
Piratosaurus 328
Pistosauridae 318
Pistosauroida 317
Pistosaurus 317, 318
Pityophis 492
Pityophis 492
Placerias 297
Placochelyiidae 336
Placochelys 336
Placodontia 300, 332
Placodontidae 333
Placodontioidei 333
Placodus 334, 335
Placosaursinae 470
Placosaursiops 470
Placosaursioides 470
Placosaurus 470
Placotherium 470
Placoceras 474
Plagiodon 491
Plagioglyphus 115
Plagiosauri 119
Plagiosauridae 85, 86, 119
Plagiosauroida 84, 85, 86, 119
Plagiosauris 120, 121, 122
Plagiosuchus 122
Plagiosternum 120, 121, 122
Planodes 463
Plantus 683
Plastomenus 430, 431, 432
Plastremus 384, 385
Platacarpinidae 477
Platacarpus 477, 478
Platens 382, 435
Platosaursiidae 541, 542
Platosaursiidae 541, 544
Platosaursus 541, 542, 543
Platosphus 132
Platyarkia 436
Platyceps 115, 490
Platycheloides 433, 436
Platychelys 382, 383
Platyranellus 270
Platyranion 270
Platycyclops 295
Platylathrix 46, 61
Platynota 473
Platygnathus 503
Platyopidae 73
Platyosaurus 73
Platyops 58, 59, 73, 75, 154
Platyorhina 226
Platypeltis 430
Platylphitis 467
Platypodosaurus 295

- Platypterygius* 353
Platyrhachis 463
Platyrhinops 79
Platysaurus 542
Platystega 103, 104
Platystegos 70
Platysternidae 356, 401
Platysterninae 356, 401
Platysternon 357, 362, 401, 402
Platysternum 356, 401
Platysuchus 511
Platythya 400
Plesiosaurus 331
Pterodon 521
Plesiochertes 691
Plesiochelyidae 373, 379, 385
Plesiochelys 385, 386
Plesiodraco 459
Plesiolacerta 468
Plesiopoda 60, 123
Plesiosauria 316, 332
Plesiosauridae 318
Plesiosauroidea 302, 318, 327
Plesiosaurus 299, 302, 316, 319, 320, 321, 322, 331
Plesiosuchus 511
Plestiortix 488
Plestiolytosaurus 479
Plestiodon 467
Plestiodontoides 467
Plestodon 467
Plethodontidae 162
Pleuristion 229
Pleurocoelus 549
Pleurodira 354, 355, 359, 432
Pleurodon 521
Pleurodus 334
Pleuroneura 82
Pleuropterus 574
Pleuroptyx 158
Pleurosauria 303, 308
Pleurosauridae 302, 309
Pleurosaurus 308, 309
Pleurosternidae 354, 373, 379, 382, 394, 433
Pleurosterninae 382
Pleurosternoides 382
Pleurosternon 381, 382, 385
Pleurosternum 382
Plicagnathus 160
Plieningeria 286
Pliobambystoma 161
Pliobatrachus 132
Pliocarbo 686, 687, 697
Pliochelys 422
Pliogallus 675, 697
Pliogonodon 514
Pliogrurus 679
Plioperdix 674, 675
Plioplatecarpus 477, 478
Pliosauridae 331
Pliosauroides 302, 327
Pliosaurus 330, 331
Plistodon 467
Ploderma 463
Plotornis 685
Plotosaurus 477
Pneumatarthrus 540
Pneumatarthrus 540
Prigallon 258
Podiceps 468
Podarcis 468
Podargidae 694
Podargosaurus 304
Podiceps 684
Pldicipites 684
Podicipitidae 684
Podilymbus 684
Podocnemis 356, 357, 358, 359, 432, 433, 434, 435
Podokesauridae 530
Podokesaurus 530
Podorrhoa 463
Poecilopleuron 537
Poecilopleurum 537
Poecilospondylus 236
Poekilopleuron 537
Poikilopleuron 537
Polacanthoides 577
Polacanthus 576
Poliosauridae 236
Poliosaurus 236
Polyborus 692
Polycotylidae 328
Polycotylus 325, 328
Polycondon 283
Polydactylus 474
Polydeles 514
Polyechmatemys 409
Polyglyphanodon 461, 462
Polyglyphanodontidae 461
Polyodontosaurus 540
Polygonax 583
Polypedatidae 132
Polyptychodon 328
Polysemia 162
Polysphenodon 448
Polysternon 436
Polythorax 391
Pontopus 316
Pontosaurus 481
Poposaurus 540
Porierpeton 76
Poriodogaster 467
Porolepidiformes 56, 145, 147
Porostegognathus 276
Porphyrio 677
Porthuchelys 415, 416
Potamita 454
Potamochelys 430
Potamochoeton 72
Praesalamandra 162
Pravoslavlevia 266
Presbychen 690
Presbyornis 682
Presbyornithidae 682
Presosuchus 503
Pricea 459
Priconodon 573
Prionodontognathus 559, 575
Prionochelys 416
Prionodus 463
Prionosaurus 484
Prionosuchus 73
Pristerodon 292
Pristerodontinae 290
Pristerognathidae 276
Pristerognathoides 276
Pristerognathus 276
Pristerosaurus 276
Pristichamps 522
Pristichampsus 522
Pristidactylus 462
Proacris 132
Proaiglatosaurus 475
Proalligator 520
Proalopocaps 280
Proanura 125, 126
Proardea 688
Proaulaccephalodon 295
Probaena 384
Probalericca 679
Probatrachus 131
Proceratmanoides 520
Procartama 677
Procollaria 665
Procellariae 685
Procellariidae 685
Proceratosaurus 538
Procerosaurus 461
Procerosuchus 503
Prochelonis 354
Prochesosaurus 562, 567, 569
Prochionis 435
Procoela 128, 131
Procolophon 213, 221
Procolophonina 218, 222
Procolophonidae 219
Procolpocheilus 420, 422, 423
Procompsognathidae 530
Procompsognathus 530, 531
Proctopus 471
Proctolotosaurus 97
Procynosuchidae 268
Procynosuchus 268
Prodeinodon 540
Prodiagnodon 292
Prodiplacynodon 521
Prodiscoglossus 129
Proelginia 225
Proeremichelys 389
Proergilornis 678, 679
Proganochelyidae 379
Proganochelyoides 379, 382
Proganochelys 368, 380
Proganosauria 298
Proganosaurus 422
Prognathodon 477, 478
Prognathosaurus 477
Progura 675
Prohyopogonophis 164
Proictinia 692
Proigwana 470
Prolacerta 458, 459
Prolacertidae 446, 458, 459
Prolacertilia 455
Prolistrosaurus 295
Prosalicoclemmys 409
Promastodonsaurus 96
Promelanerpeton 83
Promilio 691
Promoschorhynchus 280
Promystrius 506
Proneusticosaurinae 313
Proneusticosaurus 311, 312, 314
Propappus 226
Propelargus 688
Proplanomodon 295
Propelodytes 130
Prophaeton 686
Prophororhacos 679
Propleura 417
Prosepsidops 471, 472
Protrabidgia 261
Prosaurolaphus 561, 562, 565

- Prosauropoda 525, 540, 544
Prosilron 160
Proclamon 272
Protagrus 488
Proteida 159, 163
Proteidae 35, 145, 159, 163
Protemys 417
Proteocordylus 160
Protesaurus 352
Proterochersidae 379, 382
Proterochersis 368, 381, 382
Proterosaurus 456, 499
Proterosuchidae 497
Proterosuchus 499
Proteus 163
Protibis 688
Protiqumodon 555
Prolobatrachidae 127
Prolobatrachus 30, 127
Protoceratops 581, 582, 583, 584
Protoceratopsidae 578
Protechelys 384
Protoconurus 694
Protocryptodira 354, 379
Protocynodon 283
Protogrus 678
Protoplecanus 686
Protopelobates 131
Protophyrnyx 132
Protopleurodira 354, 379
Protoplotus 686
Protornis 697
Protosauridae 456
Protosaurus 229, 456, 457, 458
Protorothyridae 227
Protorothyris 228
Protosaurus 456
Protosphargis 418, 419
Protostega 418
Protostegidae 355, 356, 366, 371, 375, 417, 418, 420, 425
Protosteginae 418
Protostrigidae 693
Protostrix 693
Protosuchia 501, 503, 506, 507, 509
Protosuchus 509, 510
Protrachysaurus 470
Protriton 82
Protraptodonotus 491
Procrasosaurus 474
Prociptera 492
Prymnomioidon 491
Psammobates 410
Psammochelys 380
Psammoplanis 469
Psammornis 672
Psammorrhoea 463
Psammosaurus 474
Psammoscopus 474
Psephoderma 337
Psephophorus 371, 425, 427
Psephosaurus 337
Pseudacris 132
Pseudanosteira 428
Pseudantecosturus 254
Pseudapteryx 672
Pseudemys 357, 365, 402, 403, 407, 409
Pseudepiderasles 488
Pseuderyx 491
Pseudeumeces 468
Pseudobranchius 160
Pseudocadia 403
Pseudocentrarchus 491
Pseudodontornis 685, 686
Pseudodontornithidae 685
Pseudoeryx 491
Pseudoeryx 488, 491
Pseudohemistinae 132
Pseudohipposaurus 261
Pseudolacerta 469
Pseudontosuchus 505
Pseudopalatus 505
Pseudopus 471
Pseudorhineura 484
Pseudosphargis 418, 427
Pseudospheriscus 673
Pseudosterna 683
Pseudosuchia 497
Pseudotrachelus 463
Pseudotrionyx 426
Pseudotyphlops 485
Psilogathus 430
Psilopteridae 679
Psilopterus 679
Psilosoma 492
Psilotrachelosaurus 313
Psittaci 693
Psittacidae 694
Psittacosauridae 553, 555
Psittacosaurus 556, 557
Psophia 677
Ptenodactylus 603
Ptenodracon 600
Pteranodon 601, 602, 603
Pterocles 676
Pterodactylus 676
Pterodactylidae 600
Pterodactyloidea 599
Pterodactylus 199, 595, 596, 597, 600, 601
Pterodracon 600
Pteropelyx 569
Pteroplax 39, 46, 47, 49, 137, 138
Pterosauria 494, 589, 603
Pterosphenus 488, 489
Pterospondylus 530
Pterotherium 600
Pterycollosaurus 475
Pteromaltes 276
Ptyas 492
Ptychoacynodon 297
Ptychogaster 368, 403, 406
Ptychognathus 295
Ptychosagium 295
Ptychosphenodon 95
Ptyonius 150, 151
Puercosaurus 230, 242
Puffinus 685
Puppigerus 424, 425
Purranisaurus 511
Purussaurus 520
Putterillia 88
Pygmaeochelys 389
Pygopodidae 465, 467
Pyllaecephalus 293
Pyllomphus 491
Pyrenodon 522
Pyrrhocorax 697
Python 194, 487
Pythoninae 487
Pythonomorpha 475
Pyxidemys 405
Pyxis 369, 410
Quercyrallus 677
Quinquevertebron 132
Radinopsis 491
Rafetus 430
Ralli 676
Rallitrex 677
Rallidae 677
Rallus 677
Ramphorhynchus 597
Ramphostoma 518
Rana 48, 49, 51, 125, 131, 132, 133
Ranavus 127, 133
Ranidae 127, 132
Raninae 132
Rapara 398
Rapator 533
Raphidae 675
Raphisaurus 481
Raphus 675, 676
Rasaurus 90
Rattia 669
Rauisuchus 503
Rebbachisaurus 552
Recurvirostra 682
Redamia 407
Regenia 474
Regnosaurus 575
Remioris 681
Reptilia 23, 25, 191
Reptiliomorpha 26, 60, 133
Rhachiocephalus 295
Rhaddodon 491, 559
Rhachlognathus 513
Rhachdopsis 490
Rhachdosaurus 513
Rhachosaurus 511
Rhachiocephalodon 292
Rhachiocephalus 295
Rhachitomi 60, 67, 69
Rhachtomus 75
Rhachtrema 351
Rhacophoridae 132
Rhadalognathus 100
Rhadinaea 492
Rhadinosaurus 514
Rhadinosuchus 501
Rhaditodromus 293, 294
Rhacitonia 313, 318
Rhagerhis 491
Rhagerhis 491
Rhagerhis 491
Rhamphastidae 695
Rhamphosaurus 596
Rhamphognathus 518
Rhamphorhynchidae 592, 596
Rhamphorhynchoides 594
Rhamphorhynchus 597, 598
Rhamphosaurus 479
Rhamphostoma 518
Rhamphostomopsis 523
Rhamphosuchus 519
Rhamphotyphlops 485
Rhaphisaurus 481
Rhea 671
Rheee 671
Rhegmimorphis 681
Rhegmimorphithidae 681

- Rheidae 671
Rhetecheilus 417
Rhinaspis 493
Rhinechis 491
Rhinesuchidae 86, 87, 90
Rhinesuchoides 89
Rhinesuchus 87, 89, 92
Rhineura 464
Rhiniceps 90
Rhinocelys 420
Rhinoclemmys 404
Rhinodermatinae 132
Rhinophryniidae 128, 129
Rhinopton 474
Rhinosaurus 133, 140, 279
Rhinotyphlops 485
Rhipaeosauridae 223
Rhipaeosaurus 223
Rhipotyphlos 464
Rhodanops 466
Rhodanosaurus 575
Rhoetosaurus 544
Rhomaleosaurus 322, 323
Rhombophis 95
Rhopalodon 268, 289
Rhopalodontidae 249
Rhynchaeltes 681
Rhynchocephalia 447
Rhynchocephalus 449
Rhynchophidae 682
Rhynchosauria 451
Rhynchosauridae 452
Rhynchosaurus 453
Rhynchosuchus 522
Rhynemys 437
Rhytidodon 505
Rhytidosteidae 107
Rhytidosteus 107
Ricnodon 168
Riebeckosaurus 258
Rileys 506
Robertia 282
Romanellia 690
Romeria 227, 228
Romeriidae 227
Rosasta 436
Rostratulidae 681
Rostrornis 679
Rothia 229
Roxochelys 436
Rubidgea 261, 262
Rubidgeidae 261
Rubidgea 285
Rubidgeinae 283
Rupelornis 683
Rutidodon 504, 505
- Sacalia* 403
Sagecephalus 297
Sagittariidae 691
Sakya 414
Salamandra 32, 48, 49, 50, 51, 162
Salamandrella 82
Salamandridae 35, 161
Salamandroidei 40, 145, 159, 161
Salamandroides 25, 96
Salientia 26, 60, 125
Saltenia 129
Saltoposuchus 501
Saltopus 530, 531
- Salvator* 469
Santeca 474
Saniwa 474
Saniwinae 473
Sansosaurus 552
Sansosaurus 491
Santaisaurus 222, 447
Sapheosauridae 449
Sapheosaurus 450
Sarcogerranus 697
Sarcolestes 572
Sarcophamphus 691
Sarcosaurus 533
Sarkidornis 691
Sassensaurus 92, 93
Sauranodon 349, 450
Sauranodontidae 446, 449
Sauravus 150, 151
Saurechinodon 573
Saurerpeton 63, 71, 72, 85
Sauria 455
Saurillus 469
Sauripterus 56
Saurishia 529
Saurischitomes 382
Sauropsidus 521
Sauropsidus 475
Saurochelys 396
Sauroctonus 265
Saurodesmus 382
Saurilophinae 561, 565
Saurilophus 562, 565, 566
Sauromorus 484
Sauropidium 309
Sauropsis 491
Sauropelta 58, 150, 151
Sauropithecus 577
Sauropoda 540, 543, 549
Sauropsida 650
Sauropterygia 300, 309
Sauromithes 665
Sauromithidae 532, 533
Sauropsophagus 336
Sauropsodylus 484
Saurosternon 222, 447, 459
Saurosternum 222, 447, 459
Saururae 665
Scalenodon 272, 273
Scalenodontoides 272
Scalopocynodon 263
Scalopocynodon 268
Scaloporphus 282
Scaloposauridae 282
Scaloposaurus 282, 283
Scaloposuchus 283
Scaniorhinus 667, 689
Scaniorhinidae 689
Scanisaurus 325, 327
Scapanodon 254
Scapherpeton 161
Scaphosaurus 130
Scaphosaurus 595, 596, 597
Scaphosuchus 453
Scaphonyx 441, 453
Scaptophis 488
Scapyonyx 453
Scelarcis 468
Scelidosauridae 571
Scelidosaurus 571, 573
Sceloporus 462
Scenodon 460
Scherschaglia 449
- Scincidae* 467
Scincoidea 467
Scincomorpha 466
Scincosaurus 33, 49, 150, 151, 152
Scelerocephalus 76
Scleromochliidae 501, 592
Scleromochlus 501, 592
Sclerophorus 462
Sclerothoracidae 87
Sclerothorax 89, 90
Sclerosaurus 222, 226
Scolecochilia 465
Scoliomys 239
Scoliothis 490
Scotossaurus 577
Scopidae 688
Scolophis 491
Scullia 254
Scutemys 385
Scutosaurus 225
Scylaecephalinae 264
Scylaecephalus 264
Scylaeognathus 262
Scylacoides 276
Scylacops 264
Scylacopsinae 264
Scylacorhinus 276
Scylacosauridae 276
Scylacosauroides 275
Scylacosaurus 276
Symnognathinae 262
Symnognathus 263
Symnorhinus 265
Symnosaurus 276
Symnosuchus 263
Scytholophis 468
Seytina 427
Seytina 427
Seytina 427
Sebecidae 516
Sebecosuchia 506, 507, 515
Sebecus 516, 517
Secodontosaurinae 239
Secodontosaurus 239, 240
Seleya 166
Seleyosaurus 322
Semmania 499
Segisauridae 530
Segisaurus 531
Sellosaurus 542
Senryuensis 409
Seps 468
Sepsia 468
Sericodon 511
Sericosaurus 511
Serpentes 484
Sesamodon 284
Sesamodontoides 284
Seymouria 47, 48, 55, 58, 134, 136, 140
Seymouriamorpha 138, 144
Seymouriidae 139
Seytina 427
Shamosuchus 513, 514
Shansiodon 294
Shansiusuchus 499
Shantungosuchus 515
Shanzenosuchus 403, 406, 408, 412
Shastasauridae 350
Shastasauroides 349
Shastasaurus 345, 350, 351

- Shelania* 129
Shellopusik 471
Shhtienfenia 226
Shweboemys 436
Stebenrockella 403, 409
Sigwana 472
Silphedestes 283
Silphedestidae 283
Silphedogonodon 263
Silphoictidoides 282
Silpholestes 282
Silpholestidae 282
Silvisaurus 577
Simalia 468
Simoodosaurus 455
Simolestes 331
Simiophiidae 461
Simiophis 462
Simorhina 290
Simosauridae 314, 318
Simosaurus 302, 309, 310, 314
Sinus 491
Sinaspideretes 375, 431
Sinemys 385
Sinochelys 396
Sinocoelurus 533
Sinognathus 270
Sinohadrianus 410, 414
Sinokanemeyeria 297
Sinopliosaurus 331
Sinosaurus 537, 543
Siphargis 427
Siren 48, 49, 58, 146, 149, 160
Sirenidae 40, 159, 160
Sironectes 477
Sistrurus 493
Sitta 696
Sittidae 696
Staugenhopia 71, 72
Smilerpeton 70
Smilesaurus 261
Smilodon 535
Sokolosaurus 513
Solenodontosaurus 138
Sontiochelys 369
Sooglossidae 132
Spalerosiphis 490
Spaniophis 491
Sparagmites 72
Sparodus 170
Spathicephalus 70
Spatulimys 437
Sphaenophryninae 133
Sphaerodactylinae 466
Sohagesaurus 513
Sphargis 427
Sphenisci 685
Spheniscodon 240
Sphenacodontia 237
Sphenacodontidae 237, 239
Sphenacodontinae 240
Spheniscidae 672, 673
Sphenodon 448, 449
Sphenodontidae 447
Sphenodontinae 448
Sphenopsis 491
Sphenosaurus 230, 522
Sphenospondylus 558, 559
Sphenosuchidae 501, 507
Sphenosuchus 501, 502
Sphodrosaurus 222
Spragis 427
Spinosauridae 538
Spinosaurus 538
Spinosuchus 530
Spizaelus 692
Spondylperon 137
Spondylolestes 222
Spondylosaurus 331
Spondylosoma 542
Squamata 439
Stagonolepidae 501
Stagonolepis 502, 503
Stagonosuchus 503
Stahleckeria 201, 297
Stanocephalosaurus 95
Staphyornis 679
Staureremys 399
Staurotypinae 399, 400
Staurotypus 399
Stethorhithidae 694
Stenosaurus 156
Steganopoda 454
Steganopodes 673, 685, 687
Stegoceras 589
Stegocephalia 25, 60
Stegochelys 380, 389
Stegomosuchus 501
Stegomys 503
Stegopelta 577
Stegops 34, 80, 81
Stegosauria 572, 588
Stegosauridae 571
Stegosaurides 577
Stegosaurus 524, 528, 571, 573
Steirophis 490
Stellio 463, 474
Stelliosaurus 167, 448
Stenaulorhynchus 453
Stenosaurus 510, 511
Stenomelton 453
Stenonychosaurus 540
Stenopelix 555
Stenopterygiidae 351
Stenopterygius 339, 340, 342, 343, 352, 353
Stenosaurus 511
Stenosaurus 95
Stephanosaurus 567
Stephanospondylus 217
Steppesaurus 248
Stercoraridae 682
Stercorarius 682
Sterecephalus 575
Stereogenys 359, 433, 435
Stereognathus 275
Stereophallodon 237
Stereorachis 237
Stereornithes 673, 679
Sterosternum 298
Stereospondyl 60, 83, 84, 85, 122, 144
Sterna 683
Sternidae 682, 683
Sternothaerus 400
Sternotherus 400, 434
Sterrhophilus 585
Sthenarosaurus 318, 319
Stigmochelys 412
Stilosoma 491
Stiropsis 490
Stomatosuchidae 508, 518
Stomatosuchus 518
Storeria 492
Storhyggognathus 292
Stoschiosaurus 100, 101, 106
Strenmia 133
Streptopelia 675
Streptosaurus 331
Streptospondylidae 351
Streptospondylus 352, 511
Striges 692
Strigidae 693
Strigogyps 693
Strix 693
Stromeria 672
Stromerosuchus 518
Strongylokrolaphus 329, 330
Struthio 669, 670, 697
Struthiocephalellus 286
Struthiocephaloides 258
Struthiocephalus 258, 259
Struthiolithus 670, 697
Struthiomimus 525, 533
Struthionas 669
Struthionidae 669
Struthionops 258
Struthiosaurus 574, 575
Sturnidae 696
Sturnus 697
Stylenys 385, 409, 410, 411
Stypocnemis 490
Styporhynchus 490
Styraccephalus 267
Styracosaurus 529, 583, 585
Styracosaurus 324, 325
Subegocelosaurus 97, 98
Succinodon 552
Suchodus 511
Suchoprius 506
Suchosaurus 513
Sula 686
Sulidae 686
Sulmosaurus 317
Sunosuchus 513
Sushkinitia 692, 697
Svanika 400
Sycocephalus 264
Sycosaurinae 264
Sycosaurus 264
Syllomus 425
Sylvia 697
Synolophis 482
Synoliosaurus 328
Symphrophys 552
Symphysus 514
Snapsida 230, 298, 304, 306
Synaptosauria 200, 299, 456
Syndidosuchus 78, 79
Syngonosaurus 559
Synostocephalus 291, 292
Syntrochophis 293
Syndon 249, 250
Synphonon 95
Syrmosauridae 577
Syrmosaurus 574, 577, 578
Sysphinctostoma 270
Szechuanosaurus 537
Tachydermus 473
Tachyophis 488
Talarurus 575
Tamboeria 276
Tamnophis 491

- Tangagorgon* 262
Tangasauridae 446, 459
Tangasaurus 458, 459
Tanius 568
Taniwhasaurus 479
Tanoa 433
Tanilla 492
Tanystrachelia 458, 460
Tanystrophidae 460
Tanystropheus 456, 461
Taognathus 292
Taperdix 674
Tapia 463
Tapaja 462
Tapaya 463
Tapayia 463
Tapayo 463
Tapelus 463
Taphaetus 692
Taphognathus 122
Taphrosaurus 328
Taphrosphys 433, 434, 435
Tapinocephalidae 256
Tapinocephaloidea 255, 267
Tapinocephalus 256
Tapinopus 691
Tappenosauridae 241
Tappenosaurus 241
Tarbosaurus 539, 540
Tardus 697
Taurocephalus 258
Taurops 256
Tectovaranus 474
Teguixin 469
Teiidae 461, 467, 469
Teihardosaurus 484
Teinurosaurus 540
Tetra 468
Telecrex 677
Teleidosaurus 511
Teleocrater 501
Teleopus 412
Teleorhinus 513
Teleosauridae 508, 510
Teleosaurus 510, 511
Teleohipera 493
Telerpedon 222
Telerpeton 222
Telmusaurus 473, 474
Telmatornis 677
Telmatosaurus 569
Tennoclemmys 409
Tennodontosaurus 351
Tennognathus 430
Tennospondyli 25, 60, 66, 144
Tennotricorys 430
Temsacus 520
Teracrophys 131
Teraeus 691
Teratormithidae 691
Teratormis 691
Teratosauridae 535
Teratosaurus 535, 536
Termatosaurus 506
Terminonaris 513
Terrapene 356, 357, 358, 368, 399, 403, 405, 406, 487
Terrapene 405
Terrapene 405
Tersomius 79, 80
Tertrena 102
Testudinata 354
Testudinella 413
Testudinidae 365, 367, 401
Testudininae 356, 357, 358, 362, 365, 367, 375, 400, 401, 409
Testudinites 412
Testudinoidea 394, 414
Testudo 354, 357, 359, 362, 363, 366, 367, 370, 376, 377, 398, 400, 403, 404, 405, 407, 410, 412, 413, 414, 415, 420, 421, 422, 427, 430, 431, 433, 434, 436, 438
Tetraceratops 237
Tetrocydon 282
Tetragonosaurus 567
Tetralophosaurus 462
Tetrodon 267
Tetraonidae 674
Tetrapoda 23
Thalassemydidae 379, 386, 389
Thalassemyx 386, 387
Thalassiochelys 422
Thalassiosaurus 324, 325
Thalassochelys 422
Thalassomedon 326, 327
Thalassonemosaurus 324
Thalattosauria 207, 459
Thalattosauridae 460
Thalattosuchus 460
Thalattosuchia 511
Thalestria 468
Thamnophis 491
Thamnospis 490
Thaumatosauridae 319, 322
Thaumatosaurus 322, 332
Thecachamps 520, 521
Theccoelurus 533
Thecodontia 494, 497, 506
Thecodontosauridae 541, 542
Thecodontosaurus 541
Thecophora 354
Thecospondylus 533
Theraps 692
Therapsid 221
Therapsid 511
Therapene 405
Therapsida 231, 246
Therapsid 449
Therapsid 425
Therapsid 231, 258
Therapsid 280
Therapsid 276
Therapsid 513
Therapsid 468
Therapsid 275
Therapsid 200, 230
Therapsid 285, 293
Therapsid 226, 239
Therapsid 529, 540
Therapsid 272
Therapsid 272
Therapsid 226, 558
Therapsid 553, 570
Therapsid 198, 524, 570, 572
Therapsid 389, 390
Therapsid 569
Thetia 468
Thimon 468
Thiodochelys 416
Thionus 56
Thionis 677
Tholomys 385
Tholadus 344
Thomasa 286
Thomasa 58, 91, 93
Thoracosaurus 506, 522
Threskiornithidae 685, 686
Thoreces 469
Thorictis 469
Thrinaxodon 270
Trinaxodontidae 269
Thryphos 485
Thyrosternum 400
Thysidium 156
Thyrus 467
Tichosteus 540
Tichovinskia 220, 221
Tienfuchelys 385
Tienosuchus 523
Tienshanosaurus 549, 552
Tigriccephalus 264
Tigrisaurus 261
Tigrisuchus 267
Tinamidae 673
Tinamiscornis 673
Tinosaurus 465
Tiphops 485
Tishleriella 162
Titanognathus 253
Titanohierax 692
Titanophis 488
Titanophoridae 249
Titanophorus 249, 250
Titanosaurus 545, 547
Titanosuchidae 247, 254
Titanosuchoidae 247
Titanosuchus 254
Todidae 694
Tomiosaurus 304
Tomistoma 522
Tomistominae 521
Tomochelone 425
Tomiris 492
Toreocnemus 350, 351
Tornieria 552
Torsaurus 583, 585, 588
Tortisternum 430
Totanus 697
Toxaspis 405
Toxochelyidae 355, 373, 375, 414, 420
Toxochelyinae 391, 416
Toxochelys 371, 372, 415, 416, 427
Toxolophosaurus 308
Trachelosaurus 458
Tracheneus 407
Trachodon 561, 563, 566, 569
Trachodontidae 559
Trachyspis 396
Trachydroma 473
Trachydromichelys 384
Trapeloidis 463
Trapelus 453
Trapelus 463
Traversodon 272, 273
Traversodontinae 272
Trelduyles 673
Tremamysacelidae 322
Tremamysacelidae 322
Tremamysacels 322
Trematops 47, 50, 77, 78
Trematopsidae 77

- Trematopsoides* 78
Trematosauria 60
Trematosauridae 100
Trematosauroidae 85, 100, 109
Trematosaurus 101, 102, 103, 105
Trematosuchus 91, 102
Tretosternon 396
Tretosternum 396
Triacanthophis 491
Triassochelyidae 354, 379
Triassochelis 355, 356, 357, 358, 359, 360, 361, 362, 363, 364, 368, 371, 372, 373, 374, 379, 380, 392
Triassolestes 530
Tribelesodon 461
Trilobodon 270
Triceratops 197, 524, 579, 580, 581, 583, 586
Trichosaurus 244
Tricleidus 320, 321
Tricuspsaurus 308
Triglyphus 275
Trigonosternum 117
Trilophosauria 303, 306
Trilophosauridae 302, 307
Trilophosaurus 300, 302, 303, 307, 308
Trimerorhachidae 71, 82
Trimerorhachis 46, 71, 72, 85
Trimerorhachoidae 71
Trinacromeriidae 328
Trinacromerinae 328
Trinacromerum 328, 329
Tringa 682
Trionychia 355
Trionychidae 356, 358, 362, 364, 366, 368, 370, 371, 372, 428, 430
Trionychinae 430
Trionychoidae 354, 358, 360, 361, 365, 372, 378, 427
Trionyx 356, 358, 367, 429, 430, 431
Trirachodon 272
Trirachodontoides 272
Trispodius 244
Trithedon 274
Trithedontidae 274
Trilogenis 160
Tritomegast 160
Triton 161
Tritonopsis 468
Triturus 161
Tritylodon 275
Tritylodontidae 274
Tritylodontoidae 273
Tritylodontoides 275
Trochilidae 695
Trochorhinus 277
Trochosaurus 277
Trochosuchus 277
Trogones 694
Trogonidae 695
Trogonophinae 484
Trogonophis 484
Tropidomys 372, 387
Tropidogaster 463
Tropidoleptis 462
Tropidonophis 490
Tropidionotus 490
Tropidophorus 490
Tropidostoma 292
- Tropinotus* 490
Truckeeosaurus 115
Tryphosuchus 74, 77
Tsaotaniensis 396
Tsarescya 493
Tsiniosaurus 568
Tuditanus 168
Tungussagyrinus 54, 115
Tupilakosauridae 85, 115
Tupilakosaurus 44, 47, 84, 85, 116, 341
Tupinambis 469
Turdidae 696
Turdus 696, 697
Tutor 469
Tychina 485
Tyranthera 491
Tylopoda 454
Tylosaurinae 479
Tylosaurus 479, 480
Tylosirtion 35, 159, 161, 162
Tympanuchus 672
Typhina 486
Typhlina 485
Typhlinalis 486
Typhlopidae 485
Typhlopodia 485
Typhlops 485
Typhlos 485
Typhlus 472
Typtothorax 502, 503
Tyranni 695
Tyrannosauridae 538
Tyrannosaurus 1991524, 539, 540
Tyria 490
Tyrse 430
Tylo 693
Tytonidae 693
- Uaranus* 474
Udenodon 295
Uintasaurus 547
Ulenosaurus 256, 257
Unicerium 274
Upupae 694
Upupidae 694
Uraeus 492
Uranosaurus 265
Uranocentron 87
Uranocentronidae 87
Uranus 474
Uria 684
Urmioris 669
Uroaetus 692
Urocordylidae 150
Urocordylus 49, 150, 151, 153
Urocrotal 493
Urocrotalum 493
Urodela 145, 146, 158, 163
Urodelloidea 26
Uronales 327
Uronyx 400
Uropeltidae 486
Uroplatidae 465
Uropsophus 493
Ursablings 692
Ursagysuchus 513
Uruanchia 276, 277
- Vanellus* 682
Vananiae 473
- Varaninae* 474
Varanoidea 472, 473
Varanops 237
Varanops 237, 238
Varanopsidae 237
Varanosaurus 236, 237, 238
Varanus 474
Varidens 307
Variodontidae 306
Vectisaurus 559
Velocipes 530
Velociraptor 531, 532
Venjukovia 288
Venjukovia 288
Venyukoviidae 287
Venyukoviinae 287
Venyukovioidae 287, 298
Verticaria 469
Vieraella 132
Vipera 492, 493
Viperidae 490, 492
Viperinae 492
Vipiscovia 498
Volgatiella 162
Volantes 672, 673
Volgasaurus 91
Volgusuchus 91
Vultur 691
- Waggoneria* 40, 58, 143, 144
Wagoneritidae 144
Walgettosuchus 533
Wallopis 492
Walteria 276
Wanzosaurus 101, 105, 106
Watsoniella 284
Weigeltisauridae 306
Weigeltisaurus 306
Weigeltisuchus 521
Weissia 76
Wenona 488
Wethugasauridae 86, 90
Wethugasaurus 58, 59, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95
Wethoreggs 692
Whaistia 278
Whaistidae 277, 278, 280
Wincania 385
Winfieldia 236
Wolterstorffia 161
Woolungosaurus 327
Wurnosaurus 513
- Xantusiidae* 467
Xantusioidae 467
Xenagama 463
Xenochelus 399, 400
Xenoderminae 490
Xenopeltidae 487
Xenopus 49, 129
Xenorhynchopsis 688
Xenorhynchus 688
Xenosauridae 470, 472
Xenosuchus 520
Xerobates 410
Xestops 472
Xestorhytus 95, 120
- Yabeinosaurus* 466
Yalavis 697

Yaleosaurus 541
Yarengia 34, 86, 99, 100
Yarengiidae 99
Yaxartemys 373, 388, 389
Yaxartosaurus 561, 567
Youngina 447
Younginidae 447
Younginiiformes 441, 446, 453
Youngoides 447

Youngopsis 447
Yuen 430
Yumenemys 438
Yunnanosaurus 542, 543

Zacholus 492
Zaisanurus 160
Zamenis 485, 490

Zanclodon 458, 535
Zapsalis 540
Zalamus 537
Zatrachydidae 80
Zatrachys 80, 81
Zonuridae 469
Zootoca 468
Zygoramma 396
Zygosauros 79, 81

ОСНОВЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ
Справочник для палеонтологов и геологов СССР
Земноводные, пресмыкающиеся и птицы

Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом
Академии наук СССР

Редактор издательства П. К. Чудинов Технический редактор В. Г. Лаут
Сдано в набор 29/VI 1963 г. Подписано к печати 3/III 1964 г. Формат 84×108/32
Печ. л. 45,25. Усл. печ. л. 74,21. Уч.-изд. л. 62,0. Тираж 3000 экз. Т-08937. Изд. № 756.
Тип. зак. № 2475. Цена 6 руб.

Издательство «Наука». Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография Издательства «Наука». Москва, Г-60, Шубинский пер., 10

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Страница	Колодка	Строка	Напечатано	Должно быть
67	Правая	6 и 11 ст.	<i>Otocatloidea</i>	<i>Colosteoleidea</i>
75	»	3 ст.	<i>Antsodectis</i>	<i>Antsodectis</i>
79	»	20 ст.	<i>Otocetus</i>	<i>Otocetus</i>
83	Левая	10 ст.	<i>Micromelanerpeton</i>	<i>Micromelanerpeton</i>
104	Правая	2 ст.	эпитегид	эпитегид
131	Левая	14 ст.	<i>Leptodactylus</i>	<i>Cystigomphus</i>
137	»	7 ст.	<i>Leptodactylus</i>	<i>Leptodactylus</i>
139	Правая	21 ст.	<i>Leptodactylus</i>	<i>Leptodactylus</i>
153	Левая	16 ст.	<i>Ceratopetion</i>	<i>Ceratopetion</i>
159	Правая	12 ст.	<i>Boomerangia</i>	<i>Boomerangia</i>
160	»	4 ст.	<i>Adelphostren</i>	<i>Adelphostren</i>
162	»	27 ст.	Linnaeus	Laurenti
190	»	подпись	пальцы; кости	пальцы кисти,
		к рис. 154		
222	Левая	15 и 16 ст.	<i>Saurosternum</i>	<i>Saurosternum</i>
226	»	34 ст.	<i>Bradysuchus</i>	<i>Bradysuchus</i>
244	Правая	5 ст.	<i>Phreatosuchus</i>	<i>Phreatosuchus</i>
244	»	6 ст.	<i>qualens</i>	<i>aeignatum</i>
254	Левая	21 и 22 ст.	<i>Gorgonotinus</i>	<i>Gorgonotinus</i>
272	Правая	3 ст.	1953;	1953;
275	Левая	2 абзац		Для рода <i>Tritylodontoides</i> ошибочно указано распространение в в. триасе Китая, а не Ю. Африки
281	Правая	1 ст.	пермь	В. пермь
282	»	1 ст.	<i>Stropholestes</i>	<i>Stropholestes</i>
297	Левая	2 ст.	<i>Placerasuchus</i>	<i>Placeras Lucas</i>
297	Подпись под рис. 283		<i>Kannemeyeria</i>	<i>Kannemeyeria</i>
312	Левая	9 ст.	1948	1958
312	»	11 ст.	<i>Microleptosaurus</i>	<i>Microleptosaurus</i>
313	Правая	10 ст.	<i>Psitodactylus</i>	<i>Psitodactylus</i>
318	»	Подпись под рис. 299	<i>duchinski</i>	<i>haukinki</i>
325	Левая	6 ст.	Наружный	Постаксиальный
340	»	6 ст.	<i>Shastasauroidea</i>	<i>Shastasauroidea</i>
355	Правая	16 ст.	Небно-боковые	Небно-носовые
355	»	15 ст.	носовыми	носовыми
359	»	11 ст.	сбоку	сверху
360	Левая	10 ст.	медиально	латерально
384	Правая	3 ст.	соприкасающихся	несоприкасающихся
440	Левая	Подпись под рис. 456		
440	Правая	4 ст.	Scharengia	Scharengia
440	»	17 ст.	<i>Sauranodontidae</i>	<i>Sauranodontidae</i>
458	Правая	5 и 12 ст.	<i>Gracilisaurus</i>	<i>Gracilisaurus</i>
477	Левая	13 и 14 ст.	<i>Holosaurus</i>	<i>Holosaurus</i>
542	»	8 ст.	до 25 и более	до 25 и более
588	Правая	14 ст.	subordinis	subordinis
655	Левая	19 ст.	tates, N 127, pp. 1—16.—1924a. Sauropoda and Theropoda	tates, N 144, pp. 1—7.—1924b. Three new Theropoda
682	Правая	подпись под рис. 687	<i>Gringa</i>	<i>Tringa</i>
685	»	18 ст.	Сардин	Сардинии
697	Левая	18 ст.	<i>citarnoides</i>	<i>citarnoides</i>
714	»	21 ст.	<i>Pachyophidae</i>	<i>Pachyophidae</i>