УДК 567.43 EDN ICAFXC
DOI 10.29003/m4381.0514-7468.2025_47_1/86-96

К РЕКОНСТРУКЦИИ ОБОНЯТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ И ГОЛОВНОГО МОЗГА АНТИАРХ (PISCES: PLACODERMI)

С.В. Молошников*

В статье анализируются положение носовых мешков и отверстий, а также строение головного мозга у антиарх (Placodermi), главным образом на примере Bothriolepis и Asterolepis. Предлагается реконструкция, при которой у антиарх парные обонятельные мешки сближены с передним отделом мозга, отсутствовали ольфакторные тракты, telencephalon помещался перед diencephalon, как это реконструируется для других плакодерм, отросток эпифиза был удлинённым. Позади промежуточного отдела в отко-окципитальной части эндокрания располагались средний, мозжечок и продолговатый мозг с fossa romboidea.

Ключевые слова: *палеонтология позвоночных, палеоихтиология, панцирные рыбы, антиархи, палеозой, обонятельная система, головной мозг.*

Ссылка для цитирования: *Молошников С.В.* К реконструкции обонятельной системы и головного мозга антиарх (Pisces: Placodermi) // Жизнь Земли. 2025. Т. 47, № 1. С. 86–96. DOI: 10.29003/m4381.0514-7468.2025_47_1/86-96.

Поступила 27.09.2024 / Принята к публикации 26.02.2025

ON A RECONSTRUCTION OF THE OLFACTORY SYSTEM AND BRAIN IN ANTIARCHS (PISCES: PLACODERMI)

S.V. Moloshnikov, PhD

Lomonosov Moscow State University (Earth Science Museum)

The position of the nasal sacs and nostrils, as well as some features of the brain structure in antiarchs (placoderm fishes) are analyzed, based mainly on the examples of Bothriolepis and Asterolepis. A new possible reconstruction of the olfactory system and brain in antiarchs is proposed. The paired nasal sacs are closely located to the anterior wall of the telencephalon; tracti olfactorii are absent; telencephalon is situated anterior to the diencephalon, as it was reconstructed for other placoderms; and the epiphysis process is elongated. The mesencephalon, cerebellum and medula oblongata, bearing the fossa romboidea, are placed posterior to the diencephalon in the otico-occipital part of the endocranium.

Keywords: *vertebrate palaeontology, palaeoichthyology, placoderm fishes, antiarchs, Paleozoic, olfactory systems, brain.*

For citation: Moloshnikov, S.V., “On a reconstruction of the olfactory system and brain in antiarchs (Pisces: Placodermi)”, *Zhizn Zemli* [Life of the Earth] **47**, no 1, 86–96 (2025) (in Russ., abstr. in Engl.). DOI: 10.29003/m4381.0514-7468.2025_47_1/86-96.

Введение. Антиархи (Placodermi: Antiarchi) – группа силурийско-девонских панцирных рыб, обладавших своеобразно устроенным черепом и удлинёнными грудными плавниками, полностью заключёнными в костный панцирь. Костные пластинки покрывали голову и переднюю часть туловища этих рыб (**рис. 1**). Антиархи – один из характерных элементов девонских ихтиокомплексов. Они относятся к числу руководящих ископаемых. Остатки антиарх обнаружены в континентальных и прибрежно-морских отложениях на всех материках.

* Молошников Сергей Владимирович – к.г.-м.н., с.н.с., Музей землеведения МГУ, *molsergey@rambler.ru*, ORCID: 0009-0007-5808-2618.

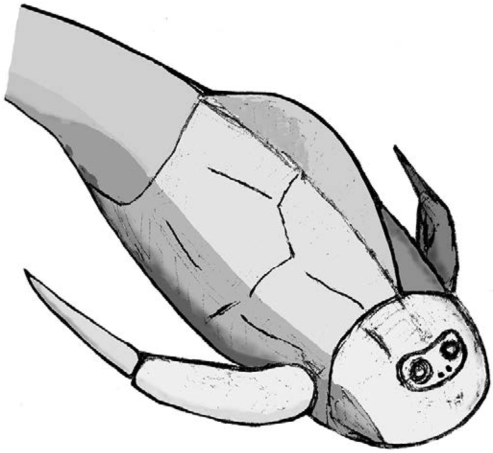

Рис. 1. Графическое изображение внешнего вида ботриолепидидного антиарха из местонахождения Билово (фамен Тверской области), определяемого автором как *Livnolepis heckeri* (Lukševičs). Рисунок автора.

Fig. 1. Graphical image of the external view of the bothriolepidid antiarch from the Bilovo locality (Famennian of the Tver region), identified by the author as *Livnolepis heckeri* (Lukševičs). Author's reconstruction.

В то же время, антиархи – это одна из групп первых челюстноротых позвоночных, появившихся в раннем палеозое, что определяет их значение при решении ряда задач эволюционной палеоихтиологии. Своеобразное строение костного экзо- и хрящевого эндоскелета головы этих рыб должно было отразиться и на специфическом строении внутренних структур головы, а именно, обонятельной системы, переднего отдела головного мозга и их взаимного расположения. Реконструкции строения этих систем использовались палеоихтиологами [5] при выявлении филогенетических связей низших позвоночных и выяснении принадлежности антиарх к одному из главных направлений филогенеза в эволюции позвоночных животных: непарноноздрёвым и парноноздрёвым. Подобные реконструкции также дополняют данные по разнообразию строения и формирования обонятельной системы и головного мозга у ранних позвоночных.

Дорсальная сторона головы у антиарх покрывалась костной черепной крышей. В центре черепной крыши или ближе к переднему краю располагается орбитальная вырезка, по существу являющаяся орбито-носовой (орбито-носовое окно: по Л.И. Новицкой [4]). Вырезка имеет овальную, гантелеобразную или бобовидную форму (**рис. 2**, orb). В ней помещались глазные яблоки, покрытые пластинками склеротики (Scl), носовые отверстия (na), разделённые ростральной костью (R), и пинеальный орган (pi), покрытый пинеальной пластинкой (P). Поскольку в литературе, посвящённой антиархам, исследователями используются оба названия вырезки (орбитальная и орбито-носовая), то в настоящей работе эти термины используются в качестве синонимов. Характерной особенностью антиарх, отличающей их от многих других представителей класса Placodermi, является компактное расположение вышеперечисленных органов на спинной стороне головы. Такое положение отражает компактное расположение их ольфакторного аппарата и головного мозга. Ранее проблемы реконструкции головного мозга у панцирных рыб неоднократно обсуждались исследователями.

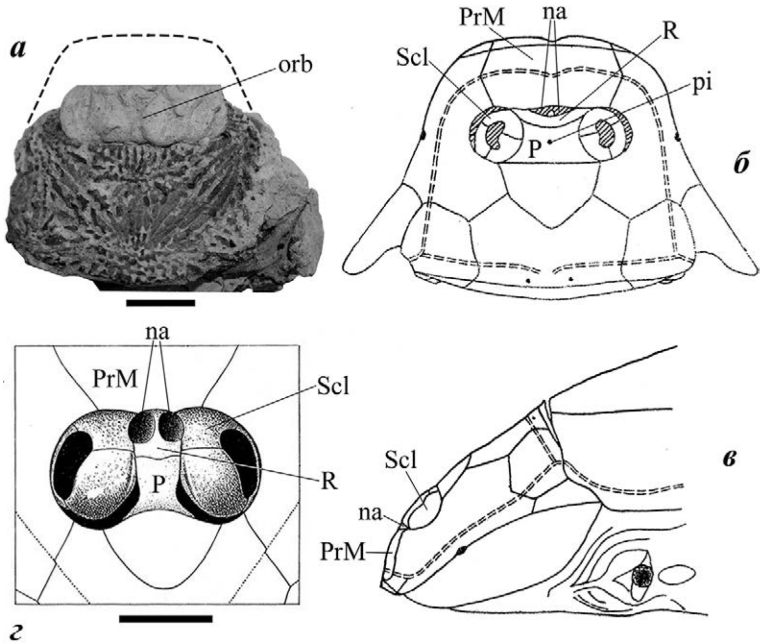

Рис. 2. Строение черепной крыши и орбито-носовой области у антиарх: *а* – неполная черепная крыша *Asterolepis radiata* Rohon из нижнего франа Курской области (Михайловский рудник), экз. МЗ МГУ № 159/2, дорсально; *б, в* – *A. ornata* Eichwald из живета Латвии (карьер Лоде), по Л.А. Лярской [3, рис. 20, 21]: *б* – черепная крыша, дорсально, *в* – черепная крыша и передняя часть туловищного панциря, сбоку; *г* – орбито-носовая область *Bothriolepis canadensis* (Whiteaves), дорсально, по Э. Стенше [15, text-fig. 21]. Масштабная линейка – 1 см. Условные обозначения см. в тексте.

Fig. 2. Structure of the head shield and orbito-nasal area in antiarchs. *а* – incomplete head shield of *Asterolepis radiata* Rohon from the Lower Frasnian of the Kursk region (Mikhaylovsky Mine), the specimen from the collection of the Earth Science Museum at MSU, no. 159/2, dorsal view; *б, в* – *A. ornata* Eichwald from the Givetian of Latvia (Lode Quarry), after L.A. Lyarskaya [3, figs. 20, 21]: *б* – head shield, dorsal view, *в* – head shield and anterior part of the trunk armour, lateral view; *г* – orbito-nasal area of *Bothriolepis canadensis* (Whiteaves), dorsal view, after E. Stensiö [15, text-fig. 21]. Scale bar – 1 cm. See the text for abbreviations.

В 1925 г. Э. Стенше [14] опубликовал детальную реконструкцию головного мозга девонской плакодермы *Macropetalichthys rapheidolabis* Norwood et Owen, показав на ней и положение носовых капсул и луковиц. В головном мозге петалихтиид он выделил передний или конечный (telencephalon, tel), промежуточный (diencephalon, dien), связанный с париетальным или пинеальным органом (pin), средний (mesencephalon, mes), мозжечок (cerebellum, cer) и продолговатый отдел (medula oblongata, myl) (**рис. 3**). Э. Стенше показал отхождение нервов от отделов головного мозга макропеталихтиса, в частности удлинённых обонятельных трактов (n. olfactorius, I; tr.olf), зрительных (n. opticus. II; tr.opt), языкоглоточных (n. glossopharyngeus, IX; tr.gl) и других.

Особенности строения обонятельной системы и головного мозга у антиарх также неоднократно обсуждались палеоихтиологами. Так, например, на основании компактного расположения ноздрей, глаз и пинеального органа у антиарх Л.И. Новицкая [4, рис. 1 *ж*] предложила реконструкцию носовых мешков и отделов головного мозга, указав

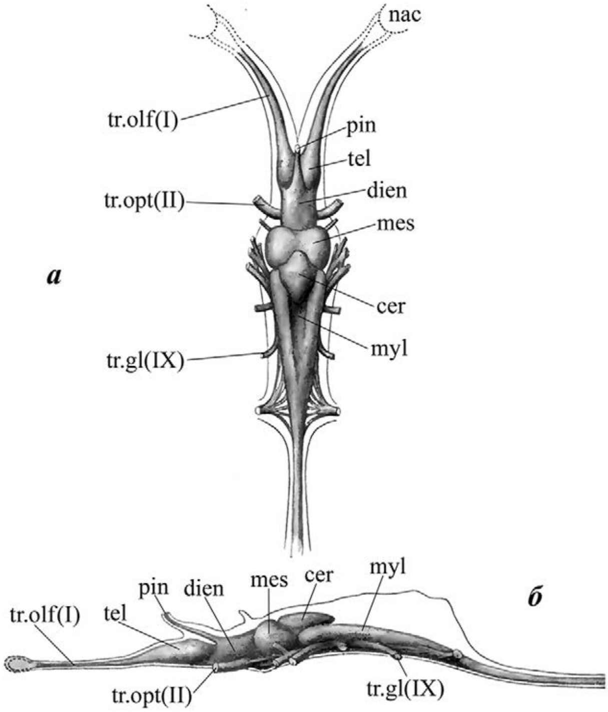

Рис. 3. Реконструкция головного мозга панцирной рыбы *Macropetalichthys rapheidolabis* Norwood et Owen, выполненная Э. Стенше [14, figs. 12, 13]: *а* – сверху (дорсально); *б* – сбоку. Условные обозначения см. в тексте.

Fig. 3. A reconstruction of the brain of the placoderm fish *Macropetalichthys rapheidolabis* Norwood et Owen by E. Stensiö [14, figs. 12, 13]: *а* – dorsal view, *б* – lateral view. See the text for abbreviations.

на возможное положение telencephalon и diencephalon. В основу её реконструкции легло сравнение с внутренним строением головы цефаласпидоморф. Ею же была выдвинута оригинальная гипотеза о близкой филогенетической связи антиарх и остеостраков, в панцире которых наблюдается подобное расположение перечисленных органов в едином окне, и принадлежности антиарх к ветви непарноноздрёвых позвоночных. Позднее эта гипотеза анализировалась Э.В. Лукшевичем [10, 11], выполнившим другую реконструкцию внутреннего строения головы антиарх, основываясь на строении парноноздрёвых позвоночных.

Целью настоящей работы является анализ предложенных ранее реконструкций ольфакторной системы и взаимного расположения отделов головного мозга у антиарх. Исходя из компактного расположения носовых отверстий, глазных яблок и пинеального органа, предлагается новый вариант реконструкции возможного строения обонятельной системы и расположения отделов мозга.

Положение носовых отверстий у антиарх. В ранних исследованиях, посвящённых строению антиарх, носовые отверстия реконструировались на вентральной стороне головы. Например, в 1898 г. А. Вудвард [17] указывал, что ноздри у этих рыб располагались в вырезках на боковых краях пары верхнечелюстных (?) пластинок, т. е. были расположены ближе к бокам головы и открывались вниз (вентрально). Этой же точки зрения придерживались в своих работах А.А. Борисяк [1] и Э.С. Гудрич [8]. Вентральное положение ноздрей определяется в настоящее время для одной из базальных силурийских плакодерм, *Qilinyu rostrata* Zhu et al., демонстрирующей в строении ряд черт, характерных и для антиарх [19]. Однако ранние реконструкции ноздрей на вентральной стороне головы Antiarchi сейчас имеют только историческое значение. В основу всех современных реконструкций положены более поздние интерпретации первой половины XX в., согласно которым носовые отверстия у антиарх располагались на спинной стороне головы в орбитальной вырезке. В 1904 г. У. Паттен [13, fig. 6] на примере представителей рода *Bothriolepis* Eichwald указал, что ноздри у антиарх открывались на верхней (дорсальной) стороне головы. Они помещались между глаз, ближе к их переднему краю и окружались ростральной костью (ethmoid по терминологии Паттена). У. Паттен привёл детальное изображение орбито-носовой области головы *Bothriolepis*. Впоследствии интерпретация дорсального положения ноздрей у ботриолеписов была принята и развита в работах Э. Стенше [15] (см. рис. 2 *г*), Г. Янга [18] и других исследователей. На реконструкциях Стенше и Янга носовые отверстия у рыб рода *Bothriolepis* Eichwald показывались направленными дорсально (вертикально вверх) (**рис. 4** *а, б*: na). Положение ноздрей на спинной стороне головы у переднего края глаз известно и у других панцирных рыб, например, *Gemuendina stuertzi* Traquair [9].

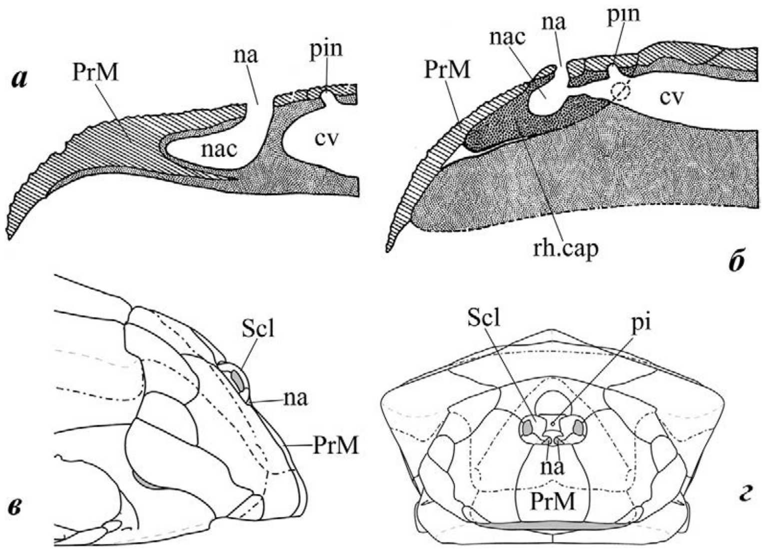

Рис. 4. Положение носовых отверстий и мешков (капсул) у ботриолеписов. *а, б* – гипотетическое продольное сечение головы у *Bothriolepis*, костная черепная крыша показана косой штриховкой, хрящевой ткань – точками: *а* – по Э. Стенше [16, fig. 135b], *б* – по Г. Янгу [18, text-fig. 10 B]; *в, г* – одна из последних реконструкций панциря головы и передней части туловища *Bothriolepis canadensis* (Whiteaves) [7, figs 3.4, 3.7], на которой черепная крыша имеет более крутое расположение, так что носовые отверстия открываются не строго дорсально, как это показано на реконструкциях Стенше и Янга, а направлены также вперед (антеро-дорсально). Условные обозначения: cv – полость головного мозга; остальные см. в тексте.

Fig. 4. Position of the nasal openings and sacs (capsules) in *Bothriolepis*. *a, б* – hypothetical longitudinal section of the head, the bone head shield is obliquely shaded, cartilaginous endocranium is pointed: *a* – after E. Stensiö [16, fig. 135b], *б* – that after G. Young [18, text-fig. 10 B]; *в, г* – one of the latest reconstructions of the head and trunk armour of *Bothriolepis canadensis* (Whiteaves) [7, figs 3.4, 3.7], the head shield is more steeply inclined, so the nares open not only dorsally, as they are shown on the reconstructions by Stensiö and Young, but also in the antero-dorsal direction. Abbreviations: cv – brain cavity; for others see the text.

На современных реконструкциях *Bothriolepis canadensis* (Whiteaves) направление открытия носовых отверстий показывается несколько другим. На одной из последних реконструкций рыб этого вида 2014 г. черепная крыша имеет больший угол наклона вперед, чем это реконструировалось ранее [7, fig. 1]. При такой реконструкции головы носовые отверстия открываются не строго дорсально, как это показывалось Э. Стенше и Г. Янгом, а ещё и вперёд, то есть направлены антеро-дорсально (рис. 4 *в, г*: na).

На реконструкциях рыб рода *Asterolepis* Eichwald открытие носовых отверстий показывалось иначе. Л.А. Лярская [3], изучив строение орбито-носовой области на экземплярах *A. ornata* Eichwald из живета Латвии (карьер Лоде), указала, что ноздри открывались в щель между ростральной и передней непарной костями. Носовые отверстия у этих рыб располагаются на передней стенке rostrale, а не сверху, как у представителей *Bothriolepis* Eichwald. Ноздри у *A. ornata* были разделены вертикальной перегородкой ростральной кости. По мнению Л.А. Лярской, устья носовых отверстий располагались несколько ниже дорсальной поверхности черепной крыши; их передняя часть выстилалась нижней пластиной задней стенки praemediale. В.Н. Каратаюте-Талимаа считала, что строение rostralia и положение ноздрей должно быть схожим у астеролеписов и у представителей рода *Remigolepis* Stensiö [2].

Позже на антеро-дорсальное расположение ноздрей у *A. ornata* указывал Э.В. Лукшевич [11], считая при этом, что антеро-дорсальное направление носовых отверстий было характерно, вероятнее всего, для всех антиарх.

Реконструкции обонятельных мешков и головного мозга антиарх. В настоящее время для представителей родов *Bothriolepis* и *Asterolepis* на реконструкциях головы показываются различное положение носовых мешков в черепной крыше; у ботриолеписов и астеролеписов их размещают в разных костях.

У. Паттен [13, p. 122], указывая на дорсальное положение ноздрей у ботриолеписа, отмечал, что дно органов обоняния, возможно, располагалось в вырезках ростральной (этмоидной) кости. Эти же вырезки он связывал и с прохождением ольфакторных нервов. Впоследствии, принимая точку зрения Паттена на дорсальное положение носовых отверстий у *B. canadensis*, Э. Стенше [15, 16] помещает носовые капсулы (nac) во внутреннем преорбитальном углублении передней непарной кости (PrM) черепной крыши (см. рис. 4 *а, б*), которое у представителей семейства Bothriolepididae Cope может быть довольно глубоким и крупным. То есть он располагает носовые мешки не между глазами, а перед ними. На реконструкции Стенше [16, fig. 135 b] связь между обонятельной системой и полостью головного мозга не показана. Г. Янг [18] развил интерпретацию Э. Стенше, указав на то, что носовые мешки заключались в ринокапсулярном хряще (rhinocapsular bone: по Г. Янгу; rhinocapsular cartilage: по Э. Лукшевичу [11]), который заполнял преорбитальное углубление praemediale (рис. 4 *б*, rh.cap). Также он показал канал, через который носовые мешки связывались с полостью головного мозга. На указанных интерпретациях строения головы *Bothriolepis* носовые отверстия открываются в задней части носовых капсул. Вслед за реконструкциями Э. Стенше и Г. Янга подобное положение носовых капсул и отверстий у ботриолепидид принималось автором настоящей работы [12]. Такое же расположение носовых отверстий в задней части носовых мешков показывается М. Жу и Ф. Жанвье [20, fig. 7] на реконструкции головы раннедевонского антиарха *Minicrania lirouyii* Zhu et Zhanvier.

У рыб рода *Asterolepis* преорбитальное углубление на praemediale неглубокое и практически не выражено. На реконструкциях этих рыб обонятельные мешки размещаются не в передней непарной кости, а связываются с ростральной костью [4, 10, 11].

При этом их располагают между передними частями глазных яблок, а не перед ними, как это реконструируется для ботриолеписов. Обонятельные мешки изображаются относительно меньше, чем у рыб рода *Bothriolepis*. При подобных реконструкциях носовые отверстия открываются в передней части носовых капсул.

Основываясь на результатах изучения двух экземпляров A. ornata из живета Лоде, Л.И. Новицкая [4, 5] предположила присутствие дорсального гипофизного отверстия и реконструировала гипофизный канал у этих рыб (**рис. 5**, o.hyp). Позднее Э.В. Лукшевич [10, 11] дал другую интерпретацию. Изучив экземпляры, лёгшие в основу исследования Л.И. Новицкой, и другие образцы *A. ornata* из карьера Лоде, он предложил трактовку строения орбито-носовой области рыб этого вида, при которой гипофизное отверстие отсутствовало. Экземпляры к работам Л.И. Новицкой были также изучены автором этой статьи, принимающим точку зрения, согласно которой гипофизное отверстие и канал в орбито-носовой области антиарх не были развиты [12]. Носовые мешки у *Asterolepis* Л.И. Новицкая [4] располагает под ростральной костью. Э.В. Лукшевич размещает относительно маленькие носовые мешки внутри rostrale, детальное строение которого им было изучено и описано. Также как и на реконструкции Г. Янга у ботриолеписов, он заключил носовые мешки в ринокапсулярный хрящ.

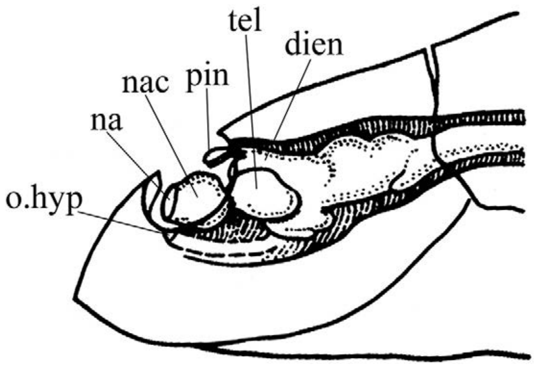

Рис. 5. Реконструкция органа обоняния и мозга *Asterolepis ornata* Eichwald, предложенная Л.И. Новицкой [4, рис. 1 Ж]. Условные обозначения см. в тексте.

Fig. 5. L.A. Novitskaya's reconstruction of the olfactory system and brain of *Asterolepis ornata* Eichwald [4, fig. 1 Ж]. See the text for abbreviations.

Учитывая компактное расположение ноздрей, глаз и пинеального органа у антиарх, Л.И. Новицкая указала на то, что носовые мешки должны были вплотную подходить к переднему отделу головного мозга (telencephalon), который помещался ниже, чем промежуточный (diencephalon), поскольку другого места для diencephalon нет. Отросток эпифиза на реконструкции Л.И. Новицкой показан коротким, поэтому и diencephalon расположен под пинеальной костью. По её мнению, в голове антиарх нет места также и для ольфакторных трактов (tracti olfactorii), то есть они отсутствовали (рис. 5), что сближает антиарх с непарноноздревыми позвоночными.

Э. Лукшевич на реконструкции внутреннего строения головы *A. ornata* указывает на то, что место для небольших tracti olfactorii в голове антиарх всё-таки было [10, fig. 8; 11, fig. 7]. Канал для отростка эпифиза промежуточного отдела головного мозга реконструирован и направлен вперёд и вверх (дорсально), что, по-видимому, предполагает положение diencephalon под пинеальной костью. Рядом с эпифизом показано отхождение зрительного нерва. Однако из реконструкции Э. Лукшевича остаётся непонятным взаимное расположение telencephalon, который связан с носовыми мешками через ольфакторные тракты, и diencephalon, несущим эпифиз и зрительные нервы.

М. Жу и Ф. Жанвье [20] на реконструкции внутренних структур головы у *M. lirouyii* показали положение заднего и продолговатого отделов головного мозга (metencephalon и myelencephalon соответственно), располагая их в отико-окципитальном отделе эндокрания, позади парных поднятий, соответствующих ямкам на внутренней стороне postpineale черепной крыши. Эти парные поднятия на дорсальной стороне эндокрания М. Жу и Ф. Жанвье связывают с глазными мускулами (внешние косые глазные мышцы), а не с пинеальным комплексом. В продолговатом мозге *M. lirouyii* они показывают fossa romboidea.

Обсуждение. Несмотря на расхождения во взглядах на присутствие гипофизного отверстия и канала у антиарх и об их принадлежности ветви цефаласпидоморфных позвоночных, некоторые особенности предлагавшихся реконструкций обонятельной системы и головного мозга [4] заслуживают внимания и могут быть положены в основу дальнейших попыток реконструировать внутреннее строение головы антиарх. Среди них сближенность обонятельных мешков с передним отделом головного мозга и отсутствие ольфакторных трактов. У некоторых видов современных пластинчатожаберных рыб (Elasmobranchii), а также у амфибий обонятельные луковицы (bulbus olfactorius) прирастают к ростральной стенке полушарий telencephalon [6, с. 197]. Исходя из компактности органов в орбито-носовой области головы, нельзя исключать, что и у антиарх могло произойти подобное, а именно срастание обонятельных луковиц с передним отделом головного мозга. При этом обонятельные тракты у них отсутствовали, как это предполагалось в реконструкции, предложенной Л.И. Новицкой.

В головном мозге антиарх telencephalon мог располагаться и перед diencephalon, а не ниже его. Такое расположение отделов, например, предполагалось Э. Стенше [14] у *M. rapheidolabis* (рис. 3). При этом ножка эпифиза в головном мозге антиарх могла быть не короткой, а удлинённой, как это наблюдается у некоторых современных хрящевых рыб с эпифизом, вытянутым за передний край переднего мозга, и как это реконструируется Э. Стенше у макропеталихтиса [14]. Подобное строение эпифиза позволяет расположить на реконструкции головы антиарх diencephalon более сдвинутым назад, позади telencephalon, а не над ним.

Исходя из перечисленного выше, в этой работе предлагается вариант реконструкции обонятельной системы и головного мозга антиарх, при котором парные обонятельные луковицы (b.olf) были сближены (срастались) с передней стенкой переднего отдела мозга, отсутствовали ольфакторные тракты, telencephalon располагался перед diencephalon, как это реконструируется для других плакодерм. При этом отросток эпифиза был удлинённым (**рис. 6**). От diencephalon отходили зрительные нервы (n. opticus, II; tr.opt), показанные на реконструкции *A. ornata*, предложенной Э.В. Лукшевичем. Позади промежуточного отдела располагались средний, мозжечок и продолговатый головной мозг с fossa romboidea (f. romb), реконструированные у антиарх М. Жу и Ф. Жанвье. От продолговатого отдела отходили языкоглоточные нервы (n. glossopharyngeus, IX; tr.gl). Этот нерв входил в канал, расположенный в заднебоковом углу отико-окципитального углубления черепной крыши на внутренней стороне paranuchale. По предположению Э. Стенше [15] по каналу проходил, возможно, боковой нерв. В.Н. Каратаюте-Талимаа [2] указывала на то, что канал заключал постотикальный боковой нерв. Учитывая его расположение в черепной крыше и определения этих исследователей, автором [12] предполагалось, что по каналу проходил языкоглоточный нерв, который в голове рыб отходит позади слухового нерва (n. acusticus, VIII). Именно так он определяется на реконструкции, предложенной в настоящей работе.

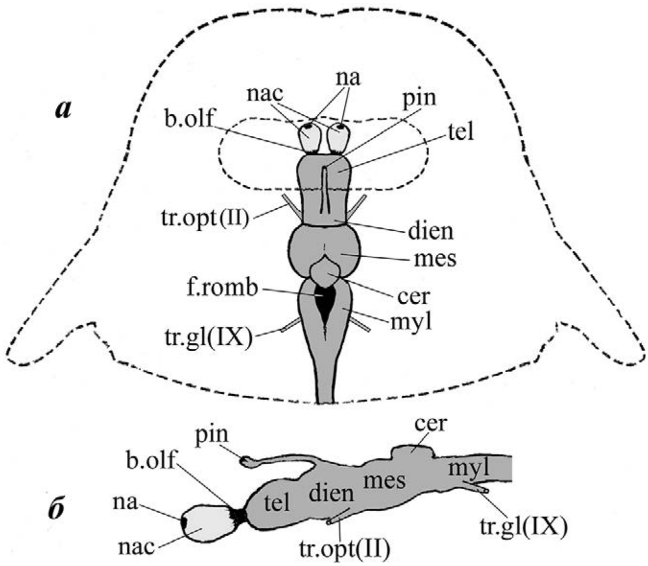

Рис. 6. Гипотетическая реконструкция головного мозга антиарх (на примере *Asterolepis*), предлагаемая в настоящей работе: *а*– вид со спинной стороны головы, контуры черепной крыши и орбито-носовой вырезки показаны пунктиром; *б* – вид сбоку. Условные обозначения см. в тексте.

Fig. 6. A hypothetical reconstruction of the brain in antiarchs (using the example of *Asterolepis*), proposed in the present article: *а*– dorsal view, the contours of the head shield and orbito-nasal fenestra are dotted; *б* – lateral view. See the text for abbreviations.

Значение парных поднятий на дорсальной стороне отико-окципитального отдела эндокрания под заднепинеальной костью (postpineale), расположенных на предлагаемой реконструкции над промежуточным отделом мозга соответственно, остаётся неясным. Нельзя исключать, что они были связаны с пинеальным комплексом, как это предполагалось исследователями ранее (например, [13, fig. 6]), т.е. с промежуточным отделом мозга, а не с глазной мускулатурой.

Как отмечалось выше, носовые мешки у рыб рода *Asterolepis* располагались в ростральной кости, что было реконструировано Э.В. Лукшевичем [10, 11]. Учитывая новые реконструкции внешнего вида *B. canadensis* [7, fig. 2], весьма вероятно, что такое же положение носовых мешков было и у представителей рода *Bothriolepis*. Это позволяет вернуться к интерпретации У. Паттена [13] о положении ольфакторных органов у ботриолеписов в ветвях ростральной (этмоидной) кости, предложенной им ещё в начале XX в. На то, что положение носовых мешков должно быть сходным у *Asterolepis, Bothriolepis* и *Remigolepis*, указывала и Л.И. Новицкая [4, с. 1248]. По всей видимости, в дальнейшем реконструкции Э. Стенше и Г. Янга о положении носовых капсул в голове *Bothriolepis* должны быть пересмотрены, для чего также требуется детальное изучение орбито-носовой области черепа ботриолеписов и других антиарх.

Благодарности и источники финансирования. Исследование выполнено в рамках государственного задания Музея землеведения МГУ имени М.В. Ломоносова, научная тема № АААА-А16-116042010088-5 «Эволюция геодинамических обстановок и глобальные природные процессы».

ЛИТЕРАТУРА

1. *Борисяк А.* Курс палеонтологии. Часть II: Позвоночные. М.: Издание М. и С. Сабашниковых, 1906. 394 с.

2. *Каратаюте-Талимаа В.Н.* Род *Asterolepis* из девонских отложений Русской платформы // Вопросы геологии Литвы. Вильнюс: Ин-т геол. геогр., 1963. С. 65–224.

3. *Лярская Л.А.* Панцирные рыбы девона Прибалтики: Asterolepididae. Рига: Зинатне, 1981. 152 с.

4. *Новицкая Л.И.* Новые данные о строении и систематическом положении антиарх (Antiarchi) // Докл. АН СССР. 1986, Т. 286. № 5. С. 1245–1249.

5. *Новицкая Л.И., Каратаюте-Талимаа В.Н.* Тип онтогенеза как критерий в реконструкциях филогенетических связей низших позвоночных // Палеонтологический журнал. 1989. № 1. С. 3–16.

6. *Савельев С.В.* Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных. М.: ГЭОТАР-МЕД, 2001. 272 с.

7. *Béchard I., Arsenault F., Cloutier R., Kerr J.* The Devonian placoderm fish *Bothriolepis canadensis* revisited with three-dimensional digital imagery // Palaeontologia Electronica. 2014. Vol. 17, Issue 1.2A. 19 p.

8. *Goodrich E.S.* Studies on the structure and development of Vertebrates. L. Macmillan and Co, 1930. XXX+837 p.

9. *Gross W. Gemuendina stuertzi* Traquair. Neuuntersuchung // Notizbl. Hess. Landesamt. Bodenf. 1963. Bd 91. S. 36–73.

10. *Lukševičs E.* Structure of the orbitonasal cavity in *Asterolepis ornata* Eichwald. Part 1 // Latvijas Ģeol. vēstis. 1999. № 7. P. 12–18.

11. *Lukševičs E.* The orbito-nasal area of *Asterolepis ornata*, a Middle Devonian placoderm fish // J. of Vertebrate Paleontology. 2001. V. 21, № 4. P. 687–692.

12. *Moloshnikov S.V.* Devonian antiarchs (Pisces, Antiarchi) from Central and Southern European Russia // Paleontological J. 2008. V. 42, № 7. P. 691–773.

13. *Patten W.* New facts concerning *Bothriolepis* // Biol. Bull. Marine Biol. Labor. 1904. V. 7, № 2. P. 113–124.

14. *Stensiö E.A.* On the head of the macropetalichthyids with certain remarks on the head of the other arthrodires // Publication of Field Museum of Natural History. Publ. 232. Geol. Series. 1925. V. IV,№ 4. P. 87–197.

15. *Stensiö E.* On the Placodermi of the Upper Devonian of East Greenland. II. Antiarchi: subfamily Bothriolepinae // Palaeozool. Groenl. 1948. Bd 2. 622 p.

16. *Stensiö E.* Arthrodires // Traité de Paléontologie. J. Piveteau (Ed.). Paris, 1969. P: 71–692.

17. *Woodward A.S.* Outlines of Vertebrate Palaeontology for Students of Zoology. Cambridge: University Press, 1898. 470 p.

18. *Young G.C.* Reconstruction of the jaws and braincase in the Devonian placoderm fish *Bothriolepis* // Palaeontology. 1984. V. 27, Part 3. P. 635–661.

19. *Zhu M., Ahlberg P.E., Pan Zh. et al.* A Silurian maxillate placoderm illuminates jaw evolution // Science. 2016. V. 354, Issue 6310. P. 334–336.

20. *Zhu M., Janvier P.* A small antiarch, *Minicrania lirouyii* gen. et sp. nov., from the Early Devonian of Qujing, Yunnan (China), with remarks on antiarch phylogeny // J. of Vertebrate Paleontology. 1996. V. 16, № 1. P. 1–15.

REFERENCES

1. Borisyak, A., *Course of Palaeontology. Part II: Vertebrates* (Moscow: Izdanie M. and S. Sabashnikovikh, 1906) (in Russian).

2. Karatayute-Talimaa, V.N., “Genus Asterolepis from the Devonian deposits of the Russian platform”, *Problems of the geology of Lithuania* (Vilnius: Inst. Geol. Geograph., 1963) (in Russian).

3. Lyarskaya, L.A., *Devonian Placoderms of Baltic States: Asterolepididae* (Riga, Zinatne, 1981) (in Russian).

4. Novitskaya, L.I., "New data on the structure and systematic position of the antiarchs (Antiarchi)", *Transactions (Doklady) of the USSR Academy of Sciences. Earth Science Sections. Paleontology* **286**, 218–221 (1986).

5. Novitskaya, L.I., Karatayute-Talimaa, V.N., "Type of ontogeny as a criterion in phylogenetic reconstructions of lower vertebrates", *Paleontologicheskii Zhurnal* **1**, 3–16 (1989) (in Russian).

6. Saveliev, S.V., *Comparative anatomy of the vertebrate nervous system* (Moscow, GEOTAR-MED, 2001) (in Russian).

7. Béchard, I., Arsenault, F., Cloutier, R., Kerr, J., "The Devonian placoderm fish Bothriolepis canadensis revisited with three-dimensional digital imagery", *Palaeontologia Electronica* **17** (1.2A), 19 p. (2014).

8. Goodrich, E.S., "Vertebrata Craniata (First Fascicle: Cyclostomes and Fishes)", *A Treatise on Zoology* **9** (London: Adam and Charles Black, 1909).

9. Gross, W., "*Gemuendina stuertzi* Traquair. Neuuntersuchung", *Notizbl. Hess. Landesamt. Bodenf.* **91**, 36–73 (1963).

10. Lukševičs, E., "Structure of the orbitonasal cavity in *Asterolepis ornata* Eichwald. Part 1", *Latvijas Ģeol. vēstis.* **7**, 12–18 (1999).

11. Lukševičs, E., "The orbito-nasal area of Asterolepis ornata, a Middle Devonian placoderm fish", *J. of Vertebrate Paleontology* **24** (4), 687–692 (2001).

12. Moloshnikov, S.V., "Devonian antiarchs (Pisces, Antiarchi) from Central and Southern European Russia", *Paleontological J.* **42** (7), 691–773 (2008), doi: 10.1134/S0031030108070010.

13. Patten, W., "New facts concerning *Bothriolepis*", *The Biological Bull., Marine Biology Laboratory* **7** (2), 113–124 (1904).

14. Stensiö, E.A., "On the head of the macropetalichthyids with certain remarks on the head of the other arthrodires", *Publication of Field Museum of Natural History. Publ. 232. Geol. Series* **4** (4), 87–197 (1925).

15. Stensiö, E., "On the Placodermi of the Upper Devonian of East Greenland. II. Antiarchi: subfamily Bothriolepinae", *Palaeozoologica Groenlandica* **2**, (København, 1948).

16. Stensiö, E., "Arthrodires", *Traité de Paléontologie* (Paris, 1969).

17. Woodward, A.S., *Outlines of Vertebrate Palaeontology for Students of Zoology* (Cambridge, University Press, 1898).

18. Young, G.C., "Reconstruction of the jaws and braincase in the Devonian placoderm fish *Bothriolepis*", *Palaeontology* **27** (3), 635–661 (1984).

19. Zhu, M., Ahlberg, P.E., Pan, Zh., et al., "A Silurian maxillate placoderm illuminates jaw evolution", *Science* **354** (6310), 334–336 (2016), doi: 10.1126/science.aah3764.

20. Zhu, M., Janvier, P., "A small antiarch, *Minicrania lirouyii* gen. et sp. nov., from the Early Devonian of Qujing, Yunnan (China), with remarks on antiarch phylogeny", *J. of Vertebrate Paleontology* **16** (1), 1–15 (1996).