

Санкт-Петербургский государственный университет

КУЗЬМИН Иван Тимурович

Выпускная квалификационная работа

Строение и эволюция мозгового отдела черепа крокодилов (Archosauria: Crocodylia)

Уровень образования: аспирантура

Направление *06.06.01 «Биология»*

Основная образовательная программа *МК.3015 «Биоразнообразии»*

Научный руководитель:

доцент кафедры зоологии
позвоночных СПбГУ,
д.б.н. Скучас Павел Петрович

Рецензент: профессор РАН,
заведующий лабораторией
териологии ЗИН РАН,
д.б.н. Аверьянов Александр
Олегович

Санкт-Петербург

2021

Оглавление

1. ВВЕДЕНИЕ.....	3
2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	4
2.1 Сокращения институтов	4
2.2 Материалы	4
2.3 Методы.....	5
2.4 Филогенетические концепции	6
2.5 Терминология.....	8
3. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	9
4. РЕЗУЛЬТАТЫ	11
4.1 Мозговая коробка современных крокодилов: общие данные	11
4.2 Основные черты строения мозговой коробки современных крокодилов.....	13
4.3 Боковая клиновидная кость (Laterosphenoideum)	20
4.4 Переднеушная кость (Prooticum).....	23
4.5 Ушнозатылочная кость (Otoccipitale).....	26
4.6 Верхнезатылочная кость (Supraoccipitale).....	32
4.7 Парабазисфеноид (Parabasisphenoideum).....	35
4.8 Основная затылочная кость (Basioccipitale).....	38
4.9 Квадратная кость (Quadratum).....	41
5. ОБСУЖДЕНИЕ	44
5.1 Сравнение анатомии мозговых коробок современных крокодилов: выявление новых признаков, потенциально информативных для филогенетического анализа	44
5.2 Evo-devo гипотезы о строении мозговой коробки Crocodylomorpha.....	50
6. ВЫВОДЫ	56
7. БЛАГОДАРНОСТИ	57
8. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	58
9. ТАБЛИЦЫ.....	66
ПРИЛОЖЕНИЕ 1.....	73

1. ВВЕДЕНИЕ

По различным взглядам на систематику, современные крокодилы включают от 23 до 28 видов полуводных хищников-засадчиков из Африки, Азии, Австралии и обеих Америк (McAliley et al., 2006; Hekkala et al., 2011; Oaks, 2011; Shirley et al., 2014; Grigg, Kirshner, 2015; Murray et al., 2019). Они являются единственной выжившей ветвью клады *Crocodylomorpha*, представители которой в прошлом были экологически и таксономически очень разнообразны и включали полностью морские (*Thalattosuchia*, *Dyrosauridae*), полуводные (большинство *Neosuchia*) и наземные формы (*Notosuchia*, *Protosuchidae*, *Shartegosuchidae*, *Planocraniidae*) (Clark, 1986, 1994; Walker, 1990; Nesbitt, 2011). Крокодилomorфы появились в конце триаса и были единственными представителями псевдозухийевой («крокодилъей») ветви архозавров, пережившими вымирание в конце триаса (Nesbitt, 2011). Крокодилы (*Crocodylia*), наряду с их ближайшим ныне живущим сестринским таксоном – птицами (*Aves*), являются двумя современными ветвями архозавров.

Сильно модифицированный акинетичный череп является «визитной карточкой» современных крокодилов и их вымерших родственников (Iordansky, 1973; Langston, 1973; Pol et al., 2013). Консолидация мозговой коробки, неба, и затылочной части черепа являются ключевыми преобразованиями, произошедшими в течение эволюции крокодилomorф и связанными с увеличением силы смыкания челюстей (Langston, 1973; Erickson et al., 2012; Pol et al., 2013). Эти преобразования черепа происходили одновременно с ранней диверсификацией крокодилomorф в позднем триасе-ранней юре и были связаны с экологическим и эволюционным успехом представителей клады (Walker, 1990; Pol et al., 2013; Leardi et al., 2017, 2020). Таким образом, анатомия мозговой коробки имеет ключевое значение для понимания эволюции и биологии крокодилов и их вымерших родственников.

Различные аспекты строения мозговой коробки крокодилов были изучены за последние три столетия (Cuvier, 1824; Owen, 1850; Brühl, 1862; Miall, 1878; Kälin, 1955; Müller, 1967; Iordansky, 1973; Langston, 1973; Walker, 1990; Brochu, 1999; Holliday, Witmer, 2009; Dufeau, Witmer, 2015). Несмотря на большое количество предшествующих исследований, комплексного и всестороннего описания анатомии мозговой коробки крокодилов до сих пор не было сделано. Кроме того, номенклатура элементов мозговой коробки является сложной, запутанной и противоречивой во многих опубликованных работах (например, Owen, 1850; Iordansky, 1973; Busbey, Gow, 1984; Clark, 1986; Walker, 1990; Wu, Chatterjee, 1993; Dufeau, Witmer, 2015; Leardi et al., 2017, 2020; см. Таблица 2). Терминологическая нестабильность усложняет исследование и сравнение сложных структур нейрокраниума крокодилomorф. Это отражается в коротких и поверхностных описаниях мозговой коробки большинства вымерших крокодилomorф, неточных и ошибочных определениях отдельных анатомических структур, а также в недостаточном включении признаков нейрокраниума в существующие филогенетические анализы группы (см. Таблица 2 и Обсуждение).

Применение передовых методов из арсенала современных анатомов и палеонтологов, таких как компьютерная томография (КТ) и трехмерное моделирование, позволяет детально изучать сложные анатомические структуры и сравнивать их у различных современных и ископаемых таксонов (Witmer et al., 2008). Кроме того, исследование индивидуального развития современных таксонов позволяет выявлять важные эволюционные преобразования в пределах клады, отражающиеся в эмбриогенезе (например, Klembara, Welman, 2009).

Целью данного исследования является подробное описание строения мозговой коробки и сопутствующих мягких органов (черепно-мозговых нервов и сосудов, пневматических полостей) современных крокодилов, а также выявление ключевых преобразований в развитии и эволюции нейрокраниума крокодиломорф.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

- сделать подробные трехмерные модели отдельных костей мозговой коробки основных представителей Crocodylia на основании данных компьютерной томографии;
- сделать подробное морфологическое описание элементов мозговой коробки Crocodylia на основании изученного скелетного материала и компьютерных трехмерных моделей;
- изучить процессы индивидуального развития элементов мозговой коробки современных Crocodylia на основании доступных источников (литературы, данных КТ);
- изучить строение мозговой коробки ископаемых Crocodylomorpha, сопоставить эти данные с информацией об эмбриогенезе современных Crocodylia, и выявить эволюционные преобразования в строении и развитии мозговой коробки крокодиломорф.

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Сокращения институтов

DVZ M, морфологическая коллекция кафедры зоологии позвоночных, Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия; ENS R, Европейский центр синхротронных исследований (ESRF) Гренобль, Франция; FMNH, Полевой музей естественной истории, Чикаго, Иллинойс, США; LFAC, Европейский центр синхротронных исследований (ESRF) Гренобль, Франция; MB.R., Музей естествознания, Берлин, Германия; OUVC, коллекция позвоночных университета Огайо, Афины, Огайо, США; PIN, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия; RVC-JRH, коллекция John R. Hutchinson, Королевский ветеринарный колледж, Университет Лондона, Лондон, Великобритания; TMM, Техасский мемориальный музей, Техасский университет в Остине, Остин, Техас, США; UF, Флоридский университет, Флоридский музей естественной истории, Гейнсвилл, Флорида, США; ZIN, Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; ZMMU MSU R, Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия.

2.2 Материалы

В ходе исследования было изучено строение мозговой коробки 75 особей (см. Приложение 1). Выборка включает все 9 современных родов (*Alligator*, *Caiman*, *Crocodylus*, *Gavialis*, *Mecistops*, *Melanosuchus*, *Osteolaemus*, *Paleosuchus* и *Tomistoma*) и 18 видов, охватывая большую часть разнообразия современных Crocodylia (Рис. 1 и 2). Большинство исследованных видов представлено как минимум 2 экземплярами (до 20 для отдельных таксонов), что позволяет судить о внутривидовой изменчивости описываемых признаков. *Alligator mississippiensis*, *Caiman crocodilus*, *Crocodylus niloticus*, *Osteolaemus tetraspis* и *Paleosuchus palpebrosus* представлены эмбрионами, новорожденными и ювенильными особями, что позволяет оценивать онтогенетическую изменчивость исследуемых структур. В ходе работы не было использовано или убито в эксперименте ни одного живого животного.

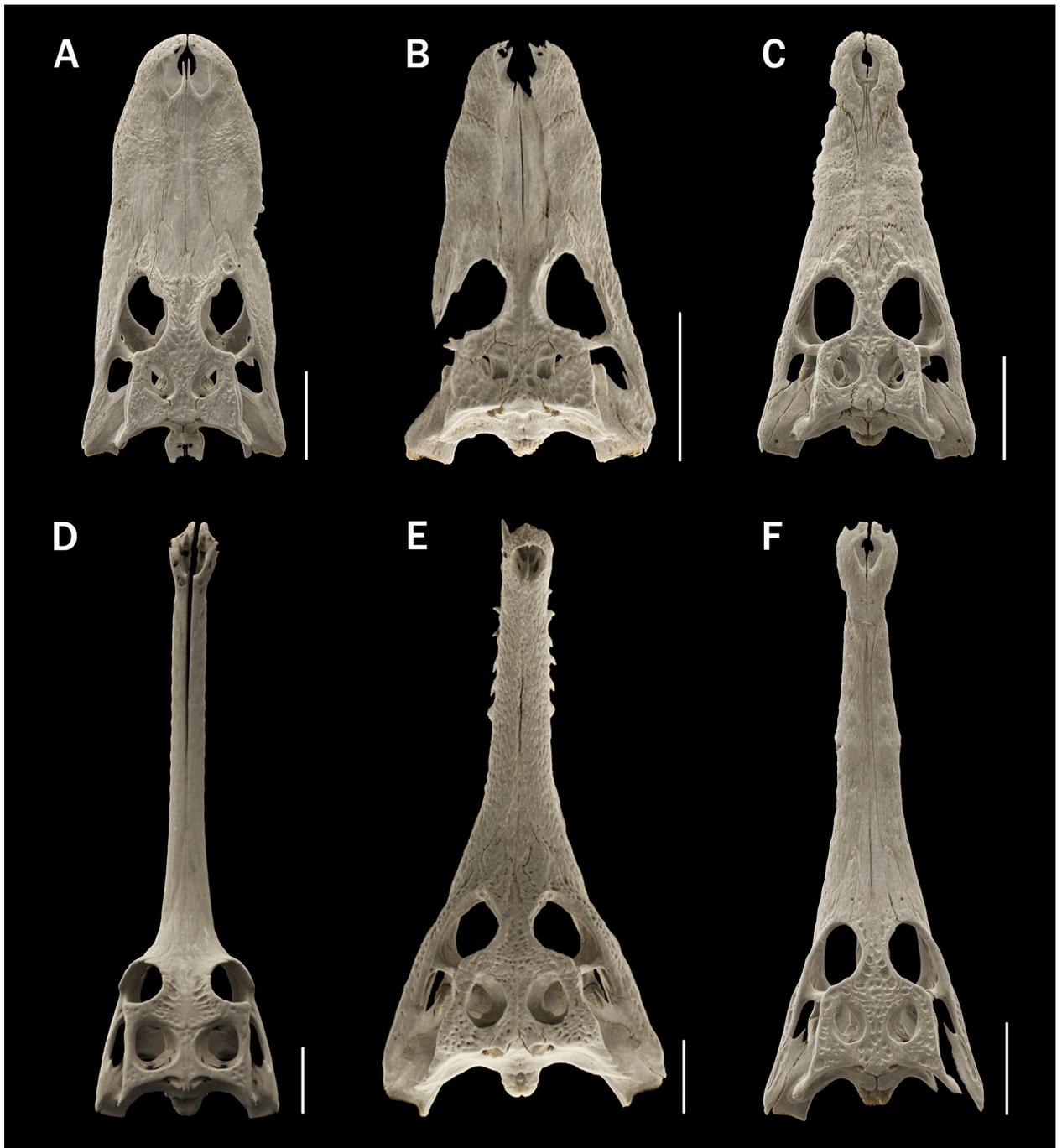


РИСУНОК 1 Фотореалистичные изображения 3D моделей черепов крокодилов, использованных в данном исследовании, вид сверху. А, *Alligator mississippiensis* (DVZ M 4/13); В, *Caiman yacare* (ZMMU MSU R-6967); С, *Crocodylus novaeguineae* (DVZ M 9/13); D, *Gavialis gangeticus* (ZIN 7249); E, *Tomistoma schlegelii* (ZMMU MSU R-13859); F, *Mecistops cataphractus* (DVZ M 6/13). Линейки равняются 5 см.

2.3 Методы

Анатомия мозговой коробки крокодилов была изучена при помощи двух основных методов: сравнительно-анатомического остеологического исследования целых и разрозненных черепов, а также КТ сканирования и 3D моделирования. В ходе

исследования черепа нескольких особей, относящихся к 9 современным видам, были отсканированы на медицинском компьютерном томографе или микротомографе (Рис. 1 и Таблица 1). Данные КТ и КТ с высоким разрешением были получены в медицинских центрах Санкт-Петербурга (томограф Toshiba Aquilon 64) и Москвы (томограф Philips iCT). Микротомография (микроКТ) была проведена в ресурсном центре «Рентгенодифракционные методы исследования» Санкт-Петербургского государственного университета с использованием микротомографа Skyscan 1172. Параметры сканирования образцов представлены в Таблице 1.

Остальная часть выборки включает КТ и микроКТ данные черепов современных крокодилов, доступные онлайн или по запросу на следующих репозиториях: Digimorph (<http://digimorph.org/>), OSF CrocBase (osf.io/6zamj), ESRF database (<http://paleo.esrf.fr/>), Dryad (<https://doi.org/10.5061/dryad.mt64k>) и Morphosource (<https://www.morphosource.org/>) (Приложение 1). Эти данные были загружены и исследованы на персональном ПК или исследованы непосредственно на сайте репозитория с помощью инструментов, предлагаемых на соответствующем сайте.

Данные КТ были импортированы в специальную программу для визуализации Amira 6.3.0 (FEI-VSG Company) и отсегментированы вручную с помощью инструментов «Кисть», «Лассо», и «Волшебная палочка». Все измерения проводились на полученных в ходе сегментации 3D моделях в программе Amira 6.3.0. Фотореалистичные 3D модели (Рис. 1) были получены с использованием программы Cinematic Rendering Syngo.via VB20 software (SIEMENS Healthineers). В ходе данного исследования не проводилось вскрытий животных; все данные о мягких тканях и органах были получены при изучении данных КТ и литературных источников. Аспекты индивидуального развития крокодилов были изучены с помощью анализа литературных источников и данных КТ и микроКТ разновозрастных особей.

2.4 Филогенетические концепции

Термины «Crocodylia», «крокодил»/«крокодилы» и их производные в контексте данного исследования относятся к кроновой группе, которая включает последнего общего предка *Gavialis gangeticus*, *Crocodylus niloticus* и *Alligator mississippiensis* и всех его потомков (Brochu, 1999, 2003) (Рис. 2). Разнообразие современных крокодилов подразделяется на 3 основные клады: Alligatoridae, Crocodylidae и Gavialidae (Benton, Clark, 1988; Brochu, 1999, 2003). Родственные отношения в пределах Crocodylia на сегодняшний день остаются тематикой продолжительных споров, ключевое место в которых занимает положение в системе гангского гавиала *Gavialis gangeticus* (Рис. 2). Большинство анализов на основе морфологических признаков выявляют *Gavialis* и его ближайших родственников (Gavialidae) в качестве наиболее базальной клады в пределах Crocodylia, имеющей дальнейшее родство к остальным современным крокодилам (клада Brevirostres) (Norell, 1989; Tarsitano et al., 1989; Brochu, 1997, 1999, 2003; Brochu, Storrs, 2012; Narváez et al., 2015). В то же время, молекулярные филогенетические анализы стабильно выявляют кладу из двух длиннорылых современных крокодилов – гангского гавиала *G. gangeticus* и ложного индонезийского гавиала *Tomistoma schlegelii* (Densmore, 1983; Gatesy et al., 2003; Janke et al., 2005; Oaks, 2011). В рамках этой гипотезы *Gavialis*, *Tomistoma* и традиционные представители Crocodylidae (рода *Crocodylus*, *Osteolaemus*, *Mecistops*) формируют единую кладу (Longirostres), а представители Alligatoridae являются наиболее базальными в системе (Harshman et al., 2003) (Рис. 2). Незавершенное филогенетическое положение *Gavialis* влияет на понимание эволюции, дивергенции, происхождения, а также систематики и таксономии Crocodylia (Brochu, 1997, 1999, 2003). Недавно сходная гипотеза (с выявлением клады Longirostres) была поддержана

геометрическим морфометрическим анализом мозговой коробки крокодилов (Gold et al., 2014), Байесовским анализом с датированием таксонов (Lee, Yates, 2018) и парсимоническим анализом морфологических данных с применением ограничивающих параметров (Iijima, Kobayashi, 2019). Тем не менее, до появления более убедительно доказанной консенсусной гипотезы родственных связей в пределах Crocodylia, в данной работе используется более традиционные в данной области филогенетические определения терминов «Gavialidae»/«гавиалиды», «Crocodylidae»/«крокодилиды» и «Alligatoridae»/«аллигаториды», предложенные К. Брошу (Brochu, 1999, 2003) на основании морфологических данных.

В данном исследовании Crocodylomorpha рассматривается в качестве монофилетического таксона, включающего современных крокодилов и все таксоны более родственные им, нежели другим группам псевдозуихевых архозавров (Nesbitt, 2011; Leardi et al., 2017). Базальные (non-crocodyliform) крокодилomorфы являются парафилетической группой в отличие от монофилетического таксона Crocodyliformes (Clark et al., 2004; Nesbitt, 2011; Leardi et al., 2017, 2020). Среди крокодилomorф талаттозухии (Thalattosuchia) имеют неразрешенное филогенетическое положение и, в зависимости от результатов анализа, рассматриваются как базальные крокодилomorфы, базальные крокодилиформы, или как продвинутые крокодилиформы в пределах клады Neosuchia (Benton, Clark, 1988; Wilberg, 2015; Herrera et al., 2018; Leardi et al., 2020). В данном исследовании я придерживаюсь взглядов из работы Wilberg (2015) и считаю талаттозухий группой относительно базальных крокодилomorф, лежащих за пределами клады Crocodyliformes.

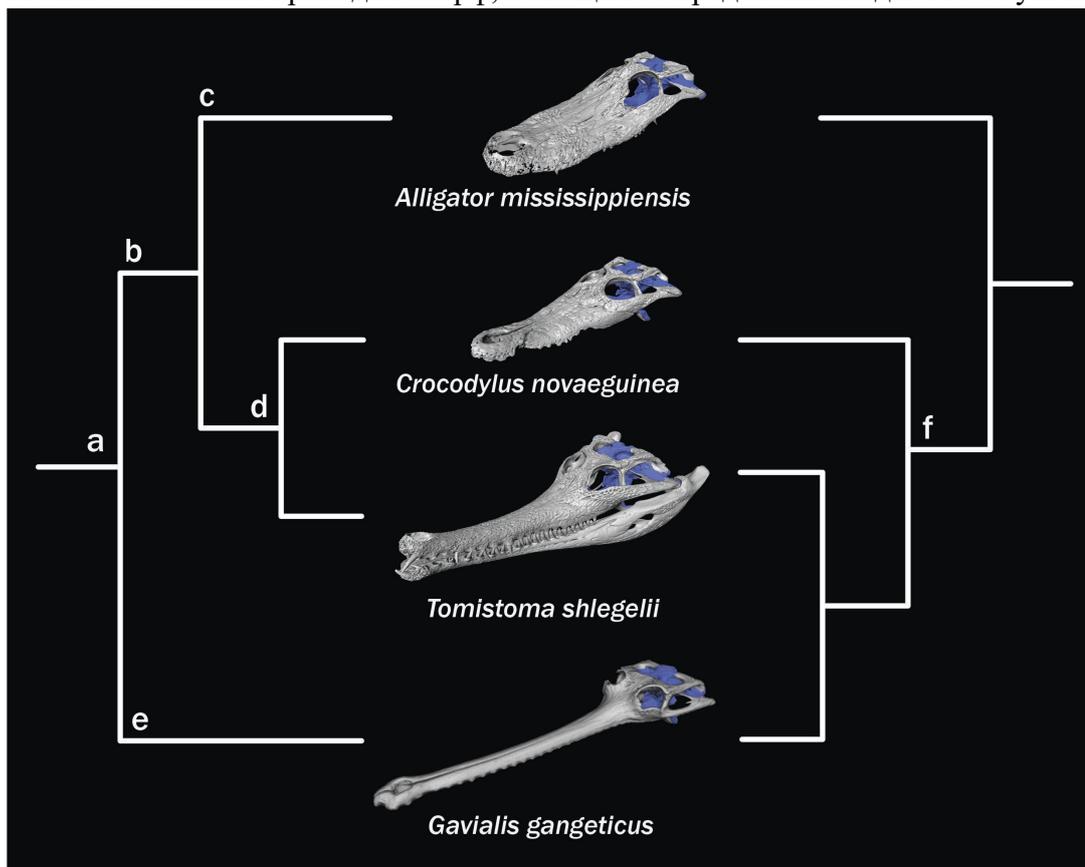


РИСУНОК 2 Концепции родственных связей современных крокодилов. Ключевые таксоны, использованные в данном исследовании, иллюстрируют две основных филогенетических гипотезы (левая – традиционная морфологическая, правая – молекулярная); мозговая коробка показана фиолетовым цветом. а, Crocodylia; б, Brevirostres; с, Alligatoridae; д, Crocodylidae; е, Gavialidae; ф, Longirostres. Череп не в масштабе.

2.5 Терминология

В рамках данного исследования мной была проведена ревизия номенклатуры и терминологии костей мозговой коробки крокодилморф и предложена обновленная система названий для различных структур (Таблица 2). Конечной целью моего подхода к выбору терминов было создание анатомической номенклатуры мозговой коробки крокодилов, которая (1) будет четкой и унифицированной по множеству опубликованных источников, (2) будет подчеркивать гомологичность структур и способствовать морфологическому сравнению таксонов как в пределах *Crocodylomorpha*, так и среди *Archosauriformes*, и в целом в пределах *Diapsida*, и (3) будет современной и не будет включать популярные исторические термины, которые подразумевают ложную гомологию. В рамках работы я придерживался строго филогенетического подхода к термину «гомология», при котором гомологичными структурами у разных таксонов считаются те, что унаследованы от их последнего общего предка.

Остеологическая терминология соответствует таковой из работ Iordansky (1973), Clark (1986), Walker (1990), Brochu (1999) и Holliday, Witmer (2009). Кроме того, для некоторых структур были предложены новые названия (Таблица 2). В работе использованы традиционные «Ромеровские» термины, обозначающие направления (“передний”/“anterior”, “задний”/“posterior”, “дорсальный”/“dorsal”, “вентральный”/“ventral”), а не их ветеринарные аналоги (“rostral”, “caudal”, “superior”, “inferior”). Однако некоторые термины взяты из предыдущих работ в их первоначальной форме (anterior superior и inferior processes переднеушной кости).

В работе используются возрастные категории (новорожденный, ювенильный, взрослый), которые удобны для целей описания. В рамках данного исследования категория «новорожденный» соответствует особям после вылупления и до нескольких первых месяцев жизни. Категория «ювенильный» относится к особям возрастом от нескольких месяцев до 1-2 лет. Примерно в это время в черепе крокодилов происходят значительные перестройки (краниальный метаморфоз по Tarsitano, 1985), в ходе которых он приобретает строение, характерное для взрослых особей.

Наиболее сложной и запутанной является номенклатура паратимпанической системы пневматических полостей (Таблица 2). В целом предложенная мной в данном исследовании терминология сходна с таковой из работ Owen (1850), Müller (1967), Walker (1990) и Dufeau, Witmer (2015). В работе не используются термины, заимствованные в XIX и XX веках анатомами и палеонтологами из номенклатуры млекопитающих (mastoid antrum, Эвстахиевы трубы/Eustachian canal) и птиц (anterior, posterior, dorsal/superior recesses). Недавние исследования показывают, что среднее ухо млекопитающих и диапсид образовалось независимо в ходе эволюции (Thompson, Tucker, 2013; Kitazawa et al., 2015; Tucker, 2017). Кроме того, последний общий предок птиц и крокодилов не имел системы сложных пневматических полостей в мозговой коробке, что свидетельствует о негомологичности этих полостей у современных представителей этих двух ветвей (Gower, Weber, 1998; Gower, 2002; Nesbitt, 2011; Sobral et al., 2016).

3. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Данное исследование основано не только на личном опыте автора в изучении мозгового отдела черепа современных крокодилов и ископаемых крокодилomorф, но и во многом на огромном количестве литературы по данной теме, накопленной за три последних столетия. В настоящем разделе приводится краткий обзор источников, использованных при написании работы.

Исследования черепа крокодилов берут истоки в работах классических анатомов и палеонтологов XIX и первой половины XX столетия. Ж. Кювье (Cuvier, 1824) и Р. Оуэн (Owen, 1850) были одними из первых исследователей, которые описали некоторые аспекты строения мозговой коробки современных крокодилов. Остеология черепа крокодилов была более детально описана и проиллюстрирована в последующих публикациях (Brühl, 1862; Miall, 1878; Kälin, 1933, 1955). Одной из ключевых работ по данной тематике остается монография Н.Н. Иорданского (Iordansky, 1973), который суммировал результаты предшествующих исследователей и впервые детально описал строение черепа различных современных крокодилов. Огромный вклад в изучение нейроанатомии современных и ископаемых крокодилomorф внесли работы А. Волкера (Walker, 1972, 1990). Значение этих работ сложно переоценить – на сегодняшний день монография Волкера 1990 года, посвященная строению скелета ископаемого крокодилomorфа *Sphenosuchus acutus* из южноафриканской формации Эллиот и его сравнению с различными диапсидами, является самым детальным описанием нейрокраниальной анатомии крокодилomorф. Мое исследование во многом основано и вдохновлено работами А. Волкера. Таким образом, остеологическая номенклатура костей мозговой коробки в данной работе основана на Miall (1878), Kälin (1933), Iordansky (1973) и Walker (1990) (Таблица 2).

Следующим важным этапом в понимании строения и эволюции мозговой коробки современных и ископаемых крокодилomorф являются работы Дж. Кларка (Clark, 1986, 1994; Benton, Clark, 1988; Clark et al., 2004), М. Норелла (Norell, 1989) и К. Брошу (Brochu, 1999, 2003, 2004; Brochu, Storrs, 2012). Эти исследователи впервые включили конкретные признаки строения мозговой коробки крокодилomorф в свои филогенетические анализы и детализировали многие предшествующие построения.

Современное многообразие источников по теме основано на применении передовых методов – компьютерной томографии и трехмерного моделирования. Пионерами и лидерами в данном направлении являются Л. Витмер и сотрудники и выпускники его лаборатории (Witmer Lab, Университет Огайо, США) (Witmer et al., 2008; Holliday, Witmer, 2007, 2008, 2009; Dufeau, Witmer, 2015; Porter et al., 2016; Lessner, Holliday, 2020). Данным коллективом авторов были сделаны фундаментальные исследования по строению черепа и мягких тканей современных крокодилов, включая аспекты нейроанатомии, челюстных мышц, нервов и сосудов головы.

Анатомия височноглазничного отдела черепа, височной ямы и аддукторной полости, височных и жевательных мышц и сопутствующих нейроваскулярных элементов детально описана в работах К. Холлидея и соавторов (Holliday, Witmer, 2007, 2008, 2009; Holliday et al., 2020; Lessner, Holliday, 2020). Номенклатура височной и жевательной мускулатуры, а также височноглазничного отдела черепа, в данном исследовании дается по Holliday, Witmer (2009) (Таблица 2). Кроме этих наиболее современных работ, стоит выделить и ряд классических публикаций по теме жевательной мускулатуры крокодилов и ее остеологических коррелят (Iordansky, 1964; Schumacher, 1973; Busbey, 1989). Обзор глазничных мышц рептилий был сделан Г. Андервудом (Underwood, 1970). Анатомия и номенклатура шейных мышц взяты из Snively, Russell, (2007) и Tsuihiji (2010).

Нейроваскулярная сеть головы архозавров – сложная структура, которой посвящены многочисленные исследования. При написании данной работы я опирался как на более классические по методологии публикации анатомов и эмбриологов XX и начала XXI веков (Shiino, 1914; Bellairs, Shute, 1953; Müller, 1967; Iordansky, 1973; Bellairs, Kamal, 1981; Walker, 1990; Klembara, 1993, 2005; Sedlmayr, 2002), так и на современные, основанные на методах контрастирования мягких тканей для проведения КТ и последующей трехмерной визуализации нервов (Lessner, Holliday, 2020) и сосудов (Porter, Witmer, 2015; Porter et al., 2016, 2017).

Эндокраниальная анатомия современных крокодилов и ископаемых крокодилomorф активно изучается с использованием латексных (Hopson, 1979; Walker, 1990) и компьютерных эндокастов черепно-мозговой полости (Witmer et al., 2008; Jirak, Janacek, 2017; Beyrand et al., 2019; Serrano-Martínez et al., 2019), а также с помощью современных методов КТ с контрастированием мягких тканей (Watanabe et al., 2019; Lessner, Holliday, 2020). Анатомия мозга и эндокаста черепно-мозговой полости достаточно хорошо изучена у крокодилов и не описывается в данной работе. Только отдельные особенности эндокраниальной полости указаны в главе 4.2.

Строению внутреннего уха и слуховой капсулы крокодилов и рептилий в общем посвящены многочисленные проанализированные работы. Часть из них основана на классических анатомических и эмбриологических методах (Hasse, 1873; Retzius, 1884; Baird, 1960, 1970; Wever, 1978), часть – на КТ сканировании и сегментации полости внутреннего уха (Witmer et al., 2008). Анатомия и номенклатура эндо- и перлимфатического лабиринтов в данной работе дается по Baird (1960, 1970) и Wever (1978), а остеологические термины для описания строения ушной капсулы основаны на Walker (1990) и Gower, Weber (1998) (Таблица 2). Терминология околоушной области соответствует таковой из работ Baird (1960), Rieppel (1985) и Walker (1990) (Таблица 2).

Паратимпаническая пневматизация черепа крокодилов представляет из себя сложную систему воздухоносных полостей, пронизывающих практически все кости мозговой коробки. Номенклатура этой системы наиболее сложна и запутана (Таблица 2). Впервые паратимпаническая пневматизация крокодилов была детально описана Р. Оуэном (Owen, 1850). Впоследствии ряд авторов дополнили и значительно расширили знания об этих пневматических полостях, основываясь на анатомировании и диссекции черепов (Hasse, 1873; Miall, 1878; Tarsitano, 1985; Walker, 1990), изучении латексных (Colbert, 1946) и компьютерных эндокастов полостей (Dufeuau, 2011; Dufeuau, Witmer, 2015) и исследовании эмбрионов крокодилов (Müller, 1967). Номенклатура пневматических полостей в данной работе представляет измененный и расширенный вариант терминологии из Dufeuau, Witmer (2015), с дополнениями из Walker (1990) (Таблица 2). Данный вариант номенклатуры основан на филогенетических принципах гомологии структур и исключает использование классической терминологии, сложившейся еще в XIX веке и активно использовавшейся палеонтологами в конце XX и начале XXI веков (Clark, 1986, 1994; Benton, Clark, 1988; Walker, 1990; Leardi et al., 2020) (см. 2.5 Терминология).

Многочисленные исследования индивидуального развития черепа крокодилов были опубликованы начиная с XIX века. Parker (1883) дал первое описание структуры и развития черепа *A. mississippiensis* и двух видов *Crocodylus*. Müller (1967) изучила развитие черепа *M. cataphractus* и сделала важные наблюдения о развитии и строении параназальной и паратимпанической пневматических систем. Хондрокраниум *C. porosus* был описан в работах Shiino (1914) и Kesteven (1957). Bellairs и Kamal (1981) сделали обзор предшествующих исследований и суммировали ключевые черты строения хондрокраниума крокодилов. Развитие и порядок окостенения элементов черепа *A.*

mississippiensis были проанализированы в монографии Rieppel (1993) и позднее крайне детально – в работах Klembara (1991, 1993, 2001, 2004, 2005). Недавно развитие хондро- и остеокраниума было описано для нескольких представителей Caimaninae – *C. latirostris*, *C. yacare* и *M. niger* (Lima et al., 2011; Fernandez Blanco, 2019; Viera et al., 2019). Важный вклад в понимание онтогенетических изменений в мозговой коробке крокодилов, происходящих после вылупления, внесла работа Tarsitano (1985), в которой был описан процесс вертикализации элементов базикраниума (= краниальный метаморфоз).

4. РЕЗУЛЬТАТЫ

4.1 Мозговая коробка современных крокодилов: общие данные

Мозговая коробка крокодилов – сложная структура, которая включает элементы различного эмбрионального происхождения. Нейрокраниум (= эндокраниум) состоит из нескольких преимущественно эндохондральных окостенений. Обонятельный отдел нейрокраниума у современных крокодилов не окостеневаает на протяжении всего онтогенеза и представлен хрящвым желобом (*planum supraseptale*), лежащим поверх межглазничной перегородки (*interorbital septum*) (Iordansky, 1973; Ali et al., 2008). Небольшие отдельные окостенения в межглазничной перегородке были описаны у отдельных экземпляров (Bellairs, Kamal, 1981). Глазничновисочный отдел нейрокраниума представлен парными боковыми клиновидными костями (*laterosphenoideum*). Три окостенения образуют слуховую капсулу: парные переднеушные (*prooticum*) и ушнозатылочные кости (*otoccipitale*) и непарная верхнезатылочная кость (*supraoccipitale*). Непарные основная затылочная кость (*basioccipitale*) и парабазисфеноид (*parabasisphenoideum*, = срастающиеся в эмбриогенезе парасфеноид (*parasphenoideum*) и основная клиновидная кости (*basisphenoideum*)) образуют дно нейрокраниума.

Несколько дермальных окостенений контактируют с элементами нейрокраниума и образуют части мозговой коробки: сросшиеся лобные (*frontale*), теменные (*parietale*) и крыловидные (*pterygoideum*) кости. Отдельное дермальное окостенение в крыше черепа (заднетеменная кость (*postparietale*)) иногда упоминалось в предыдущих исследованиях (Mook, 1921; Iordansky, 1973). Основываясь на современных данных, заднетеменная кость присутствует лишь на поздних стадиях эмбрионального развития крокодилов, а непарное окостенение в крыше некоторых взрослых экземпляров является производным перихондрально окостеневающей трабекулярной части верхнезатылочной кости (Rieppel, 1993; Klembara, 2001).

Производные небноквадратного хряща представляют подвеску челюсти (спланхнокраниум) и интегрированы в боковую стенку мозговой коробки крокодилов (Klembara, 2004). Квадратная кость (*quadratum*) является основным производным небноквадратного хряща у крокодилов; это комплексное окостенение имеет шовные контакты с практически всеми вышеперечисленными костями. Лишь небольшая часть небноквадратного хряща (*columella prootica*; Klembara, 2004) срастается с частями развивающегося хондрокраниума (*pila antotica* и *taenia marginalis*) и в конечном итоге окостеневаает в виде части боковой клиновидной кости (Klembara, 2004).

Таким образом, мозговая коробка крокодилов образована 10 типами элементов и в общей сложности 15 костями: непарные парабазисфеноид, основная затылочная, верхнезатылочная, лобная, теменная кости и парные боковые клиновидные, переднеушные, ушнозатылочные, крыловидные и квадратные кости (Рис. 3-23). Структура части этих костей достаточно полно описана в литературе (Iordansky, 1973; Brochu, 1999), и лишь отдельные комментарии будут даны в этой работе.

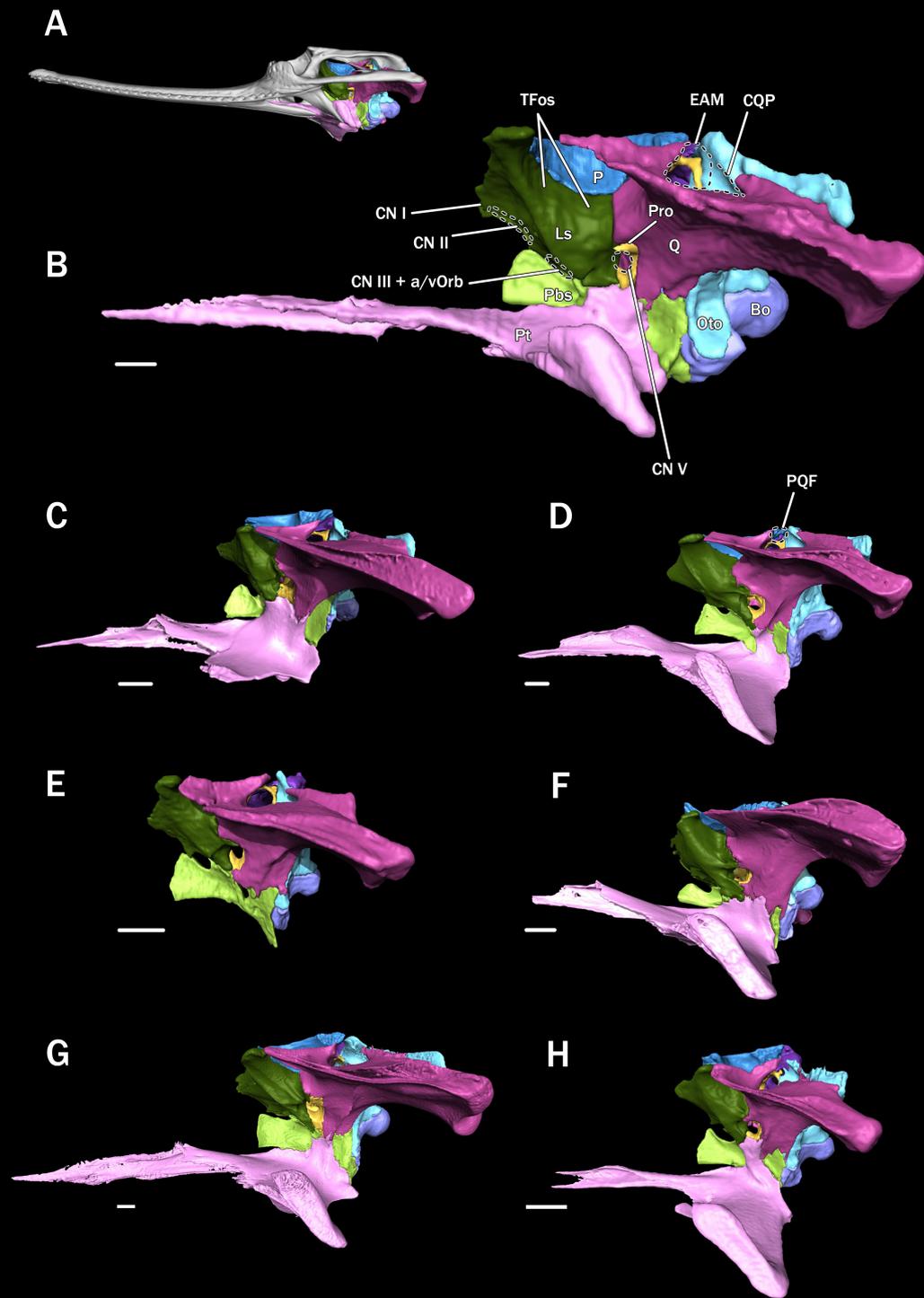


РИСУНОК 3 Боковая поверхность мозговой коробки крокодилов, левый латеральный вид. А, вставка, показывающая область интереса из В-Н. Крыловидные кости некоторых образцов неполные или отсутствуют. А, В, *Gavialis gangeticus* (ZIN 7249); С, *Alligator mississippiensis* (DVZ M 4/13); D, *Mecistops cataphractus* (DVZ M 6/13); E, *Osteolaemus tetraspis* (DVZ M 7/13); F, *Crocodylus novaeguineae* (DVZ M 9/13); G, *Tomistoma schlegelii* (ZMMU MSU R-13859); H, *Caiman yacare* (ZMMU MSU R-6967). Bo, basioccipital; CN I – CN V, cranial nerve foramina; 2290 CN III + a/vOrb, common foramen for oculomotor nerve and orbital artery and vein; CQP, 2291 cranioquadrate passage; EAM, external auditory meatus; Ls, laterosphenoid; Oto, otoccipital; P, 2292 parietal; Pbs, parabasisphenoid; PQF, postquadrate foramen; Pro, prootic; Pt, pterygoid; Q, 2293 quadrate; TFos, temporal fossa. Линейки равняются 1 см.

4.2 Основные черты строения мозговой коробки современных крокодилов

Мозговая коробка современных крокодилов сильно модифицирована и отличается от таковой у большинства диапсид. **Боковая стенка мозговой коробки** представлена глазничновисочным отделом нейрокраниума (*laterosphenoideum*) и медиальной стенкой височной ямы (*temporal fossa*) и полости аддукторов (*adductor chamber*) (Рис. 3). Надкрыловидная кость (*epipterygoideum*) отсутствует в глазничновисочном отделе крокодилов (Holliday, Witmer, 2009). Квадратная кость формирует большую часть стенки височной ямы и является основным местом для прикрепления мышц-аддукторов нижней челюсти (Iordansky, 1964, 1973; Schumacher, 1973; Busbey, 1989; Holliday, Witmer, 2007; Lessner, Holliday, 2020). Интеграция компонентов спланхнокраниума (квадратной кости) в боковую стенку мозговой коробки является характерной чертой *Crocodylia* (Iordansky, 1973; Langston, 1973). Квадратная кость прочно закреплена в черепе крокодилов шовными контактами с большинством костей мозговой коробки, а также с крыловидной, теменной, чешуйчатой (*squamosum*) и квадратноскуловой (*quadratojugale*) костями (Рис. 3). В результате многие элементы нейрокраниума крокодилов практически не видны на латеральной стенке мозговой коробки (например, переднеушная, большая часть ушнозатылочной кости, парабазисфеноид).

Квадратная кость крокодилов заметно наклонена в переднемедиальном направлении в отличие от состояния у большинства других современных диапсид (Рис. 3) (Iordansky, 1973; Walker, 1990). Ее ушной отросток контактирует с переднеушной костью – характерная черта крокодиломорф и синапоморфия клады (Walker, 1990; Wu, Chatterjee, 1993; Clark et al., 2004; Nesbitt, 2011). Кроме того, челюстные мышечки квадратной кости смещены дорсально и кзади относительно уровня затылочного мышечка (в отличие от большинства других диапсид) (Рис. 3, 4 и 6) (Iordansky, 1973). Постепенный переднемедиальный наклон квадратной кости в ходе эволюции крокодиломорф, вероятно, связан с приобретением контакта с переднеушной костью и смещением челюстных мышечков (Iordansky, 1973: стр. 236; Walker, 1990: стр. 104). Переднемедиальный наклон квадратной кости также связан с реорганизацией наружной слуховой полости (*meatal chamber*). Наружная слуховая полость крокодилов – глубокая выемка, ограниченная квадратной, чешуйчатой, заглазничной и квадратноскуловой костями (Iordansky, 1973; Montefeltro et al., 2016).

Акинетичная структура черепа – отличительная черта крокодилов среди других современных диапсид (Iordansky, 1973; Langston, 1973; Walker, 1990; Pol et al., 2013). В добавок к многочисленным шовным контактам квадратных костей, исходно синовиальное базальное (базиптеригоидное) сочленение черепа отсутствует (Holliday and Witmer, 2008). Базиптеригоидные отростки парабазисфеноида имеются у крокодилов лишь на ранних стадиях эмбриогенеза (Klembara, 1993). Последующее окостенение черепа приводит к жесткому шовному сочленению парабазисфеноида и крыловидных костей (Bellairs, Kamal, 1981; Klembara, 1993). Кроме того, восходящие отростки крыловидных костей контактируют с боковыми клиновидными, а у некоторых таксонов (*Alligator* spp., *Caiman* spp., *Tomistoma schlegelii*, *Gavialis gangeticus*) – с переднеушными костями (Рис. 3). Эти контакты закрывают практически всю латеральную часть парабазисфеноида и дополнительно фиксируют мозговую коробку крокодилов.

Задняя (затылочная) поверхность черепа сформирована 4 элементами: парными ушнозатылочными и непарными верхнезатылочной и основной затылочной костями (Рис. 4). Парабазисфеноид и крыловидные кости слегка видны вентрально. Основное затылочное отверстие сформировано ушнозатылочными и основной затылочной костями;

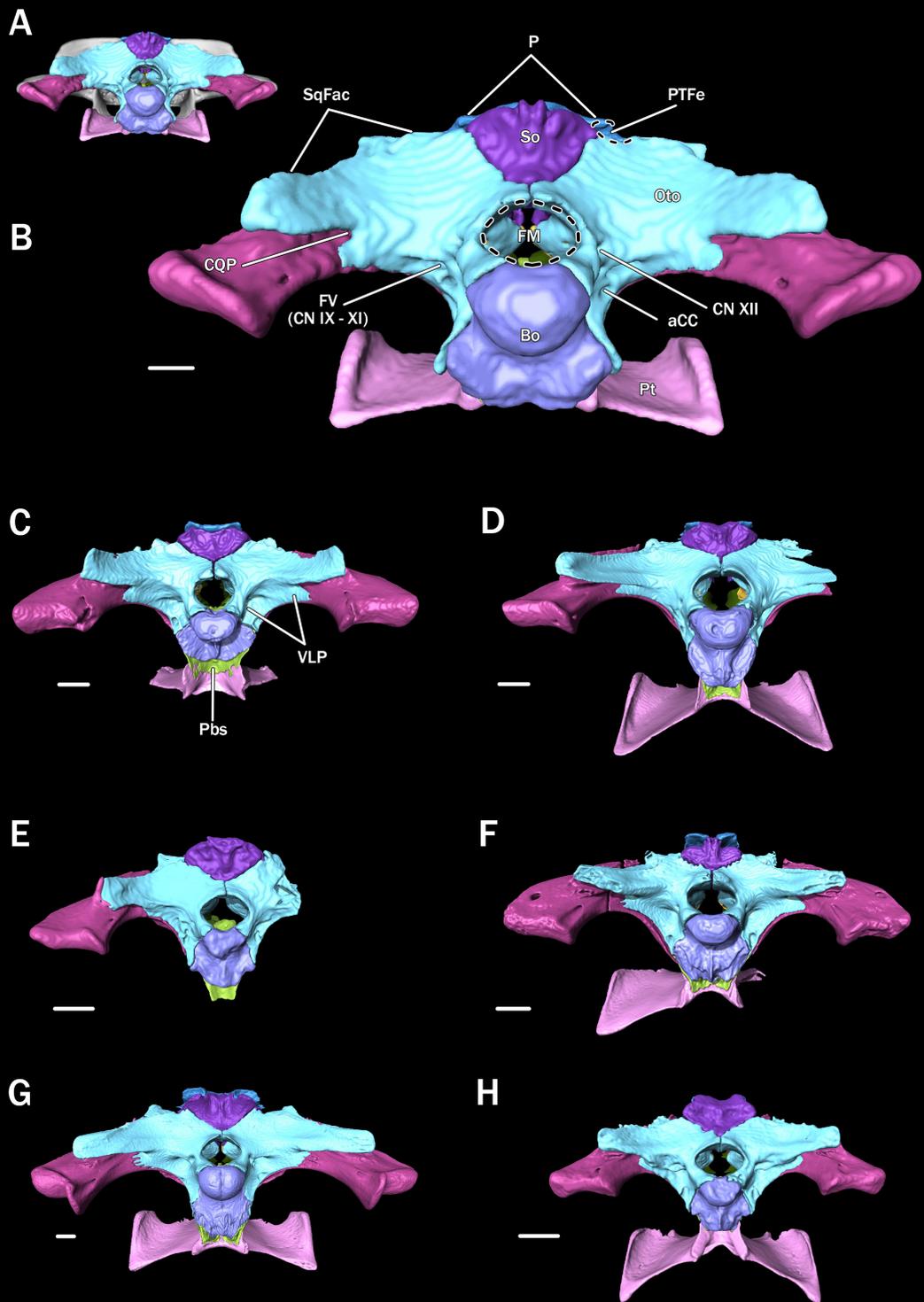


РИСУНОК 4 Затылочная поверхность мозговой коробки крокодилов, вид сзади. А, вставка, показывающая область интереса из В-Н. Некоторые образцы неполные. А, В, *Gavialis gangeticus* (ZIN 7249); С, *Alligator mississippiensis* (DVZ M 4/13); D, *Mecistops cataphractus* (DVZ M 6/13); E, *Osteolaemus tetraspis* (DVZ M 7/13); F, *Crocodylus novaeguineae* (DVZ M 9/13); G, *Tomistoma schlegelii* (ZMMU MSU R-13859); H, *Caiman yacare* (ZMMU MSU R-6967). aCC, foramen for cerebral carotid artery; Bo, basioccipital; CN IX – XII, cranial nerve foramina; CQP, cranioquadrate passage; FM, foramen magnum; FV, foramen vagi; VLP, ventrolateral process; Oto, otoccipital; P, parietal; Pbs, parabasisphenoid; Pt, pterygoid; PTFe, posttemporal fenestra; So, supraoccipital; SqFac, squamosal facet. Линейки равняются 1 см.

верхнезатылочная кость не участвует в его границах (Рис. 4). Теменная кость видна в виде тонкой пластинки дорсально от верхнезатылочной кости. Каждая из ушнозатылочных костей формирует продолжительный контакт с соответствующей чешуйчатой костью. Ушнозатылочные кости имеют вендролатеральные отростки, которые обеспечивают дополнительные шовные контакты с прочими элементами мозговой коробки и способствуют консолидации затылка (Pol et al., 2013).

Вышеупомянутые модификации черепа крокодилов привели к серьезной перестройке нейроваскулярных элементов затылочной области (Walker, 1972, 1990; Clark, 1986; Benton, Clark, 1988; Porter et al., 2016). Задние черепные нервы и сосуды проходят в узких костных каналах в ушнозатылочных костях (Рис. 4В). Заметной чертой мозговой коробки крокодилов является наличие краниоквадратного прохода (cranioquadrate passage).

Краниоквадратный проход – костный канал, образованный квадратной костью латерально и ушнозатылочной костью медиально. Он служит для прохождения гиомандибулярной ветви лицевого нерва (CN VII_{hm}) и стремечковых артерии и вены (stapedial artery/vein) (Рис. 5) (Shiino, 1914; Iordansky, 1973; Sedlmayr, 2002; Porter et al., 2016; Lessner, Holliday, 2020). Краниоквадратный проход открывается в пределах задней части наружной слуховой полости (Montefeltro et al., 2016), где он связан медиально с височным каналом и впереди – с внешнекапсулярным пространством (Рис. 5D). Внешнекапсулярное пространство – борозда, ограниченная внешнекапсулярным отростком (extracapsular buttress) ушнозатылочной кости. В пределах внешнекапсулярного пространства проходит ряд черепно-мозговых нервов (CN IX, CN X), симпатический нерв с его дополнительной ветвью (ramus communicans of sympathetic nerve), а также связанные с ними сосуды (Рис. 5D, E) (Shiino, 1914; Walker, 1990; Sedlmayr, 2002; Porter et al., 2016; Lessner, Holliday, 2020). Краниоквадратный проход открывается в височный канал заквадратным отверстием (postquadrate foramen), которое находится глубоко в наружной слуховой полости (Рис. 3D и 5C, D) (Walker, 1990; Montefeltro et al., 2016). Заквадратное отверстие ограничено квадратной, ушнозатылочной, переднеушной, верхнезатылочной и чешуйчатой костями. Через него из краниоквадратного прохода в височный канал выходят основные ветви стремечковых сосудов – височноглазничные артерия и вена (temporoorbital artery/vein) (Рис. 5E) (Walker, 1990; Sedlmayr, 2002; Porter et al., 2016).

Костный **височный канал** для прохождения височноглазничных сосудов сформирован теменной, чешуйчатой, переднеушной, верхнезатылочной и квадратной костями (Рис. 5 и 6) (Walker, 1990; Sedlmayr, 2002; Porter et al., 2016). Спереди височный канал открывается передним височным отверстием (anterior temporal foramen) в верхнюю височную яму, а сзади – задним височным окном (posttemporal fenestra) на затылочной поверхности черепа. (Рис. 4, 5, 6). Вместе краниоквадратный проход и височный канал формируют путь для прохождения сосудов с затылка в полость среднего уха и верхнюю височную яму (Рис. 5) (Sedlmayr, 2002; Porter et al., 2016; Holliday et al., 2020). Задние височные окна крокодилов редуцированы и представлены узкими щелевидными отверстиями на задней поверхности черепа. Они сформированы теменной, чешуйчатой, верхнезатылочной и ушнозатылочной костями. В отличие от других диапсид, через задние височные окна современных крокодилов не проходит крупных венозных сосудов (Kuzmin et al., 2020: стр. 136).

Эндокраниальная полость крокодилов сформирована сверху лобной, теменной, верхнезатылочной костями, сбоку – боковой клиновидной, переднеушной и ушнозатылочной костями, снизу – парабазисфеноидом и основной затылочной костями (Figure 7). В пределах эндокраниальной полости на отдельных костях заметны депрессии, в которых лежат соответствующие отделы мозга или крупные венозные пазухи (cerebral

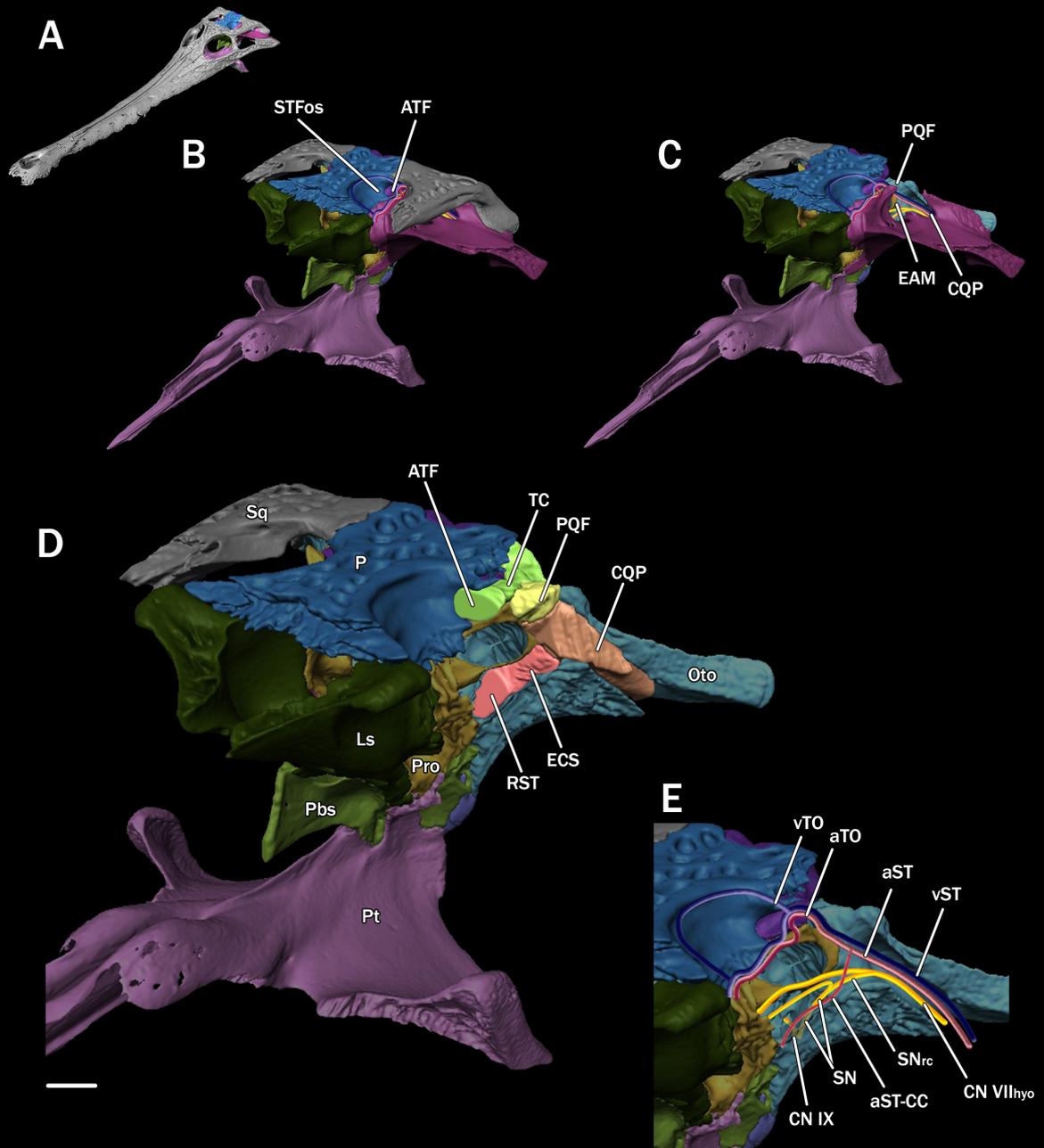


РИСУНОК 5 Анатомия краниоквадратного прохода, височной ямы, и околоушной области крокодилов. А-Е, *Mecistops cataphractus* (DVZ М 6/13), наклонный переднедорсальный и немного латеральный вид. А, вставка, показывающая область интереса из В-Е; В, мозговая коробка с обеими чешуйчатыми костями *in situ*; С, мозговая коробка без левой чешуйчатой кости; D, мозговая коробка без левых чешуйчатой и квадратной костей; Е, вставка из D, показывающая детали околоушной области. aST, stapedia artery; aST-CC, arterial branch between stapedia and cerebral carotid arteries; ATF, anterior temporal foramen; aTO, temporoorbital artery; CN VII_{hyo}, hyomandibular branch of facial nerve; CN IX, glossopharyngeal nerve; CQP, cranioquadrate passage; EAM, external auditory meatus; ECS, extracapsular space; Ls, laterosphenoid; Oto, otoccipital; P, parietal; Pbs, parabasisphenoid; PQF, postquadrate foramen; Pro, prootic; Pt, pterygoid; RST, recessus scala tympani; SN, sympathetic nerve; SN_{rc}, ramus communicans of sympathetic nerve; Sq, squamosal; STFos, supratemporal fossa; TC, temporal canal; vST, stapedia vein; vTO, temporoorbital vein. Линейка равняется 1 см.

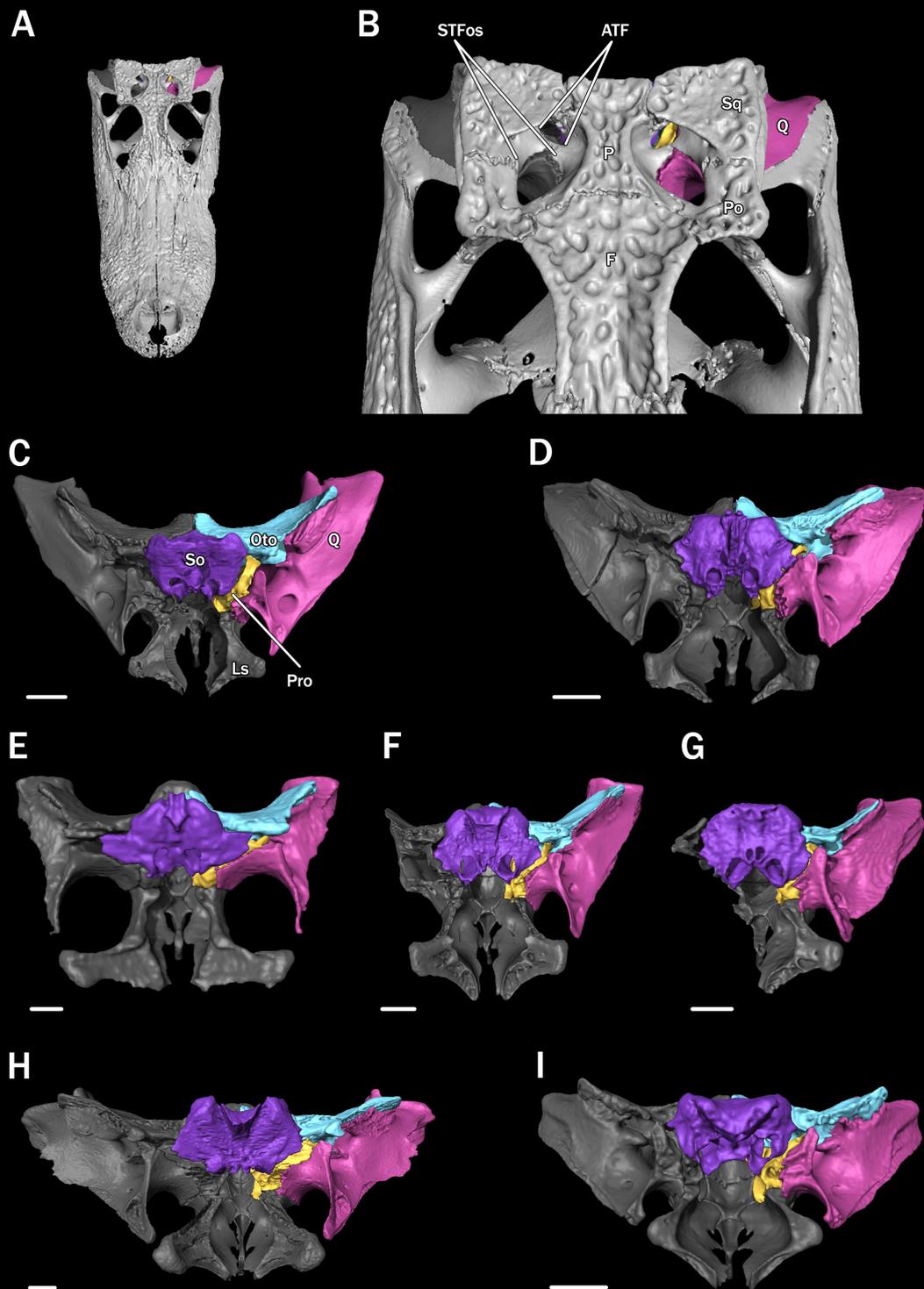


РИСУНОК 6 Анатомия височного канала крокодилов. А, вставка, показывающая область интереса; В, крыша черепа, наклонный переднедорсальный вид; С-І, мозговая коробка крокодилов без крыши черепа; кости дна левого височного канала показаны цветом. Некоторые образцы неполные. А-С, *Alligator mississippiensis* (DVZ M 4/13); D, *Crocodylus novaeguineae* (DVZ M 9/13); E, *Gavialis gangeticus* (ZIN 7249); F, *Mecistops cataphractus* (DVZ M 6/13); G, *Osteolaemus tetraspis* (DVZ M 7/13); H, *Tomistoma schlegelii* (ZMMU MSU R-13859); I, *Caiman yacare* (ZMMU MSU R-6967). ATF, anterior temporal foramen; F, frontal; Ls, laterosphenoid; Oto, otoccipital; P, parietal; Po, postorbital; Pro, prootic; Q, quadrate; So, supraoccipital; Sq, squamosal; STFos, supratemporal fossa. Линейки равняются 1 см.

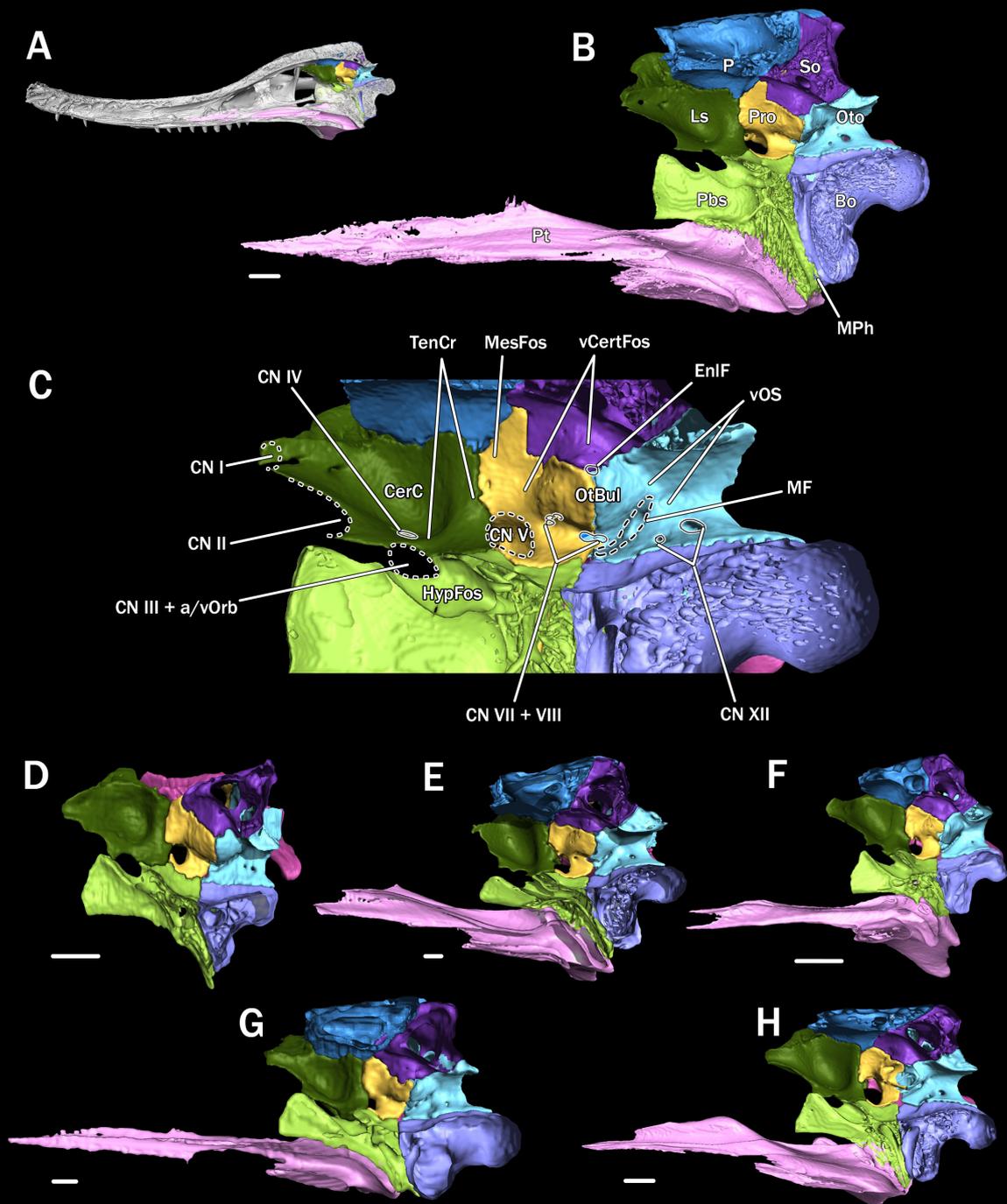


РИСУНОК 7 Эндокраниальная поверхность мозговой коробки крокодилов, правый медиальный вид. А, вставка, показывающая область интереса из В-Н; С, вставка из В, иллюстрирующая детали эндокраниальной анатомии. Некоторые образцы неполные. А-С, *Tomistoma schlegelii* (ZMMU MSU R-13859); D, *Osteolaemus tetraspis* (DVZ M 7/13); E, *Crocodylus novaeguineae* (DVZ M 9/13); F, *Caiman yacare* (ZMMU MSU R-6967); G, *Gavialis gangeticus* (ZIN 7249); H, *Mecistops cataphractus* (DVZ M 6/13). Bo, basioccipital; CerC, cerebral cavity; CN I – CN XII, cranial nerve foramina; CN III + a/vOrb, common foramen for oculomotor nerve and orbital artery and vein; EnIF, endolymphatic foramen; HypFos, hypophyseal fossa; Ls, laterosphenoid; MesFos, mesencephalic fossa; MF, metotic foramen; MPh, medial pharyngeal foramen; OtBul, otic bulla; Oto, otoccipital; P, parietal; Pbs, parabasisphenoid; Pro, prootic; Pt, pterygoid; So, supraoccipital; TenCr, tentorial crest; vCertFos, fossa for cerebellotectal venous sinus; vOS, depression for occipital venous sinus. Линейки равняются 1 см.

fossa, mesencephalic fossa, cerebellotectal venous sinus) (Рис. 7С) (Hopson, 1979; Sedlmayr, 2002; Porter et al., 2016). Многочисленные нейроваскулярные отверстия пронизывают стенку эндокраниальной полости (Рис. 7С) (Iordansky, 1973; Lessner, Holliday, 2020).

Ушные капсулы крокодилов полностью окостеневают и формируют выступающие в эндокраниальную полость барабаны (otic bullae), каждый из которых образован переднеушной, ушнозатылочной и верхнезатылочной костями (Рис. 7 и 12). Небольшое эндолимфатическое отверстие расположено в центре Y-образного тройного контакта вышеназванных костей (Рис. 7С). **Внутреннее ухо** крокодилов состоит из двух основных частей: эндолимфатического (перепончатого) лабиринта и окружающего его перилимфатического лабиринта (Retzius, 1884; Baird, 1960, 1970; Wever, 1978). Вестибулярная часть внутреннего уха представлена преддверием (vestibulum, включает овальный мешочек или utriculus) и полукружными каналами (ductus semicircularis/semicircular canals), а слуховая часть – круглым мешочком (sacculus) и отходящим от него вниз улитковым протоком (ductus cochlearis/cochlear duct) (Рис. 12). Улитковый проток крокодилов удлинённый и слегка изогнутый в виде коленца; он выступает латерально за уровень преддверия (Baird, 1960, 1970; Walker, 1990). Костное слуховое вздутие (cochlear prominence), сформированное переднеушной и ушнозатылочной костями, является характерным признаком Crocodylomorpha (Walker, 1990) и соответствует латеральному положению улиткового прохода, что отличает крокодилов и вымерших крокодилomorф от прочих диапсид. Самая вентральная часть улиткового протока содержит чувствительное пятно (macula lagenae/lagenar macula) и называется лагеной (Рис. 12) (Retzius, 1884; Baird, 1960, 1970; Walker, 1990). Часть стенки перепончатого улиткового протока несет чувствительные реснитчатые клетки, которые в совокупности образуют чувствительный орган под названием базилярный сосочек (papilla basilaris/basilar papilla) (Baird, 1960, 1970). Часть стенки улиткового протока, несущая чувствительный базилярный сосочек, называется базилярной мембраной; противоположная часть стенки улиткового протока именуется вестибулярной мембраной (Baird, 1960, 1970). Ключевыми компонентами перилимфатической системы уха крокодилов является: (1) крупная округлая перилимфатическая цистерна (perilymphatic cistern; прилагает к круглому мешочку и ножке стремечка (columella auris)); (2) удлинённая цистерна – лестница преддверия (scala tympani; прилегает к вестибулярной мембране улиткового протока); (3) удлинённая цистерна – барабанная лестница (scala tympani; прилегает к базилярной мембране улиткового протока) (Baird, 1960, 1970). Две удлинённых цистерны (лестница преддверия и барабанная лестница), которые тянутся вдоль соответствующих частей улиткового протока, вентрально в районе лагены соединяются небольшими протоком (helicotrema) (Рис. 12) (Baird, 1960, 1970). Во внутреннем ухе крокодилов базилярная и вестибулярная мембраны и прилегающие к ним барабанная лестница и лестница преддверия закручены по спирали по ходу улиткового протока (Рис. 12В) (Baird, 1960). Барабанная лестница заканчивается крупным перилимфатическим мешком (perilymphatic sac), который лежит непосредственно за слуховой капсулой в полости recessus scalae tympani (Рис. 12А, В). Перилимфатический мешок участвует в образовании вторичной барабанной перепонкой (secondary tympanic membrane), которая выходит в полость среднего уха круглым окном (fenestra pseudorotunda) и рассеивает излишние колебания внутреннего уха (Baird, 1960; Wever, 1978). Характерное латеральное положение улиткового протока соответствует полностью латеральному расположению всей перилимфатической системы крокодилов, которая не заходит в эндокраниальную полость. Такое строение внутреннего уха уникально среди современных диапсид (Baird, 1960).

Мозговая коробка современных крокодилов пронизана системой сложных **пневматических полостей** (Рис. 24–27). Эти полости образуются эпителиальными дивертикулами глотки во время раннего эмбрионального развития, начиная с 58–60 дня (Müller, 1967; Klembara, 2004, 2005; мое исследование данных микроКТ по эмбрионам *Crocodylus niloticus* из Beyrand et al., 2019). Паратимпанические пневматические полости подразделяются на две группы: (1) полость среднего уха (pharyngotympanic recess) и ее выросты и (2) и медиальная глоточная система (median pharyngeal recess) (Dufeu, Witmer, 2015). Позже в онтогенезе эти основные системы дают вторичные пневматические выросты в различные кости мозговой коробки и соединяются друг с другом.

4.3 Боковая клиновидная кость (Laterosphenoidium)

Боковая клиновидная кость (далее – Ls) является единственным окостенением глазничновисочного отдела нейрокраниума крокодилов. Это сложное окостенение, которое включает ряд элементов хондрокраниума эмбриона: pila antotica, pila metoptica, часть taenia medialis, и часть небноквадратного хряща – columella prootica (Bellairs, Kamal, 1981; Klembara, 2004; Bhullar, Bever, 2009; Sobral et al., 2016). Ls контактирует с лобной и теменной костями дорсально, с переднеушной костью сзади, с квадратной костью – заднелатерально, и с парабазисфеноидом и крыловидными костями вентрально (Рис. 3, 7, 8).

Ls можно подразделить на несколько частей: (1) тело; (2) заглазничный и головчатый отростки, которые формируют височную поверхность; (3) передний отросток, формирующий глазничную поверхность; (4) ряд более мелких отростков – боковой и задний мосты, тонкий отросток (Рис. 8 и 9). Тело Ls представлено вертикальным столбиком между отверстиями глазодвигательного (CN III) и тройничного (CN V) нервов. На его боковой поверхности присутствуют борозды для прохождения глазничной (CN VI) и верхнечелюстной (CN V_{II}) ветвей тройничного нерва (Sedlmayr, 2002; Holliday, Witmer, 2009; Porter et al., 2016; Lessner, Holliday, 2020). Внутри тела у некоторых таксонов присутствует пневматическая полость (laterosphenoid recess) (Рис. 9).

Боковой (lateral bridge) и задний (caudal bridge) мосты Ls дополнительно разграничивают ветви тройничного нерва и служат для прикрепления некоторых височных мышц (*M. pseudotemporalis profundus*; Holliday, Witmer, 2007, 2009; Lessner, Holliday, 2020). Задний мост отделяет небольшую ветку (надглазничный нерв/supraorbital nerve) от основного ствола CN V_{II} (Рис. 8С, F и 9) (Holliday, Witmer, 2009). Длинный боковой мост, контактирующий с крыловидной костью, стабильно присутствует у аллигаторид (*Alligator* spp., *Caiman* spp., *Paleosuchus palpebrosus*, *Melanosuchus niger*) и у 80% изученных образцов *Crocodylus* spp. Он редуцирован у некоторых крокодилид (*Tomistoma schlegelii*, *Mecistops cataphractus*, *Osteolaemus tetraspis* и вымерший *Voay robustus*) и гавиалид (*Gavialis gangeticus* и вымерший *G. bengawanicus*) (Рис. 9).

Заглазничный отросток (postorbital process) формирует вогнутую височную поверхность и дистально оканчивается головчатым отростком (capitate process) (Рис. 8С, F). Заглазничный отросток является основным местом прикрепления височной мускулатуры крокодилов (Iordansky, 1964; Schumacher, 1973; Busbey, 1989; Holliday, Witmer, 2007, 2009; Lessner, Holliday, 2020). Головчатый отросток формирует синовиальный, но при этом неподвижный сустав с заглазничной костью (Holliday, Witmer, 2008).

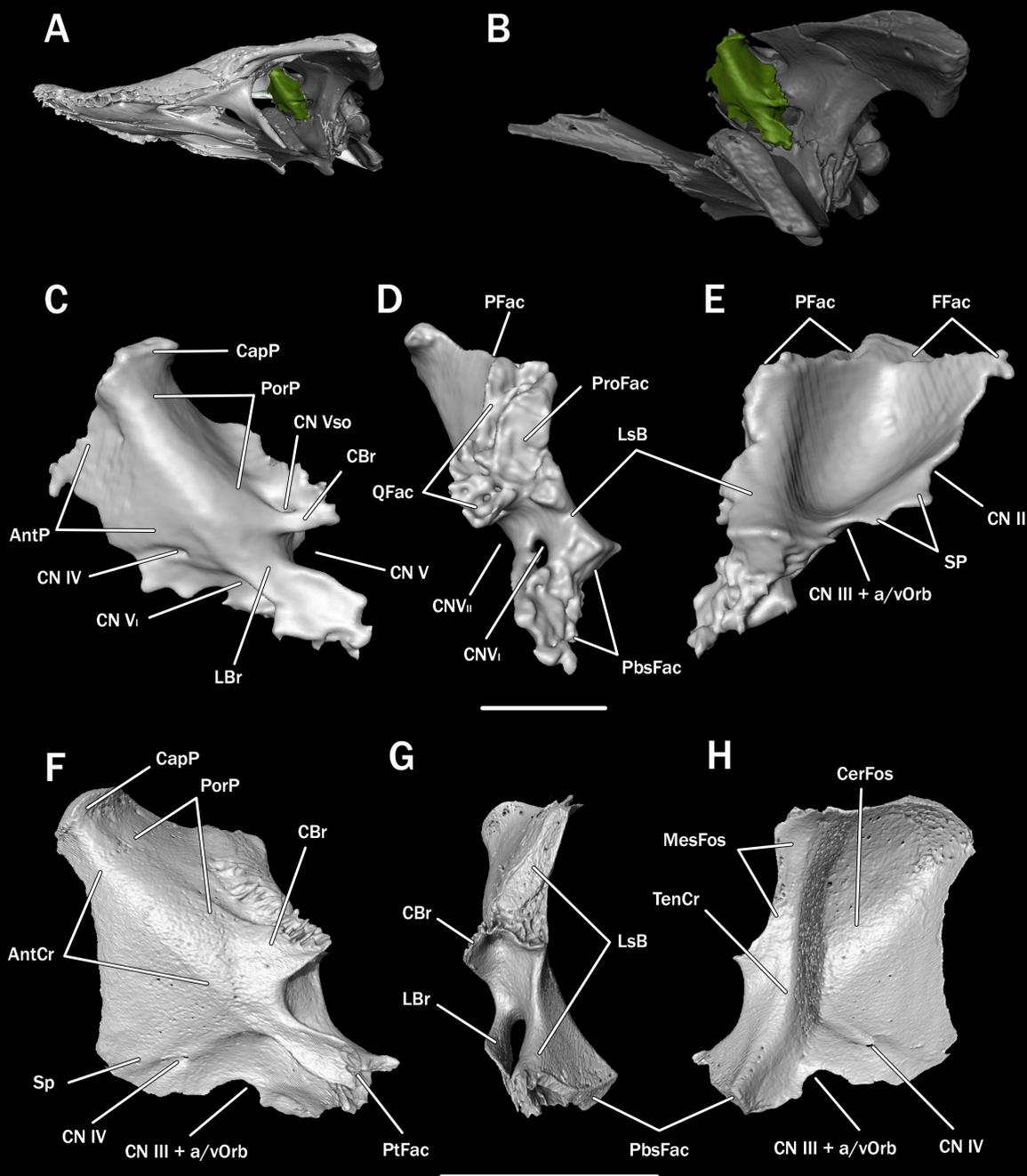


РИСУНОК 8 Анатомия боковой клиновидной кости (laterosphenoidum) крокодилов. А-В, вставка, показывающая область интереса на *Crocodylus novaeguineae* (DVZ М 9/13). С-Г, laterosphenoidum *C. novaeguineae* (DVZ М 9/13), С, левый латеральный, D, задний, и Е, медиальный виды. F-Н, laterosphenoidum новорожденного *Caiman crocodilus* (PIN сравнительная коллекция, без номера), F, левый латеральный, G, задний, и H, медиальный виды. AntCr, antotic crest; AntP, anterior process; CapP, capitate process; CBr, caudal bridge; CerFos, cerebral fossa; CN II, foramen for optic nerve; CN III + a/vOrb, common foramen for oculomotor nerve and orbital artery and vein; CN IV, foramen for trochlear nerve; CN V, foramen and fossa for the trigeminal nerve; CN VI, CN V_I, CN V_{II}, CN V_{so}, foramina for ophthalmic, maxillary, and supraorbital branches of the trigeminal nerve; FFac, frontal facet; LBr, lateral bridge; LsB, laterosphenoid body; MesFos, mesencephalic fossa; PbsFac, parabasisphenoid facet; PFac, parietal facet; ProFac, prootic facet; PorP, postorbital process; PtFac, pterygoid facet; QFac, quadrate facet; SP, slender process; TenCr, tentorial crest. Линейки равняются 1 см (для С-Е) и 5 мм (для F-Н).

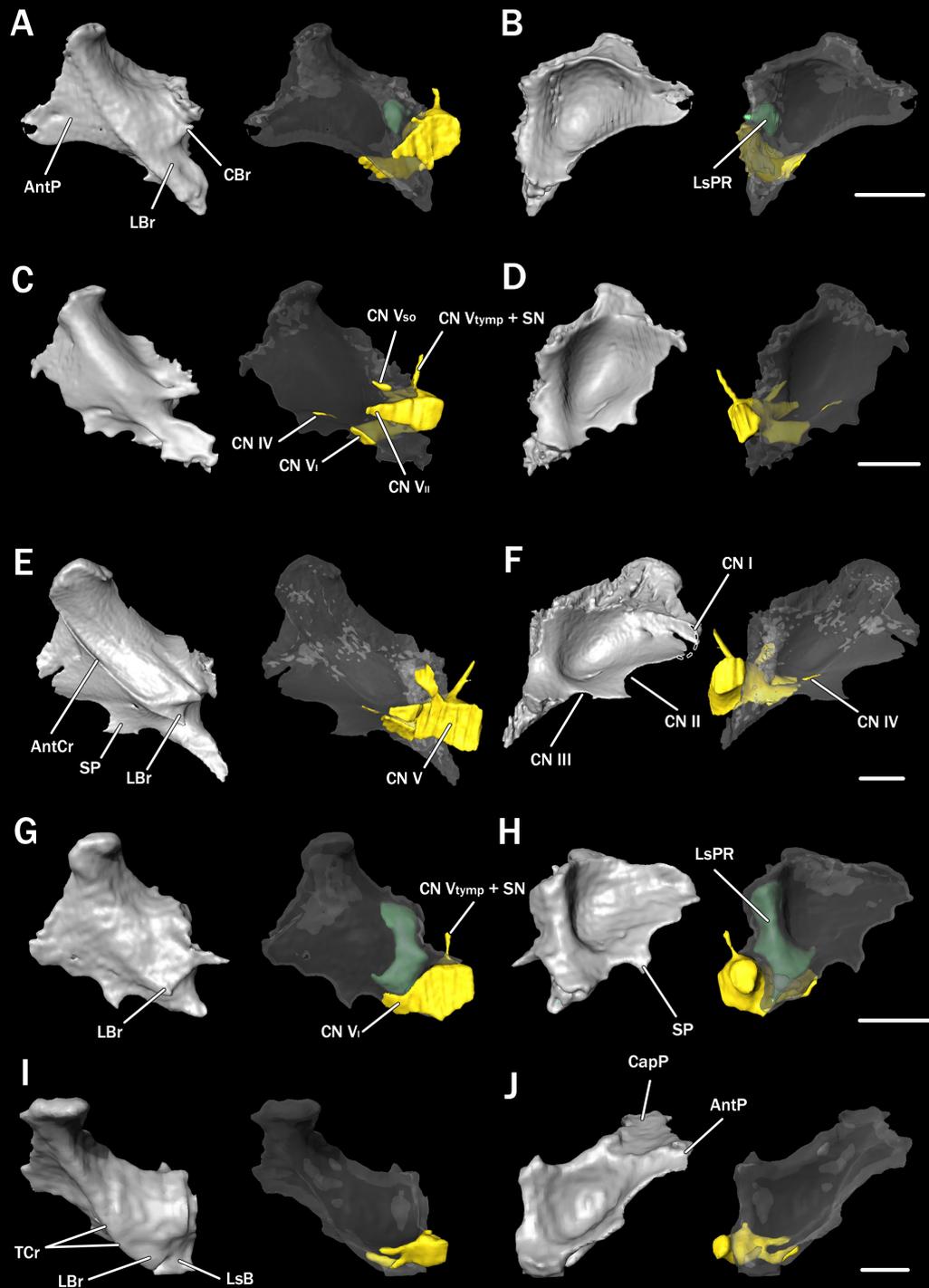


РИСУНОК 9 Сравнение боковых клиновидных костей (laterosphenoideum) крокодилов. А, С, Е, G, I левый латеральный вид; В, D, F, H, J медиальный вид. Каждая пара включает 3D модели непрозрачной кости и полупрозрачной кости с компьютерными эндокастами окружающих нейроваскулярных и пневматических структур. А, В, *Alligator mississippiensis* (DVZ M 4/13); С, D, *Crocodylus novaeguineae* (DVZ M 9/13); Е, F, *Tomistoma schlegelii* (ZMMU MSU R-13859); G, H, *Osteolaemus tetraspis* (DVZ M 7/13); I, J, *Gavialis gangeticus* (ZIN 7249). AntCr, antotic crest; AntP, anterior process; CapP, capitate process; CBr, caudal bridge; CN I – CN V, cranial nerves; CN V_I, CN V_{II}, CN V_{so}, CN V_{tymp}, ophthalmic, maxillary, supraorbital, and tympanic branches of the trigeminal nerve; LBr, lateral bridge; LsB, laterosphenoid body; LsPR, laterosphenoid pneumatic recess; SN, sympathetic nerve; SP, slender process; TCr, tensor crest. Линейки равняются 1 см.

Передний отросток формирует глазничную поверхность кости (Рис. 8С и 9). Он полностью окостеневаает лишь у взрослых экземпляров и недоразвит у новорожденных и ювенильных особей (Рис. 8F, H). Передние отростки обоих Ls вместе с лобными костями ограничивают отверстие для прохождения обонятельного тракта (CN I). Сзади и вентрально от этого отверстия, оба Ls вместе формируют границу отверстия для прохождения глазничного нерва (CN II) (Рис. 7С, 8Е и 9). В полностью окостеневшей мозговой коробке короткий тонкий отросток (*slender process*) контактирует вентрально с роострумом парабазисфеноида и разделяет отверстия глазничного нерва и глазодвигательного нерва (CN III) и сопутствующих сосудов – глазничной артерии и вены (*orbital artery/vein*) (Рис. 7D, G, H, 8F-H и 9) (Iordansky, 1973; Porter et al., 2016; Lessner, Holliday, 2020). Канал для прохождения блокового нерва (CN IV) проходит через передний отросток дорсально от отверстия CN III (Рис. 9С-F) (Lessner, Holliday, 2020).

4.4 Переднеушная кость (*Prooticum*)

Переднеушная кость (далее – Pro) является передним окостенением слуховой капсулы. Это преимущественно эндохондральное окостенение, которое у современных крокодилов также включает дермальный элемент (*lamina prootici anterior*; Klembara, 2004). Pro крокодилов – передневентрально узкая кость, которая практически не видна на боковой стенке мозговой коробки (Рис. 3). У *Gavialis gangeticus* и *Tomistoma schlegelii*, наблюдается наибольший выход Pro на боковую стенку среди всех современных крокодилов (Рис. 3B, G) (Iordansky, 1973; Brochu, 1999: рис. 41). Pro контактирует с боковой клиновидной костью спереди, с квадратной – латерально, с ушнозатылочной – сзади, с теменной и верхнезатылочной – дорсально, с крыловидной и парабазисфеноидом – вентрально (Рис. 3, 6, 7, и 10А, В). Pro можно подразделить на следующие основные части: (1) капсулярная часть; (2) верхний и нижний передние отростки; (3) боковая пластинка; (4) дорсальный отросток.

Капсулярная часть Pro формирует переднюю треть слуховой капсулы и содержит систему полостей, в которых располагались части внутреннего уха: полость преддверия (*vestibular recess*) для ампул переднего и бокового полукружных каналов, овального мешочка (*utricle*) и передней части круглого мешочка (*sacculus*) (Рис. 10D, H, 11, и 12) (Retzius, 1884; Baird, 1960, 1970). Передний и боковой полукружные каналы пронизывают крышу капсулярной части Pro (Рис. 11). Вентролатеральнее полости преддверия находится слуховое вздутие (*cochlear prominence*). В нем проходит полость для улиткового протока (*cochlear recess*) (Рис. 10D, G, H). Дорсальнее слухового вздутия располагается вырезка овального окна (*fenestra ovalis*) (Рис. 10D, G, H и 12). Капсулярная часть Pro формирует переднюю треть слухового барабана (*otic bulla*) на эндокраниальной поверхности (Рис. 7). Медиальная (эндокраниальная) поверхность Pro пронизана 4 небольшими нейроваскулярными отверстиями: (1) для лицевого нерва (CN VII); (2) для передней ветви слухового нерва (CN VIII) (= преддверный нерв), обслуживающий ампулы полукружных каналов и *recessus utriculi*); (3) для ветви слухового нерва, обслуживающей *macula sacculi*; (4) для задней ветви слухового нерва (= улитковый нерв), обслуживающей макулы слуховой части внутреннего уха, а также ампулу заднего полукружного канала) (Рис. 7С, 10J и 11B) (Retzius, 1884; Iordansky, 1973; Sedlmayr, 2002; Lessner, Holliday, 2020)

Капсулярная часть вместе с верхним и нижним передними отростками (*anterior inferior process* и *anterior superior process*) формируют заднюю часть отверстия тройничного нерва (Рис. 10С, Е, F). Канал для небольшой слуховой ветви тройничного нерва (CN V_{тымп}) и симпатического нерва проходит через верхний передний отросток и открывается в

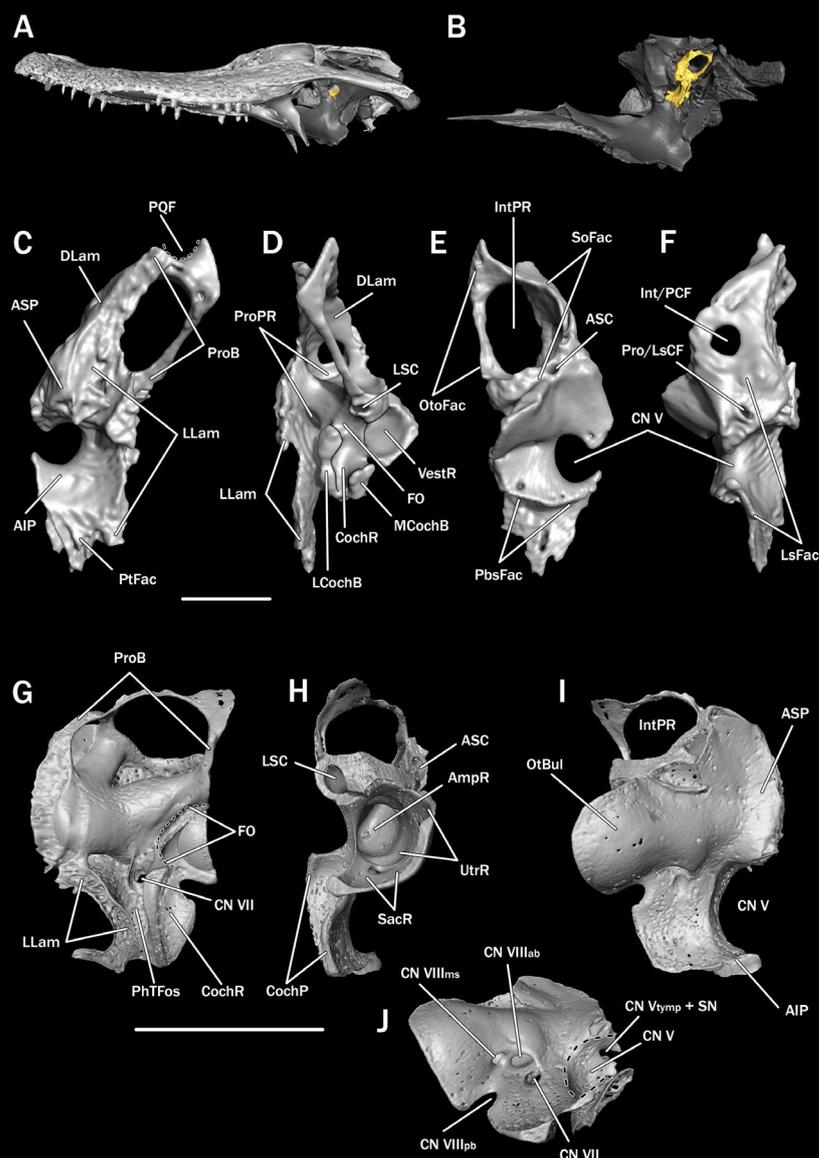


РИСУНОК 10 Анатомия переднеушной кости (prooticum) крокодилов. А-В, вставка, показывающая область интереса на *Alligator mississippiensis* (DVZ М 4/13). С-Ф, prooticum *A. sinensis* (DVZ М 3/13) С, левый латеральный, D, задний, E, медиальный, F, передний виды. G-J, prooticum новорожденного *Caiman crocodilus* (PIN сравнительная коллекция, без номера) G, левый латеральный, H, задний, I, медиальный, J, вентральный виды. AIP, anterior inferior process; AmpR, ampullary recess; ASC, anterior semicircular canal; ASP, anterior superior process; CN V – CN VII, cranial nerve foramina; CN V_{tymp} + SN, foramen for tympanic branch of the trigeminal nerve and sympathetic nerve; CN VIII_{ab}, CN VIII_{pb}, CN VIII_{ms}, foramina for anterior, posterior, and macula sacculi branches of the vestibulocochlear nerve; CochP, cochlear prominence; CochR, cochlear recess; DLam, dorsal lamina; FO, fenestra ovalis; IntPR, intertympanic pneumatic recess; Int/PCF, foramen for communication of intertympanic and parietal pneumatic recesses; LCoChB, lateral bulge of the cochlear prominence; LLam, lateral lamina; LSC, lateral semicircular canal; LsFac, laterosphenoid facet; MCoChB, medial bulge of cochlear prominence; OtoFac, otoccipital facet; PbsFac, parabasisphenoid facet; PhTFos, pharyngotympanic pneumatic fossa; POF, postquadrate foramen; Pro/LsCF, foramen for communication of prootic and laterosphenoid pneumatic recesses; ProB, prootic buttress; ProPR, prootic facial pneumatic recess; PtFac, pterygoid facet; QFac, quadrate facet; SacR, saccular recess; SoFac, supraoccipital facet; UtrR, utricular recess; VestR, vestibular recess. Линейки равняются 1 см (для С-Ф) и 5 мм (для G-Ж).

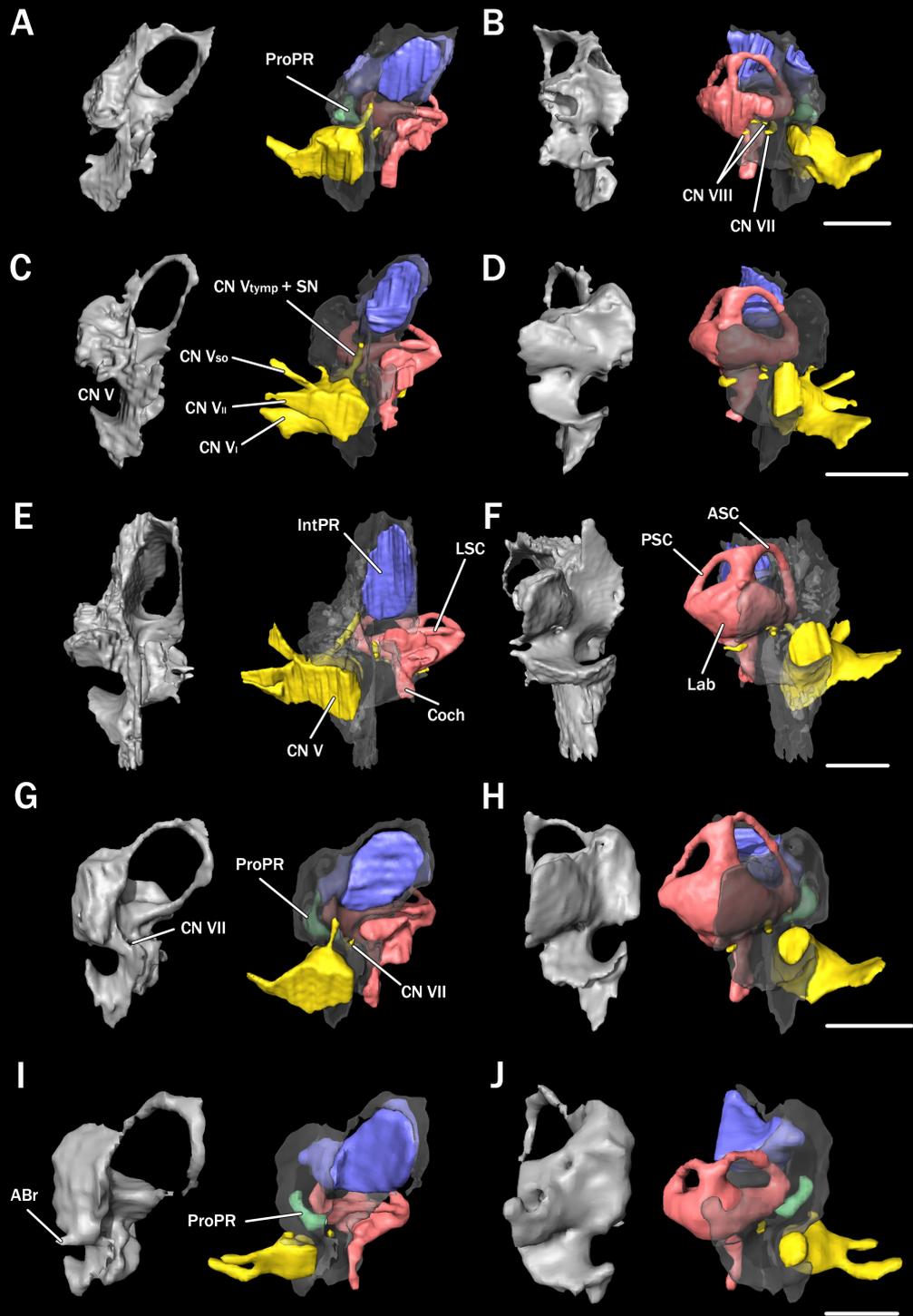


РИСУНОК 11 Сравнение переднеушных костей (prooticum) крокодилов. А, С, Е, G, I левый латеральный вид; В, D, F, H, J медиальный вид. Каждая пара включает 3D модели непрозрачной кости и полупрозрачной кости с компьютерными эндокастами окружающих нейроваскулярных и пневматических структур. А, В, *Alligator mississippiensis* (DVZ M 4/13); С, D, *Crocodylus novaeguineae* (DVZ M 9/13); Е, F, *Tomistoma schlegelii* (ZMMU MSU R-13859); G, H, *Osteolaemus tetraspis* (DVZ M 7/13); I, J, *Gavialis gangeticus* (ZIN 7249). ABr, anterior bridge; ASC, anterior semicircular canal; CN V – CN VII, cranial nerves; CN V_I, CN V_{II}, CN V_{so}, CN V_{tymp}, ophthalmic, maxillary, supraorbital, and tympanic branches of the trigeminal nerve; Coch, cochlear duct; IntPR, intertympanic pneumatic recess; Lab, endosseous labyrinth; LSC, lateral semicircular canal; ProPR, prootic facial pneumatic recess; PSC, posterior semicircular canal; SN, sympathetic nerve. Линейки равняются 1 см.

полость среднего уха (Рис. 11) (Bellairs, Shute, 1953; Hopson, 1979; Witmer et al., 2008; Holliday, Witmer, 2009; Lessner, Holliday, 2020). Небольшой передний мост (anterior bridge) присутствует у *Gavialis gangeticus* и отделяет надглазничный нерв (CN V_{II} so) от основного ствола CN V_{II} (Рис. 11I); этот передний мост соответствует заднему мосту боковой клиновидной кости остальных крокодилов.

Боковая пластинка (lateral lamina) – тонкий пластинчатый отросток Pro, который латерально закрывает капсулярную часть кости и контактирует с квадратной костью (Рис. 10C, D, G). Вверх от капсулярной части Pro тянется дорсальный отросток в виде петли (prootic buttress). Это петля окружает отверстие для прохождения междушной пневматической полости и отделяет ее от височного канала, расположенного дорсально. Дорсальный отросток формирует часть заквадратного отверстия и участвует (в разной степени у разных таксонов) в формировании дна височного канала (Рис. 3D, 5, 6, 10, 11)

Pro современных крокодилов пронизана несколькими пневматическими полостями: (1) крупной междушной полостью (intertympanic recess), которая продолжается медиально в полость верхнезатылочной кости и противоположенной Pro и соединяет обе полости среднего уха; (2) глоточнослуховой полостью (pharyngotympanic fossa), которая располагается между боковой пластинкой и капсулярной частью Pro и содержит отверстия и борозды для прохождения CN V_{тymp} и CN VII; (3) переднеушной лицевой полостью (prootic facial pneumatic recess), которая находится внутри верхнего переднего отростка впереди от переднего полукружного канала у некоторых таксонов (Рис. 11, 24, 25, 26).

4.5 Ушнозатылочная кость (Otoccipitale)

Ушнозатылочная кость (далее – Oto) современных крокодилов – комплексное окостенение, которое соответствует слившимся заднеушной (opisthoticum) и боковой затылочной (exoccipitale) костям других диапсид (Parker, 1883; Iordansky, 1973; Bellairs, Kamal, 1981). Oto включает как элементы хондрокраниума эмбрионов (затылочная дуга, парокципитальный отросток, слуховая капсула), так и специфические для крокодилов дермальные эмбриональные окостенения – anterior и posterior juxtaotic laminae, которые соответствуют вентролатеральному отростку сформированной кости (Müller, 1967; Bellairs, Kamal, 1981; Klembara, 2005).

Oto крокодилов можно подразделить на следующие основные части: (1) капсулярная часть; (2) расположенные рядом околоушные структуры – внешнекапсулярный и передневентральный отростки; (3) вентролатеральный отросток; (4) парокципитальный отросток; и (5) затылочная дуга. Oto формирует заднюю треть слуховой капсулы (Рис. 12) и большую часть задней (затылочной) поверхности черепа (Рис. 4), где кость служит место прикрепления разнообразных шейных мышц (Snively, Russell, 2007; Tsuihiji, 2010). Oto крокодилов контактирует со всеми окружающими костями мозговой коробки.

Капсулярная часть окружает заднюю часть полости преддверия (vestibular recess), в которой располагаются ампула заднего полукружного канала, части овального и круглого мешочков эндолимфатического лабиринта (Рис. 12, 13E-G, и 14B) (Retzius, 1884; Baird, 1960). Задний и боковой полукружные каналы пронизывают стенку капсулярной части (Рис. 15D).

Сбоку и сзади от слуховой капсулы имеется сложная ассоциация костных отростков, организующих отверстия для нервов и сосудов, перилимфатического мешка внутреннего уха и метотическое отверстие. Тонкая костная пластинка формирует петлю вокруг перилимфатического мешка и называется перилимфатической петлей (perilymphatic loop) (Рис. 12, 13E-G и 14G) (Walker, 1990). Перилимфатическая петля окружает

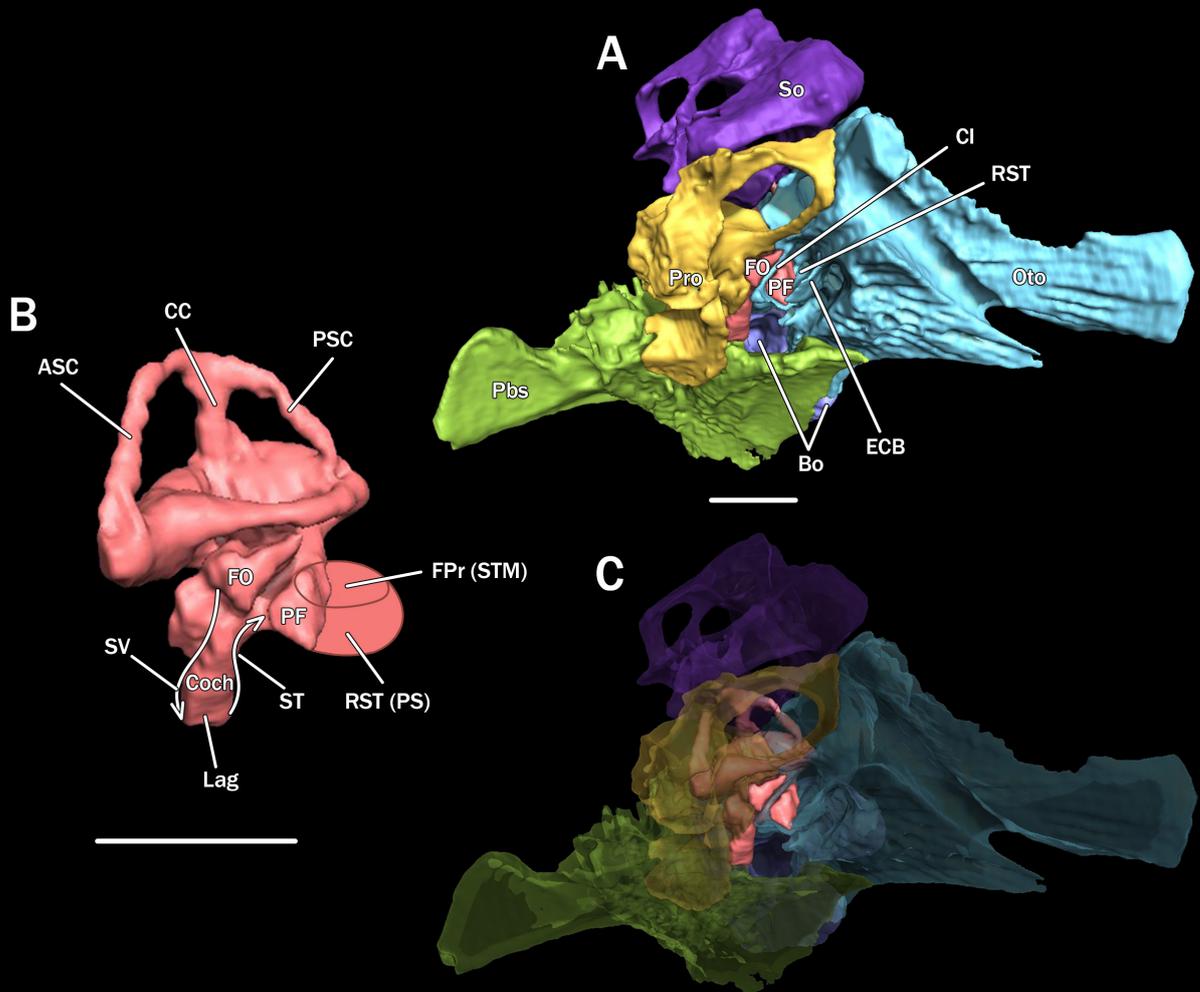


РИСУНОК 12 Анатомия слуховой капсулы (*capsula otica/otic capsule*) крокодилов. А, наклонный переднелатеральный вид неполной мозговой коробки *Alligator mississippiensis* (DVZ М 4/13), эндокаст внутреннего уха *in situ*; показаны только кости, участвующие в образовании слуховой капсулы. С, то же, что и в А, кости полупрозрачные. В, увеличенный эндокаст внутреннего уха *A. mississippiensis* (DVZ М 4/13) с прорисованным перилимфатическим мешком. Стрелки показывают направление перилимфатических цистерн вокруг улиткового протока. ASC, anterior semicircular canal; Bo, basioccipital; CC, crus communis; CI, crista interfenestralis; Coch, cochlear duct; ECB, extracapsular buttress; FO, fenestra ovalis; FPr (STM), fenestra pseudorotunda that forms margins for attachment of the secondary tympanic membrane; Lag, lagena; Oto, otoccipital; Pbs, parabasisphenoid; PF, perilymphatic foramen; Pro, prootic; PSC, posterior semicircular canal; RST (PS), recessus scala tympani that contains extracapsular portion of the perilymphatic sac; So, supraoccipital; ST, scala tympani; SV, scala vestibuli. Линейки равняются 1 см.

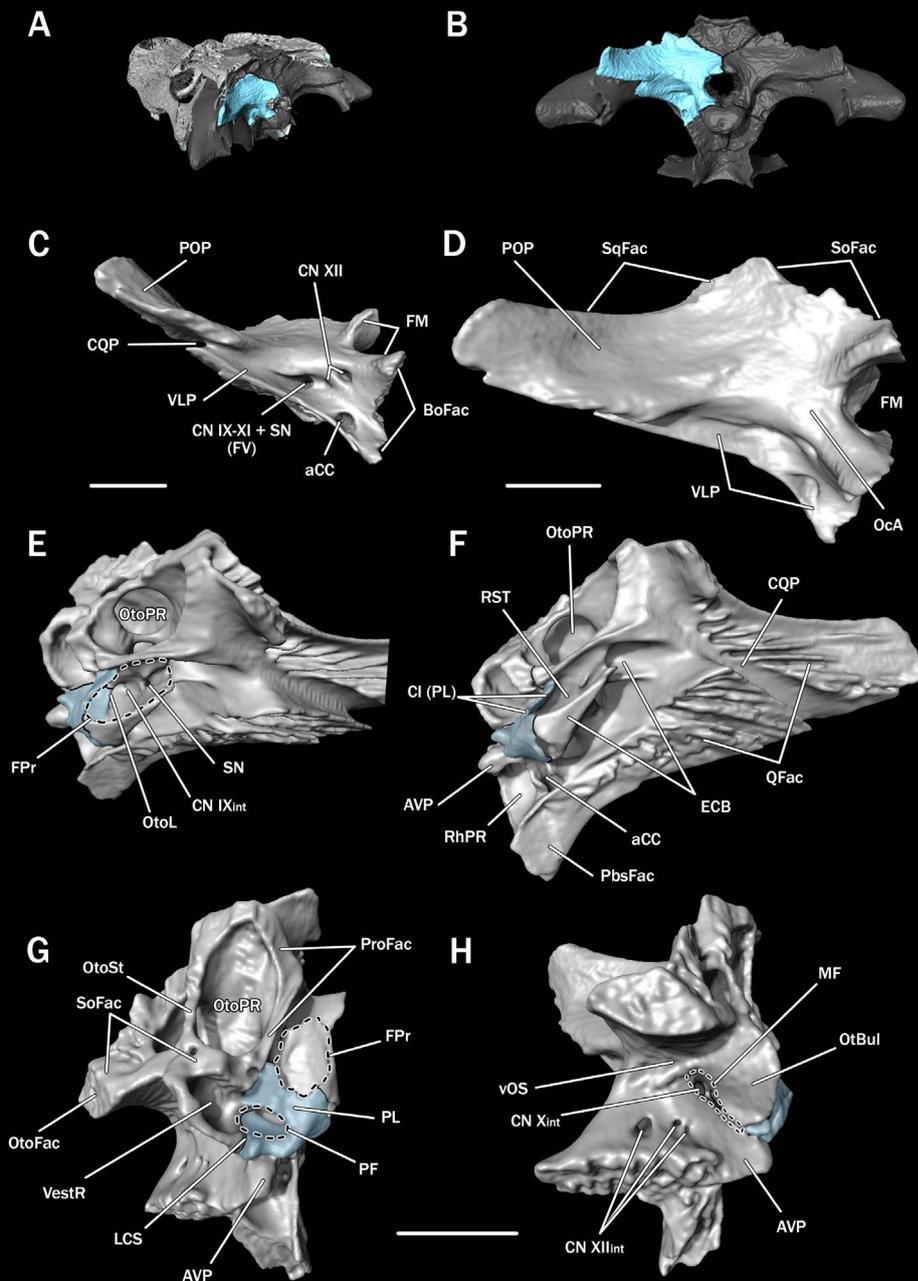


РИСУНОК 13 Анатомия ушнозатылочной кости (otoccipitale) крокодилов. А-В, вставка, показывающая область интереса на *Alligator mississippiensis* (DVZ М 4/13). С-Н, otoccipitale *A. sinensis* (DVZ М 3/13) С, вентральный, Д, задний, Е, наклонный anterодорсальный, F, передний, G, наклонный переднемедиальный, H, медиальный виды. aCC, foramen for cerebral carotid artery; AVP, anteroventral process; BoFac, basioccipital facet; CI (PL), crista interfenestralis of the perilymphatic loop; CN IX – CN XII, external cranial nerve foramina; CN IX_{int} – CN XII_{int}, internal cranial nerve foramina; CQP, cranioquadrate passage; ECB, extracapsular buttress; FM, foramen magnum; FPr, fenestra pseudorotunda; FV, foramen vagi; LCS, loop-closure suture; MF, metotic foramen; Oca, occipital arch; OtBul, otic bulla; OtoFac, otoccipital facet; OtoL, otoccipital ledge; OtoPR, otoccipital pneumatic recess; OtoSt, otoccipital strut; PbsFac, parabasisphenoid facet; PF, perilymphatic foramen; PL, perilymphatic loop; POP, paroccipital process; ProFac, prootic facet; QFac, quadrate facet; RhPR, rhomboidal pneumatic recess; RST, recessus scala tympani; SN, foramen for sympathetic nerve; SoFac, supraoccipital facet; SqFac, squamosal facet; VestR, vestibular recess; VLP, ventrolateral process; vOS, depression for occipital venous sinus. Линейки равняются 1 см.

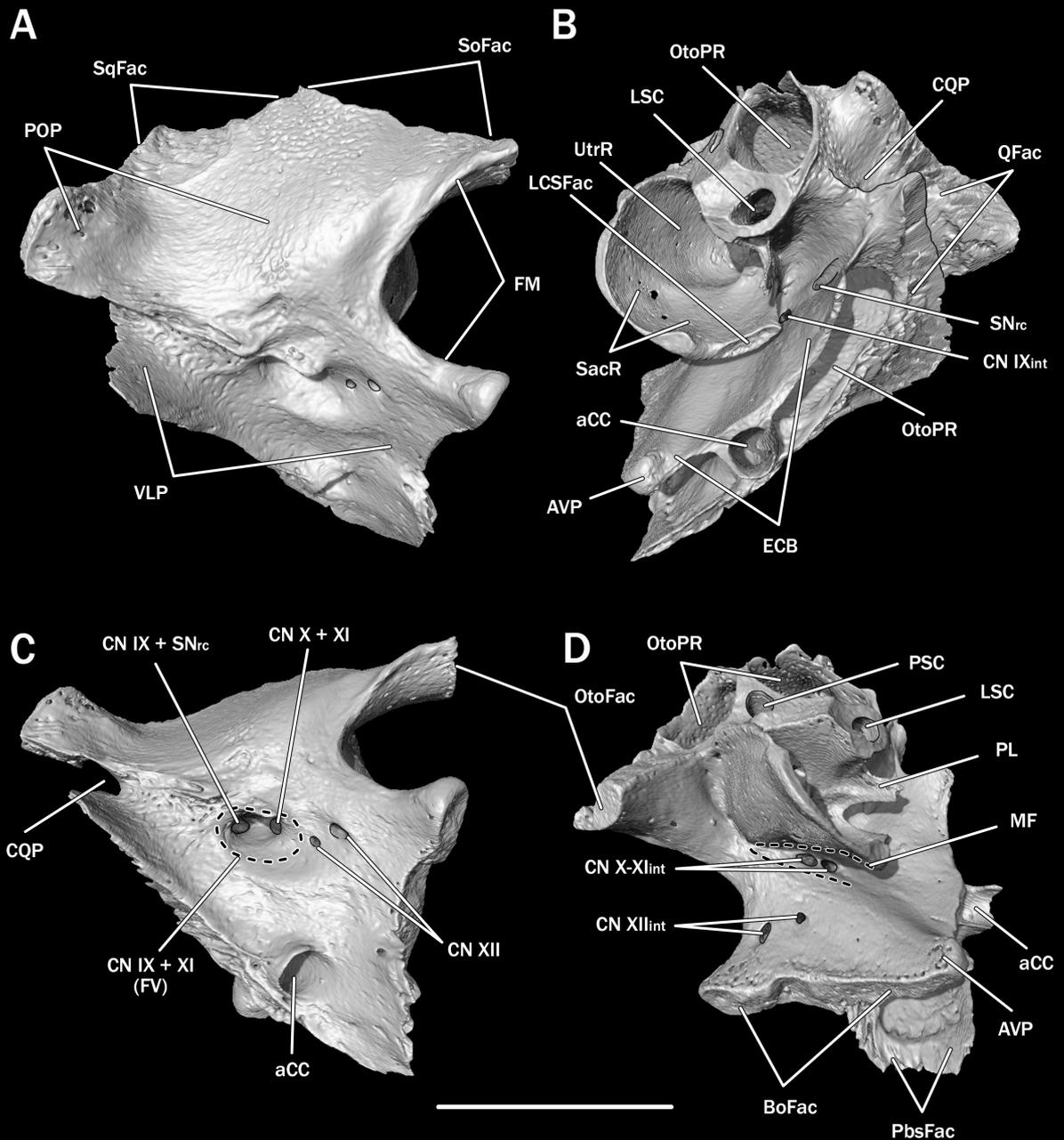


РИСУНОК 14 Анатомия ушнозатылочной кости (отoccipitale) крокодилов. A-D, левая otoccipitale новорожденного *Caiman crocodilus* (PIN сравнительная коллекция, без номера) A, задний, B, передний, C, наклонный вентральный, D, медиальный виды. Перилимфатическая петля (perilymphatic loop) неполная. aCC, foramen for cerebral carotid artery; AVP, anteroventral process; BoFac, basioccipital facet; CN IX + XI (FV), common external foramen vagi for posterior cranial nerves and sympathetic nerve; CN IX + SN, external foramen for glossopharyngeal nerve and sympathetic nerve; CN X + XI, external foramen for vagus and accessory nerves; CN XII, external foramina for hypoglossal nerves; CN IX_{int} – CN XII_{int}, internal cranial nerve foramina; CQP, cranioquadrate passage; ECB, extracapsular buttress; FM, foramen magnum; LCSFac, facet for loop-closure suture; LSC, lateral semicircular canal; MF, metotic foramen; OtoFac, otoccipital facet; OtoPR, otoccipital pneumatic recess; PbsFac, parabasisphenoid facet; PL, perilymphatic loop; POP, paroccipital process; PSC, posterior semicircular canal; QFac, quadrate facet; SacR, saccular recess; SN, foramen for sympathetic nerve; SoFac, supraoccipital facet; SqFac, squamosal facet; UtrR, utricular recess; VLP, ventrolateral process. Линейки равняются 5 мм.

перилимфатическое отверстие, через которое перилимфатический мешок выходит из слуховой капсулы (Рис. 12 и 13G). Острый край перилимфатической петли называется *crista interfenestralis*; он разделяет овальное и круглое окна (соответственно, *fenestra ovalis* и *fenestra pseudorotunda*) (Рис. 12А, С и 13Е–G). Перилимфатическая петля закручивается и формирует шовный контакт с нижним краем капсулярной части *Oto* (*loop-closure suture* или “the suture of the opisthotic with itself” у Walker, 1990) (Рис. 13Е, G). Перилимфатическая петля отделяет *recessus scalae tympani* (содержит перилимфатический мешок) от метотического отверстия (*metotic foramen*, служит для прохождения затылочных нервов CN IX–XI) (Рис. 12В, 13Е–Н и 14В, D). Вместе с переднеушной костью, перилимфатическая петля *Oto* формируют слуховое вздутие (*cochlear prominence*), которое содержит улитковый проток (Рис. 12).

Внешнекапсулярный отросток – тонкая костная пластинка в форме желоба, которая располагается латерально от слуховой капсулы (Рис. 13F и 14В). Внешнекапсулярный отросток соединяется с перилимфатической петлей, и вместе эти структуры формируют края круглого окна и *recessus scalae tympani* (Figures 12 and 13E–G) (Rieppel, 1985). *Recessus scalae tympani* содержит наружную часть перилимфатического мешка, а также отверстия и борозды для прохождения языкоглоточного (IX), блуждающего (X), и добавочного (XI) черепно-мозговых нервов, симпатического нерва и его ветви (*ramus communicans*), которая соединяется с гиомандибулярной ветвью лицевого нерва (CN VII_{hyo}), а также сопровождающие их сосуды (Рис. 5D, E, 13E, F, 14В, и 15) (Shiino, 1914; Bellairs, Shute, 1953; Müller, 1967; Klembara, 2005; Lessner, Holliday, 2020). Костный канал для церебральной ветви внутренней сонной артерии (*cerebral carotid artery*) располагается вентрально внешнекапсулярного отростка (Рис. 13F, 14В, 15). Вентрально и впереди от слуховой капсулы внешнекапсулярный отросток переходит в передневентральный отросток (Рис. 13F–Н и 14D).

Метотическое отверстие располагается на эндокраниальной поверхности *Oto* сзади от слухового барабана и служит для прохождения CN IX–XI и сопровождающих сосудов (Рис. 7С, 13Н, и 14D) (Shiino, 1914; Müller, 1967; Lessner, Holliday, 2020). Метотическое отверстие крокодилов не содержит перилимфатического мешка (в отличие от большинства диапсид) в результате изменений в устройстве внутреннего уха крокодилов (см. 4.2 Основные черты строения мозговой коробки современных крокодилов).

Парокципитальные отростки *Oto* тянутся латерально от основной части кости и формируют большую часть затылка (Рис. 13С, D и 14А); это полностью эндохондральные окостенения, соответствующие *crista parotica* эмбрионального хондрокраниума (Bellairs, Kamal, 1981; Klembara, 2005). Характерной чертой строения *Oto* крокодилов является наличие отдельных вентролатеральных отростков, которые соответствуют специфическим дермальным окостенениям эмбрионов – *juxtaotic laminae* (Klembara, 2005). Парокципитальные и вентролатеральные отростки полностью срослены в сформированной *Oto*, примерная граница между ними проходит по борозде краниоквадратного прохода (Рис. 13F и 14В). У новорожденных крокодилов эти отростки примерно равны по длине (Рис. 14А); позже в онтогенезе парокципитальные отростки становятся шире латероventральных (Рис. 13D). Вентролатеральный отросток содержит общий канал для прохождения CN IX–XI и симпатического нерва и канал для церебральной сонной артерии, которые открываются соответствующими отверстиями на затылке (Рис. 13–15).

Затылочная дуга (*occipital arch*) является окостенением одноименной части эмбрионального хондрокраниума (Bellairs, Kamal, 1981; Evans, 2008). Она формирует

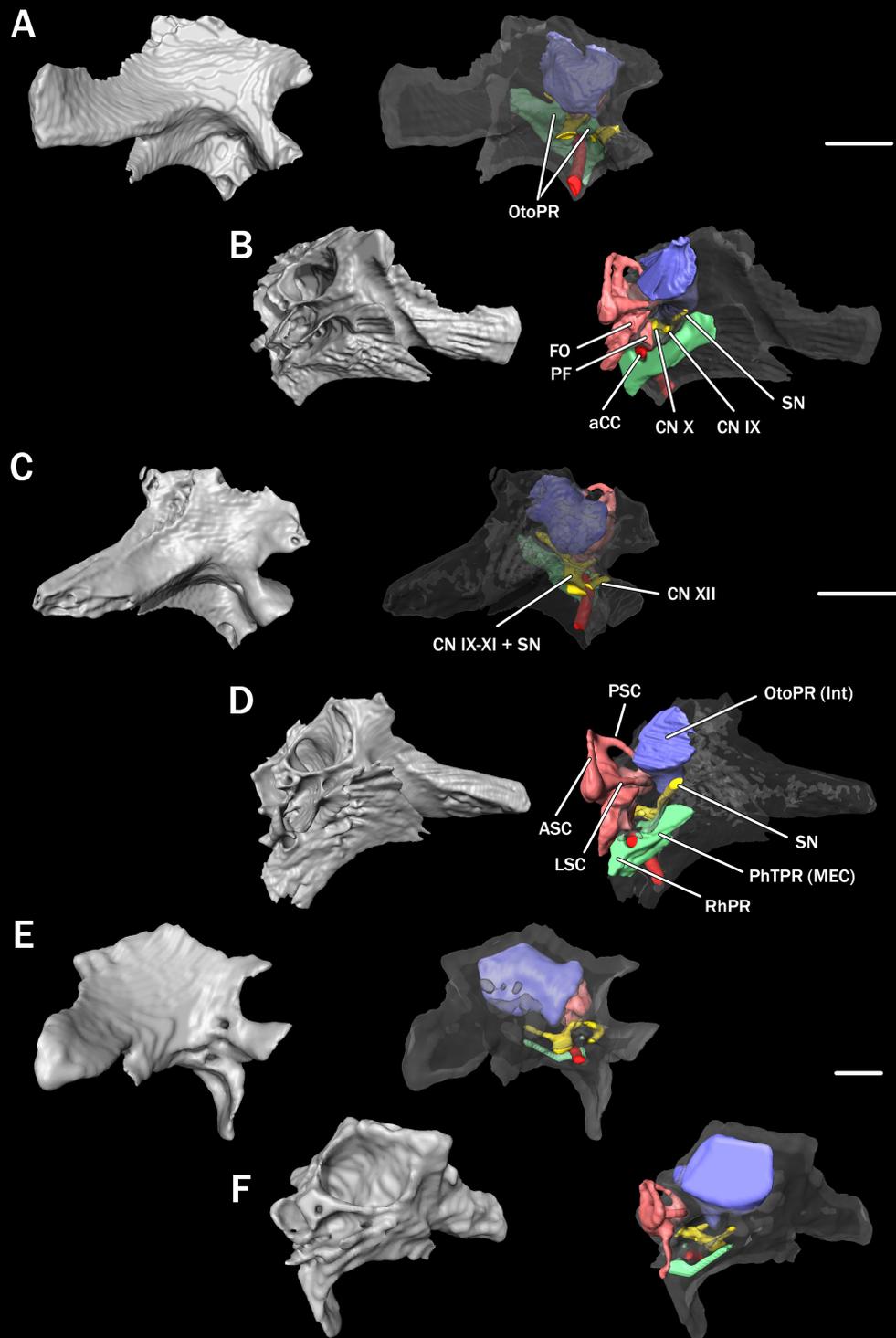


РИСУНОК 15 Сравнение ушнозатылочных костей (отoccipitale) крокодилов. А, С, Е, вид сзади; В, D, F, вид спереди. Каждая пара включает 3D модели непрозрачной кости и полупрозрачной кости с компьютерными эндокастами окружающих нейроваскулярных и пневматических структур. А, В, *Alligator mississippiensis* (DVZ M 4/13); С, D, *Crocodylus novaeguineae* (DVZ M 9/13); Е, F, *Gavialis gangeticus* (ZIN 7249). aCC, cerebral carotid artery; ASC, anterior semicircular canal; CN IX – CN XII, cranial nerves; FO, fenestra ovalis; LSC, lateral semicircular canal; OtoPR, otoccipital pneumatic recess; OtoPR (Int), intertympanic portion of otoccipital pneumatic recess; PF, perilymphatic foramen; PhTPR, pharyngotympanic (middle ear) cavity; PSC, posterior semicircular canal; RhPR, rhomboidal pneumatic recess; SN, sympathetic nerve. Линейки равняются 1 см.

боковой и верхний края основного затылочного отверстия (Рис. 13С, D). Через затылочную дугу проходят 2-3 ветви подъязычного нерва (CN XII), открывающиеся отверстиями на затылке (Рис. 15) (Lessner, Holliday, 2020).

На внутренне поверхности Ото вокруг слуховой капсулы и внешнекапсулярных структур располагаются различные связанные друг с другом пневматические полости (Рис. 13, 14, 15, 24, 25, 26). Дорсально располагается часть междушного полости (intertympanic pneumatic recess), которая у взрослых крокодилов соединяет обе полости среднего уха. Позади капсулярной части располагается ушнозатылочная полость (otoccipital pneumatic recess), которая вентрально соединяется с полостью среднего уха, а дорсально – с междушной полостью.

4.6 Верхнезатылочная кость (Supraoccipitale)

Полностью сформированная верхнезатылочная кость (далее – So) крокодилов является сложным окостенением, соответствующим слившимся верхнеслуховой (epioticum) и собственно верхнезатылочной костям (Parker, 1883; Müller, 1967; Bellairs, Kamal, 1981; Walker, 1990; Rieppel, 1993; Vieira et al., 2019). So имеет форму трапеции, которая окружает объемную центральную междушную пневматическую полость, и состоит из нескольких пластин, соединенных тонкими костными перемычками (Рис. 16). So контактирует с теменной костью дорсально, с переднеушной и ушнозатылочными костями вентрально, и у кайманин – с чешуйчатыми костями дорсолатерально (Рис. 4, 6, 7). So можно подразделить на несколько основных частей: (1) передняя пластинка; (2) задняя пластинка; и (3) дорсальная пластинка.

Передняя пластинка (anterior lamina) формирует вогнутую эндокраниальную поверхность So и по бокам от нее включает парные капсулярные части (Рис. 16D, E). Капсулярные части So формируют верхнюю треть слуховой капсулы и содержат полость общей ножки (crus communis или sinus superior utricli) переднего и заднего полукружных каналов (Retzius, 1884; Walker, 1990). Полости для флоккулярных выростов мозжечка (flocculus cerebelli) не выражены на медиальной поверхности слуховой капсулы крокодилов. Вентрально передняя пластинка сливается с задней пластинкой; кроме того, между ними тянутся тонкие костные балки (otoccipital strut), которые разделяют отверстия для пневматических полостей (Рис. 16D).

Задняя пластинка (posterior lamina) формирует заднюю (затылочную) поверхность So. Выход So на затылочной поверхности черепа крокодилов имеет форму треугольника, вершина которого направлена вниз (Рис. 16С). Короткие парные заднезатылочные отростки (postoccipital processes) расположены в заднедорсальных углах задней пластинки. Вертикальный сагиттальный закривковый гребень (sagittal nuchal crest) тянется по центру затылочной поверхности So. Эти отростки и гребень служат для крепления шейных мышц (Snively and Russell, 2007; Tsuihiji, 2010).

Дорсальная пластинка (dorsal lamina) формирует верхнюю поверхность So. Ее центральная часть контактирует с теменной костью, в то время как латеральные края участвуют в формировании дна височного канала (Рис. 6). На дорсальной пластинке имеется 2 пары отверстий, через которые соединяются пневматические полости в теменной и верхнезатылочной костях (Рис. 16F и 17). Дорсальная пластинка верхнезатылочной кости не имеет выхода на крыше черепа у *Alligator spp.* и имеет небольшой выход у *Crocodylus*, *Tomistoma*, *Osteolaemus* и *Paleosuchus*. У *Caiman* и *Melanosuchus* дорсальная пластинка So имеет большой выход на крыше черепа и отделяет теменную кость от заднего края крыши черепа (Brochu, 1999).

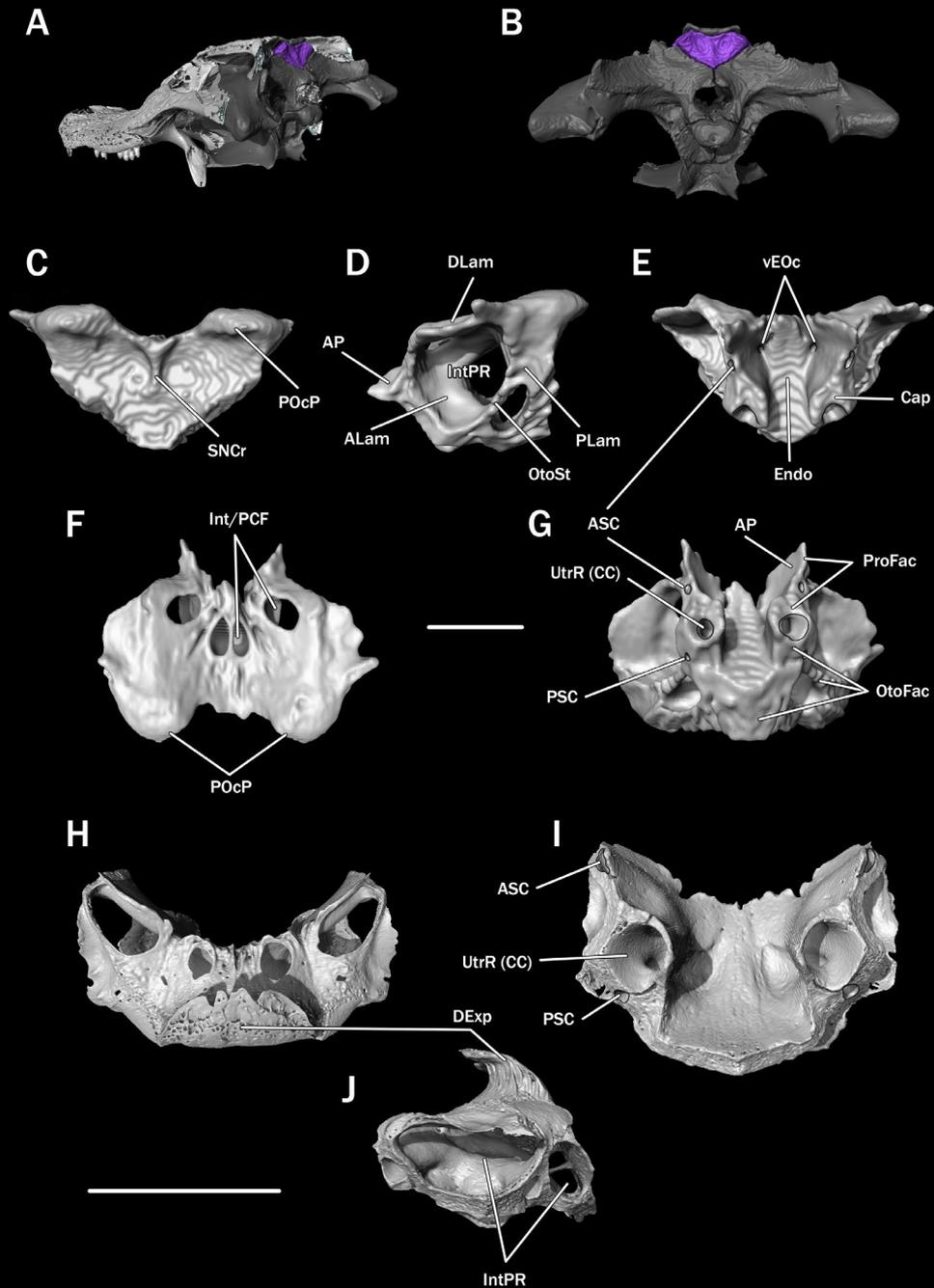


РИСУНОК 16 Анатомия верхнезатылочной кости (supraoccipitale) крокодилов. А-В, вставка, показывающая область интереса на *Alligator mississippiensis* (DVZ М 4/13). С-Г, supraoccipitale *A. sinensis* (DVZ М 3/13) С, задний, D, левый латеральный, Е, медиальный, F, дорсальный, G, вентральный виды. H-J, supraoccipitale новорожденного *Caiman crocodilus* (PIN сравнительная коллекция, без номера) H, дорсальный, I, вентральный, J, левый латеральный виды. ALam, anterior lamina; AP, anterior process; ASC, anterior semicircular canal; Cap, capsular portion; DExp, dorsal exposure; DLam, dorsal lamina; Endo, endocranial surface; IntPR, intertympanic pneumatic recess; Int/PCF, foramen for communication of intertympanic and parietal pneumatic recesses; OtoFac, otoccipital facet; OtoSt, otoccipital strut; PLam, posterior lamina; POcP, postoccipital process; ProFac, prootic facet; PSC, posterior semicircular canal; SNCr, sagittal nuchal crest; UtrR (CC), utricular recess (crus communis); vEOc, foramen for external occipital vein. Линейки равняются 1 см (для С-Г) и 5 мм (для H-J).

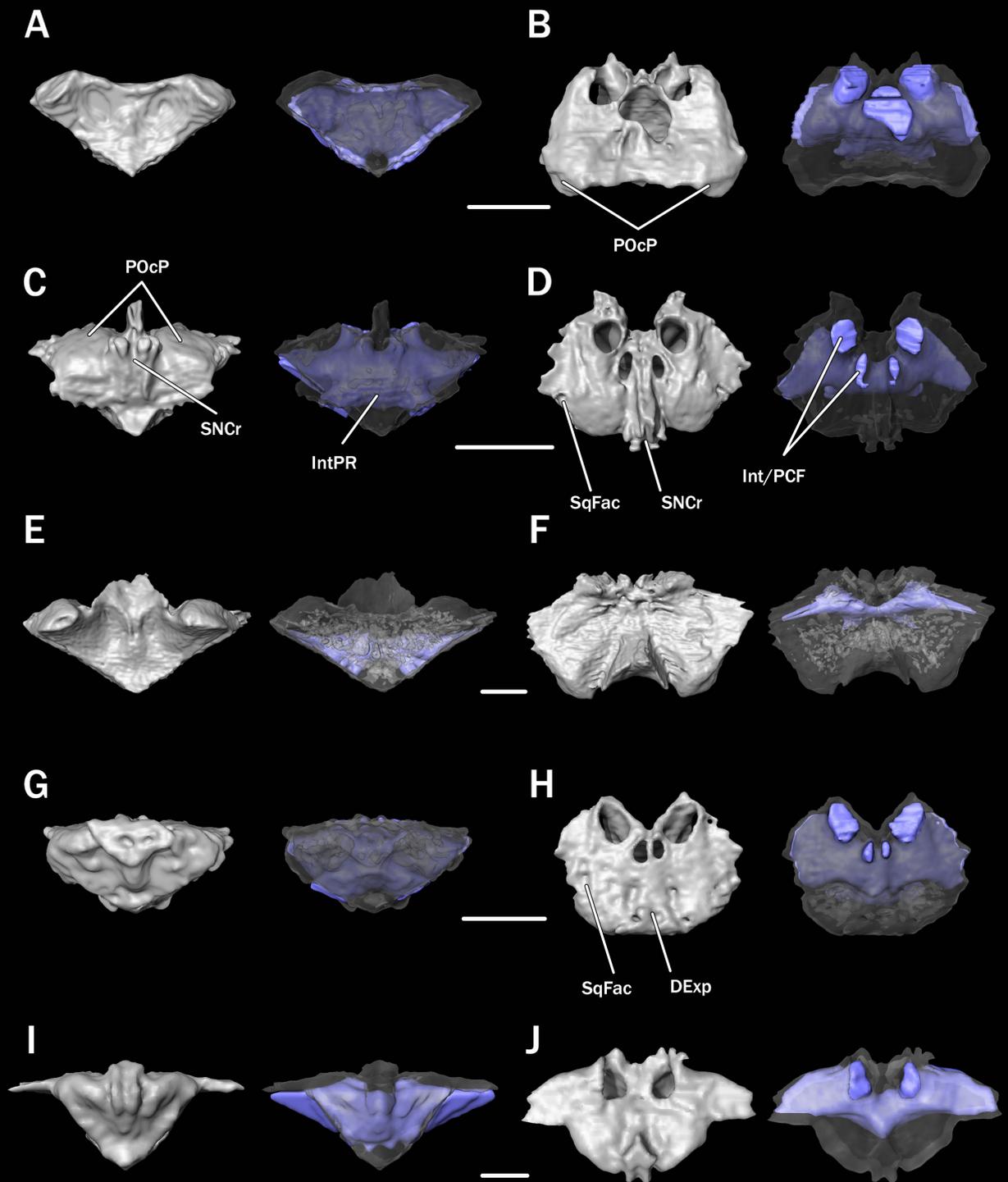


РИСУНОК 17 Сравнение верхнезатылочных костей (supraoccipitale) крокодилов. А, С, Е, G, I вид сзади; В, D, F, H, J вид сверху. Каждая пара включает 3D модели непрозрачной кости и полупрозрачной кости с компьютерными эндокастами окружающих нейроваскулярных и пневматических структур. А, В, *Alligator mississippiensis* (DVZ M 4/13); С, D, *Crocodylus novaeguineae* (DVZ M 9/13); Е, F, *Tomistoma schlegelii* (ZMMU MSU R-13859); G, H, *Osteolaemus tetraspis* (DVZ M 7/13); I, J, *Gavialis gangeticus* (ZIN 7249). DExp, dorsal exposure; IntPR, intertympanic pneumatic recess; Int/PCF, foramen for communication of intertympanic and parietal pneumatic recesses; POcP, postoccipital process; SNCr, sagittal nuchal crest; SqFac, squamosal facet. Линейки равняются 1 см.

4.7 Парабазисфеноид (*Parabasisphenoideum*)

Парабазисфеноид (далее – Pbs) крокодилов является сложным окостенением, включающим как эндохондральные (передняя часть базальной пластинки (*lamina basalis/basal plate*), задняя часть трабекул (*trabeculae cranii*), часть межглазничной перегородки, полярные хрящи (*polar cartilages*)), так и дермальные элементы (непарный парасфеноид (*parasphenoideum*), парные базитемпоралии (*basitemporalia*) и парахордалии (*parachordalia*)) (Parker, 1883; Müller, 1967; Bellairs, Kamal, 1981; Klembara, 1993). В ходе онтогенеза дорсовентрально плоский Pbs новорожденных крокодилов (Рис. 18Н-К) вытягивается в высоту в ходе процесса, описанного под названием краниального метаморфоза (Tarsitano, 1985) (Рис. 18С-Г).

Pbs взрослых крокодилов имеет форму клина и образует переднюю часть дна мозговой полости. Pbs имеет сложные шовные контакты с большинством костей нейрокраниума, а также с квадратными и крыловидными костями. В результате этих обширных контактов Pbs современных крокодилов практически не выходит ни на латеральную, ни на вентральную или заднюю поверхность мозговой коробки (Рис. 3, 4). Pbs можно подразделить на следующие основные части: (1) рострум; (2) центральная часть или тело; (3) задняя нисходящая пластинка; и (4) заднелатеральные крыловидные отростки.

Рострум (*rostrum* или *processus cultriformes*) является латеромедиально плоским отростком, направленным вперед (Рис. 18F, H). Он имеет тупой дорсовентрально высокий передний конец и сильно отличается от удлиненного и заостренного рострума большинства других диапсид (Evans, 1986, 2008; Walker, 1990; Clark et al., 1993; Sobral et al., 2016). В основании рострума присутствуют парные отверстия для небной ветви лицевого нерва (CN VII_{pl}) и сопутствующих некрупных небных артерий (*sphenopalatine artery*) (Walker, 1990; Brochu, 1999; Sedlmayr, 2002) (Рис. 19).

В месте соединения рострума и тела Pbs располагается гипофизарная полость (*hypophyseal fossa*). Ее основание образовано рострумом, а задний и верхний края стенками турецкого седла (*dorsum sellae*) (Рис. 18С, G, I, K). Гипофизарная полость крокодилов относительно глубокая и направлена задневентрально (Рис. 7В). На ее задней поверхности открываются парные отверстия церебральных сонных артерий (*cerebral carotid arteries*) и отводящего нерва (CN VI) (Porter et al., 2016) (Рис. 18G, K и 19). Рострум и область гипофизарной ямы некоторых современных таксонов (*Alligator*, *Caiman*, *Osteolaemus*) содержат систему пневматических полостей – пресонную, засонную и ростральную полости (*precarotid*, *postcarotid*, и *rostral recesses*); эти полости в большей степени выражены у эмбрионов и новорожденных крокодилов и редуцируются в ходе онтогенеза (Рис. 19 и 27).

Тело Pbs является основной частью кости; оно формирует дно эндокраниальной полости и имеет мощные шовные контакты с крыловидными костями (Рис. 18). Тело имеет небольшой выход на боковую стенку мозговой коробки у крокодилов (*Crocodylus*, *Mecistops*, *Tomistoma*) и гавиалид (*Gavialis gangeticus*: ZIN 50, ZIN 7249, UF11898; вымерший *G. bengawanicus*: MB.R. 1960) (Рис. 3В, D, F, G) (Brochu, 1999: признак 129). Этот выход стабильно отсутствует у аллигаторид (*Alligator* spp., *Caiman* spp., *Paleosuchus trigonatus*) и в разной степени развит у остеолемин (*Osteolaeminae*: *Crocodylidae*), например, отсутствует у некоторых образцов *Osteolaemus tetraspis* (DVZ M 7/13) и вымершего *Voay robustus* (MB.R. 4124) (Рис. 3С, E, H). Тело Pbs содержит объемные пневматические полости – медиальную глоточную полость (*median pharyngeal recess*) и ее парные ответвления (*parabasisphenoid recesses*) (Рис. 19, 24-27).

Задняя поверхность Pbs образует дорсовентрально высокую нисходящую пластинку (Brochu, 2004). Эта пластинка видна на затылочной поверхности черепа под медиальным

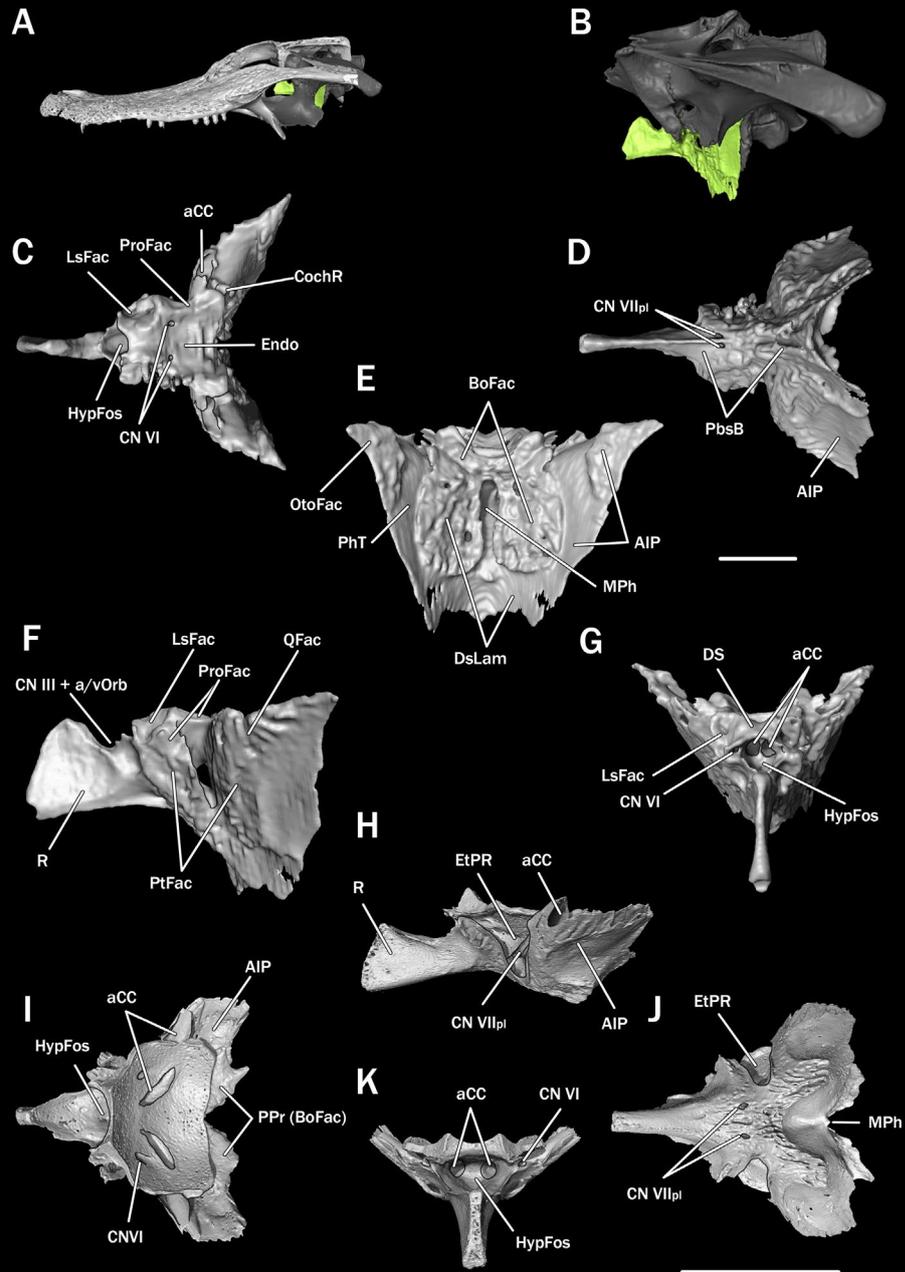


РИСУНОК 18 Анатомия парабазисфеноида (parabasisphenoideum) крокодилов. А-В, вставка, показывающая область интереса на *Alligator mississippiensis* (DVZ М 4/13). С-Г, parabasisphenoideum *A. mississippiensis* (DVZ М 4/13) С, дорсальный, D, вентральный, E, задний, F, левый латеральный, G, передний виды. H-К, parabasisphenoideum новорожденного *Caiman crocodilus* (PIN сравнительная коллекция, без номера) H, левый латеральный, I, дорсальный, J, вентральный, K, передний виды. aCC, foramen for cerebral carotid artery; AIP, alar process; BoFac, basioccipital facet; CN III + a/vOrb, common foramen for oculomotor nerve and orbital artery and vein; CN VI, foramen for abducens nerve; CN VII_{pl}, foramen/groove for palatine branch of the facial nerve; CochR, cochlear recess; DS, dorsum sellae; DsLam, descending lamina; Endo, endocranial surface; EtPR, pneumatic recessus epitubaricus; HypFos, hypophyseal fossa; LsFac, laterosphenoid facet; MPh, median pharyngeal canal/foramen; OtoFac, otoccipital facet; PbsB, body of parabasisphenoid; PhT, groove of pharyngotympanic canals; PPr (BoFac), posterior projection (basioccipital facet); ProFac, prootic facet; PtFac, pterygoid facet; QFac, quadrate facet; R, rostrum. Линейки равняются 1 см (для С-Г) и 5 мм (для H- К).

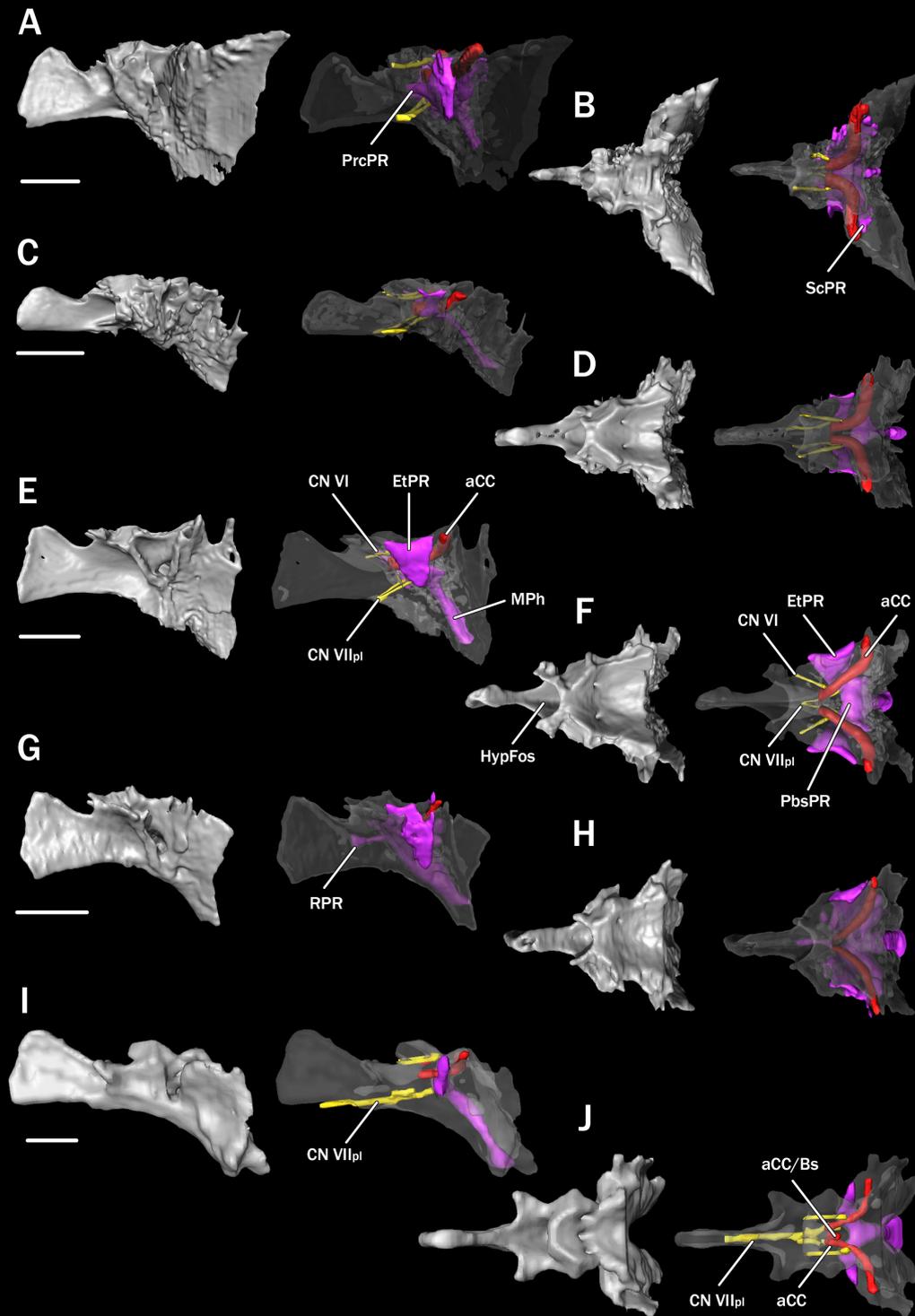


РИСУНОК 19 Сравнение парабазисфеноидов (parabasisphenoideum) крокодилов. А, С, Е, G, I левый латеральный вид; В, D, F, H, J вид сверху. Каждая пара включает 3D модели непрозрачной кости и полупрозрачной кости с компьютерными эндокастами окружающих нейроваскулярных и пневматических структур. А, В, *Alligator mississippiensis* (DVZ M 4/13); С, D, *Crocodylus novaeguineae* (DVZ M 9/13); Е, F, *Mecistops cataphractus* (DVZ M 6/13); G, H, *Osteolaemus tetraspis* (DVZ M 7/13); I, J, *Gavialis gangeticus* (ZIN 7249). aCC, cerebral carotid artery; aCC/Bs, arterial branch between cerebral carotid and basilar arteries; CN VI, abducens nerve; CN VII_{pl}, palatine branch of the facial nerve; EtPR, pneumatic recessus epitubaricus; HypFos, hypophyseal fossa; MPh, median pharyngeal pneumatic canal; PbsPR, parabasisphenoid pneumatic recess; PrcPR, precarotid pneumatic recess; RPR, rostral pneumatic recess; ScPR, subcarotid pneumatic recess. Линейки равняются 1 см.

глоточным отверстием некоторых таксонов (Рис. 4). Задняя пластинка имеет парные фасетки для контакта с основной затылочной костью, разделенные в центре медиальным глоточным каналом (median pharyngeal canal), а по краям обрамленные парными глоточнослуховыми каналами (pharyngotympanic canals) (Рис. 18Е). До краниального метаморфоза высокая задняя пластинка Pbs не выражена, она соответствует парным задним отросткам новорожденных особей (Рис. 18I). Эти задние отростки соответствуют парным дермальным парахордалиям эмбрионов (Klembara, 1993).

Парные крыловидные отростки отходят от тела в заднелатеральном направлении и имеют выход на стенку мозговой коробки крокодилов (Рис. 3, 18D, E). Они присутствуют у новорожденных крокодилов (Рис. 18H, I; contra Brochu, 2004), но расположены горизонтально до прохождения краниального метаморфоза. Они соответствуют парным дермальным базитемпоралиям эмбрионов (Klembara, 1993).

4.8 Основная затылочная кость (Basioccipitale)

Основная затылочная кость (далее – Во) является эндохондральным окостенением задней части базальной пластинки эмбриона (lamina basalis/basal plate). До прохождения краниального метаморфоза, Во дорсовентрально плоская и хорошо видна на вентральной поверхности черепа эмбрионов и новорожденных крокодилов (Рис. 20H–J). В течение нескольких первых лет жизни Во вытягивается в дорсовентральном направлении и перестает обнажаться на вентральной поверхности черепа взрослых крокодилов (Рис. 20C–E). Во формирует заднюю часть базикраниума и дна мозговой полости. Ее основные части: (1) эндокраниальная поверхность; (2) задняя пластинка; (3) затылочный мышцелок.

Эндокраниальная поверхность Во вогнутая и по краям ограничена фасетками для ушнозатылочных костей (Рис. 20G). Переднебоковые края Во формируют небольшие части дна полости улиткового протока (Рис. 20D, G). Во формирует нижний край основного затылочного отверстия (Рис. 4). Округлый затылочный мышцелок располагается на небольшой шейке.

Поверхность задней пластинки (basioccipital plate) обращена на затылочную сторону (Рис. 20C–E). Выраженные базальные бугры отсутствуют; тонкие бугристости (basioccipital tuberosities) тянутся вдоль латеральных и вентрального краев задней пластинки (Рис. 20C). Эти бугристости у крокодилов соответствуют базальным буграм прочих диапсид и служат для прикрепления шейной мускулатуры (Iordansky, 1973; Snively, Russell, 2007; Tsuihiji, 2010; Nesbitt, 2011). Узкий медиальный гребень тянется вертикально по задней поверхности пластинки под затылочным мышцелком (Рис. 20C и 21). Большая часть Во (впереди от мышцелка и бугристостей) пронизана пневматической полостью (basioccipital pneumatic recess), которая медиально соединяется с медиальной глоточной системой, а по краям – с ромбовидными полостями среднего уха (rhomboidal recess) (Рис. 21, 24-26). Впереди Во формирует заднюю стенку парных глоточнослуховых каналов (pharyngotympanic canals) и непарного медиального глоточного канала (median pharyngeal canal) (Рис. 21).

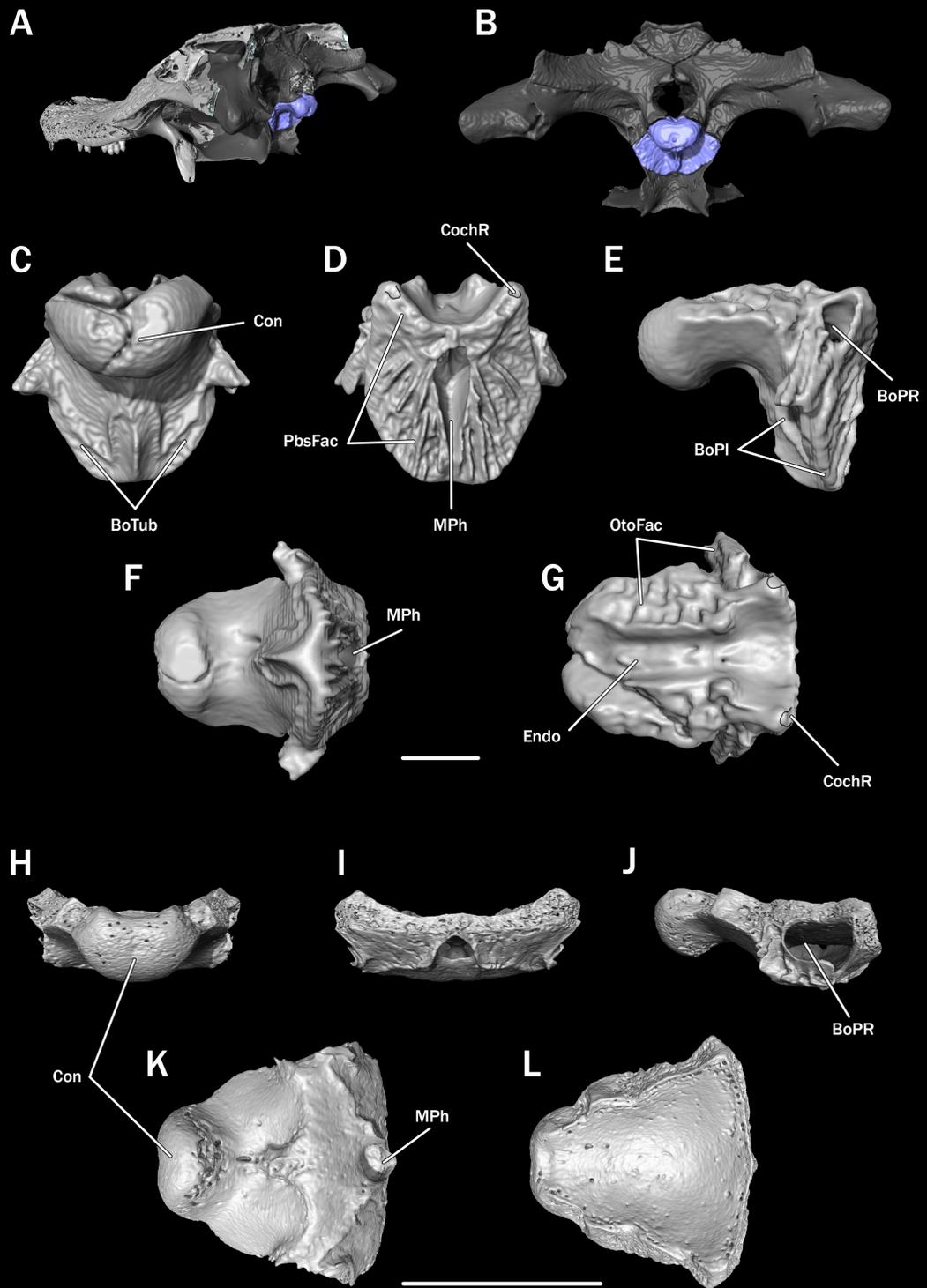


РИСУНОК 20 Анатомия основной затылочной кости (basioscapitale) крокодилов. А-В, вставка, показывающая область интереса на *Alligator mississippiensis* (DVZ М 4/13). С-Г, basioscapitale *A. sinensis* (DVZ М 3/13) С, задний, D, передний, Е, правый латеральный, F, вентральный, G, дорсальный виды. H-L, basioscapitale новорожденного *Caiman crocodilus* (PIN сравнительная коллекция, без номера) H, задний, I, передний, J, правый латеральный, K, вентральный, L, дорсальный виды. BoPl, basioscapital plate; BoPR, basioscapital pneumatic recess; BoTub, basioscapital tuberosities; CochR, cochlear recess; Con, occipital condyle; Endo, endocranial surface; MPh, median pharyngeal pneumatic canal; OtoFac, otoccipital facet; PbsFac, parabasisphenoid facet. Линейки равняются 1 см (для С-Г) и 5 мм (для H-L).

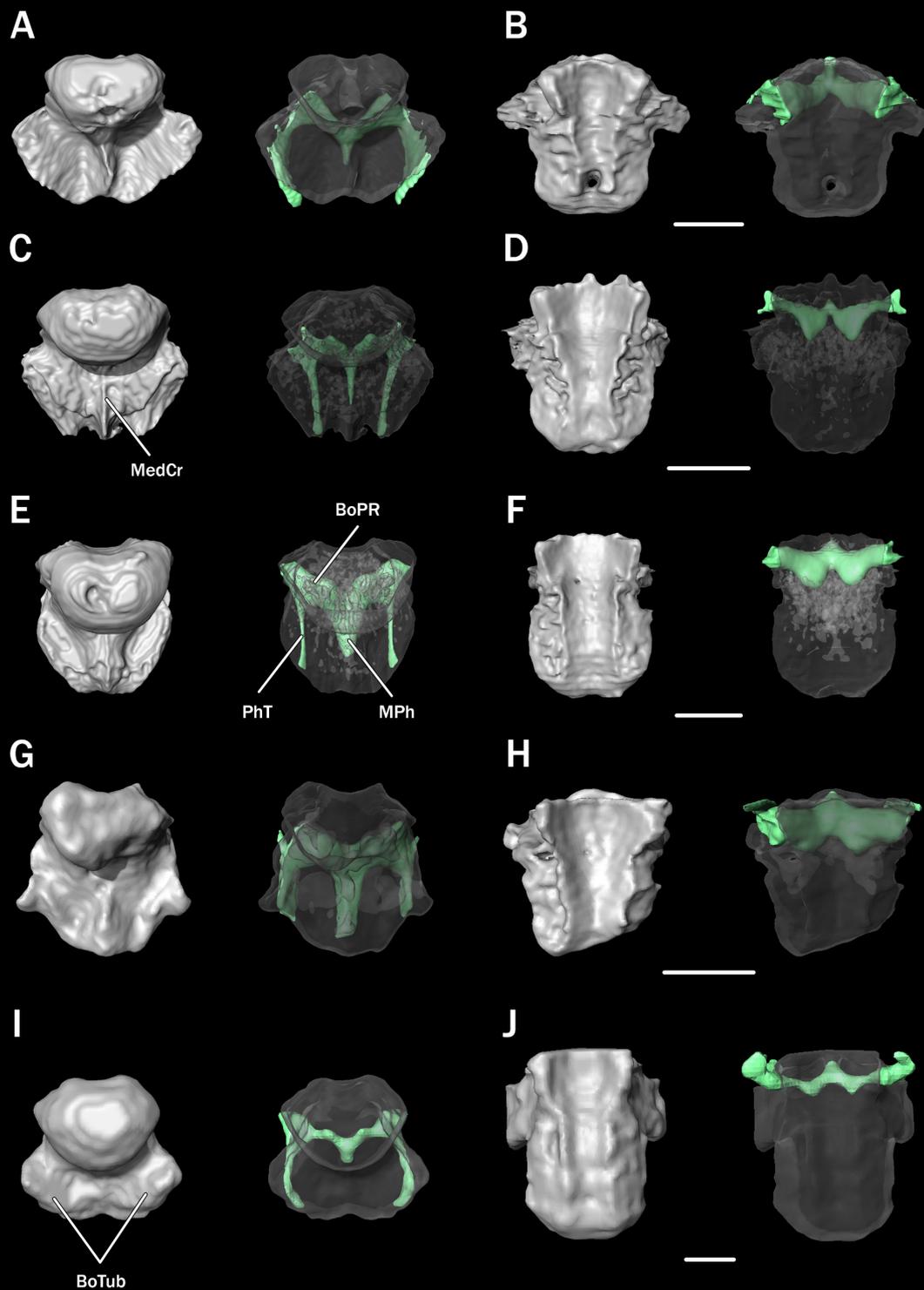


РИСУНОК 21 Сравнение основных затылочных костей (basioccipitale) крокодилов. А, С, Е, G, I вид сзади; В, D, F, H, J вид сверху. Каждая пара включает 3D модели непрозрачной кости и полупрозрачной кости с компьютерными эндокастами окружающих нейроваскулярных и пневматических структур. А, В, *Alligator mississippiensis* (DVZ M 4/13); С, D, *Crocodylus novaeguineae* (DVZ M 9/13); Е, F, *Mecistops cataphractus* (DVZ M 6/13); G, H, *Osteolaemus tetraspis* (DVZ M 7/13); I, J, *Gavialis gangeticus* (ZIN 7249). BoPR, basioccipital pneumatic recess; BoTub, basioccipital tuberosities; MedCr, medial crest; MPh, median pharyngeal pneumatic canal; PhT, pharyngotympanic canal. Линейки равняются 1 см.

4.9 Квадратная кость (Quadratum)

Квадратная кость (далее – Q) является основным элементом спланхнокраниума в черепе крокодилов. Она сильно модифицирована в сравнении с этим элементом других диапсид (см. 4.2 Основные черты строения мозговой коробки современных крокодилов). Q крокодилов является сложным окостенением, которое включает практически полностью небноквадратный хрящ, а также дополнительные дермальные зачатки эмбрионов – lamina palatoquadrati anterior (Klembara, 2004; Holliday, Witmer, 2008, 2009). Q имеет шовные контакты с практически всеми элементами нейрокраниума, а также с крыловидными, теменными и чешуйчатыми костями (Рис. 3 и 4). Латеральная и вентральная поверхности Q имеют выраженные гребни для крепления связок и мышц-аддукторов нижней челюсти (Iordansky, 1964, 1973; Holliday, Witmer, 2007, 2009). Q состоит из следующих основных частей: (1) головки и слухового отростка; (2) переднедорсального отростка; (3) переднемедиального отростка; (4) крыловидного отростка; (5) заднедорсального отростка; и (6) тела с челюстными мышцелками.

Коротки ушной отросток (otic process) загибается заднедорсально в виде полумесяца и оканчивается небольшой головкой (capitulum/quadrata head) (Figure 22C, G). Эти части окостеневают эндохондрально и гомологичны головке квадратной кости других диапсид (Walker, 1990; Klembara, 2004). Ушной отросток и головка формируют переднюю часть наружного слухового отверстия (external auditory meatus) и заквадратного отверстия для височноглазничных сосудов (Рис. 3, 5, и 22C, G) (Walker, 1990; Montefeltro et al., 2016). Головка Q покрыта хрящом и формирует синовиальное (но неподвижное) сочленение с чешуйчатой костью (otic joint) (Holliday, Witmer, 2008).

Впереди от слухового отростка находится переднедорсальный отросток (anterodorsal process), который формирует продолжительный контакт с чешуйчатой костью и часть латерального края верхней височной ямы (Рис. 22 C, E, G). Дорсовентрально высокий и короткий переднемедиальный отросток (anteromedial process) находится впереди от слухового отростка и тела Q (Рис. 22 E, H). Он формирует большую часть боковой стенки мозговой коробки и участвует в образовании глазничновисочного отдела черепа. В частности, переднемедиальный отросток формирует задний край крупного внешнего тройничного отверстия (maxillomandibular foramen), в котором лежит тройничный ганглий и отходящие от него верхнечелюстная и нижнечелюстная ветви тройничного нерва (CN V_{II}-V_{III}) (Рис. 3 и 22) (Holliday, Witmer, 2007, 2009). Переднемедиальный отросток соответствует специфическому дермальному окостенению эмбриона (lamina palatoquadrati anterior), которое отсутствует у прочих современных диапсид (Klembara, 2004).

Тело Q составляют основную часть элемента и оканчивается челюстными мышцелками (Рис. 22C, D). Крыловидный отросток отходит вентрально от тела Q, формирует вентральный край наружного тройничного отверстия и сочленяется с крыловидной и ушнозатылочной костями и парабазисфеноидом (Рис. 22E, H).

Тело Q формирует вентральный край наружного слухового отверстия и имеет небольшой дорсально направленный отросток (otic buttress) (Рис. 22C, G) (Montefeltro et al., 2016). Специфическая соединительнотканная мембрана (suspensory plate) прикрепляется к этому отростку и отделяет непосредственно ушную вырезку от находящихся сзади от нее нейроваскулярных каналов (височный канал и краникватратный проход) (Montefeltro et al., 2016). Заднедорсальный отросток (posterodorsal process) отходит от тела Q сзади от наружного слухового отверстия и контактирует с чешуйчатой костью и дистальным концом парокципитального отростка ушнозатылочной кости (Рис. 4, 22C, D, G). Эти контакты являются характерными для продвинутых крокодилморф и сзади ограничивают наружное слуховое отверстие (Pol et

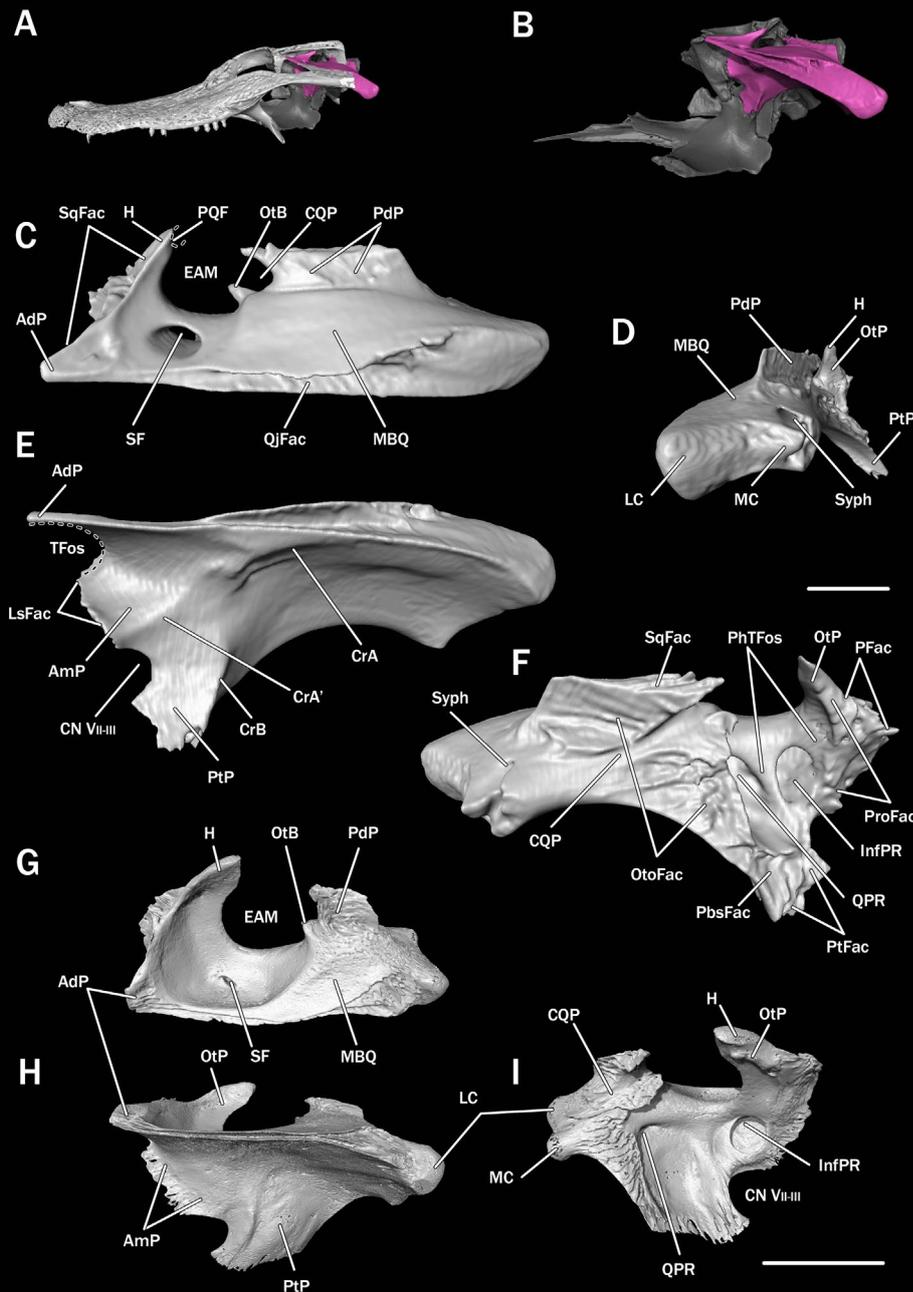


РИСУНОК 22 Анатомия квадратной кости (quadratum) крокодилов. А-В, вставка, показывающая область интереса на *Alligator mississippiensis* (DVZ М 4/13). С-Ф, quadratum *A. mississippiensis* (DVZ М 4/13) С, дорсальный, D, задний, E, левый латеральный, F, медиальный виды. G-I, quadratum новорожденного *Caiman crocodilus* (PIN сравнительная коллекция, без номера) G, дорсальный, H, левый латеральный, I, медиальный виды. AdP, anterodorsal process; AmP, anteromedial process; CN V_{II-III}, maxillomandibular foramen; CQP, cranioquadrate passage; CrA, muscular crest A; CrA', muscular crest A'; CrB, muscular crest B; EAM, external auditory meatus; H, quadrate head; InfPR, infundibular pneumatic recess; LC, lateral condyle; LsFac, laterosphenoid facet; MBQ, main body of quadrate; MC, medial condyle; OtB, otic buttress; OtoFac, otoccipital facet; OtP, otic process; PbsFac, parabasisphenoid facet; PdP, posterodorsal process; PFac, parietal facet; PhTFos, pharyngotympanic pneumatic fossa; PQF, postquadrate foramen; ProFac, prootic facet; PtFac, pterygoid facet; PtP, pterygoid process; QjFac, quadratojugal facet; QPR, quadrate pneumatic recess; SF, subtympanic foramen; SqFac, squamosal facet; Syph, pneumatic siphonium; TFos, temporal fossa. Линейки равняются 1 см (для С- F) и 5 мм (для G-I).

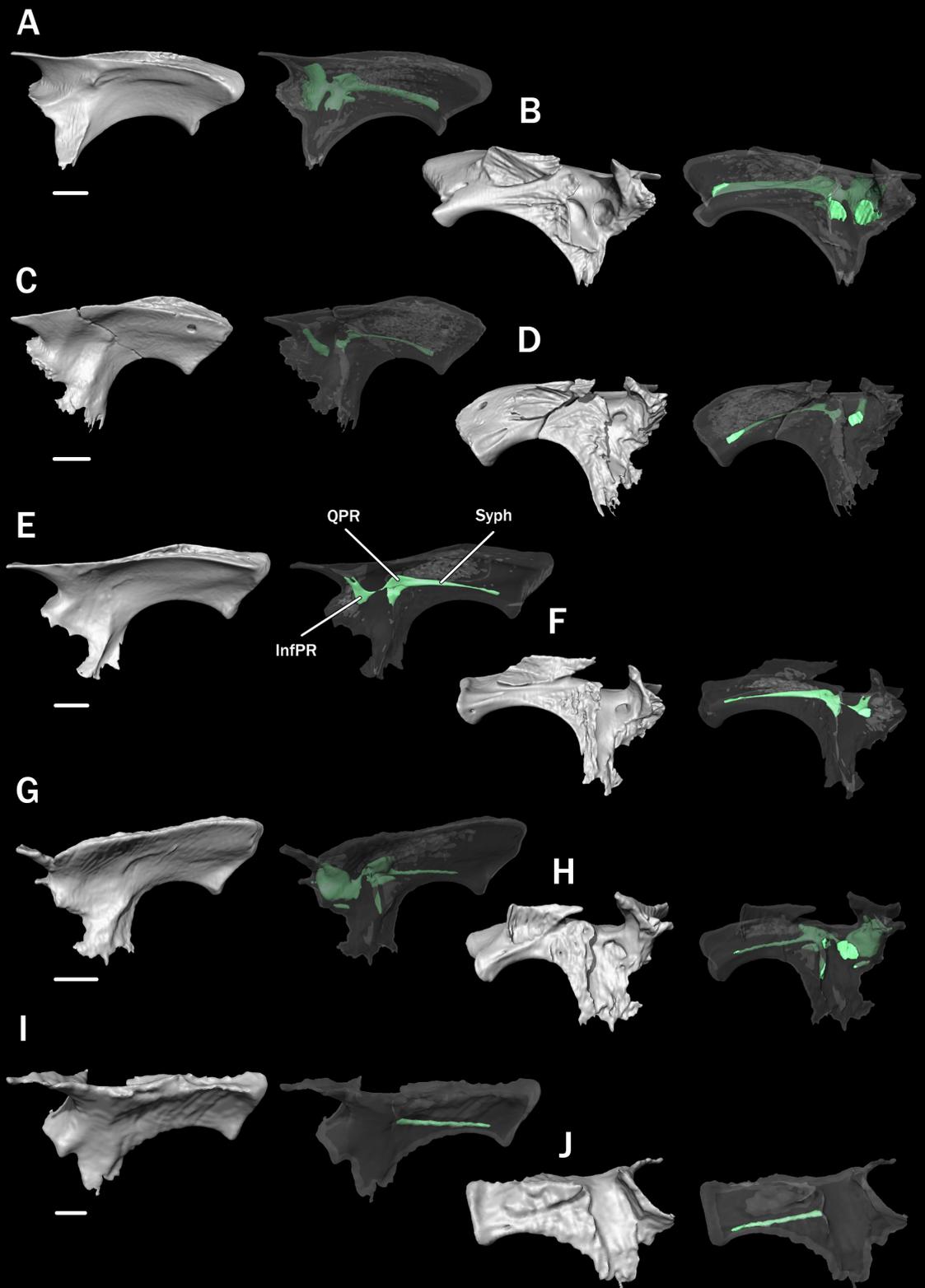


РИСУНОК 23 Сравнение квадратных костей (quadratum) крокодилов. А, С, Е, G, I левый латеральный вид; В, D, F, H, J медиальный вид. Каждая пара включает 3D модели непрозрачной кости и полупрозрачной кости с компьютерными эндокастами окружающих нейроваскулярных и пневматических структур. А, В, *Alligator mississippiensis* (DVZ M 4/13); С, D, *Crocodylus novaeguineae* (DVZ M 9/13); Е, F, *Mecistops cataphractus* (DVZ M 6/13); G, H, *Osteolaemus tetraspis* (DVZ M 7/13); I, J, *Gavialis gangeticus* (ZIN 7249). InfPR, infundibular pneumatic recess; QPR, quadrate pneumatic recess; Syph, pneumatic siphonium (extension of quadrate recess). Линейки равняются 1 см.

al., 2013; Montefeltro et al., 2016). Краниоквадратный проход соответствует борозде на внутренне (заднемедиальной) части квадратной кости между заднедорсальным и крыловидным отростками (Figure 22F, I).

Q крокодилов содержит несколько пневматических полостей. На медиальной поверхности кости присутствует обширная депрессия (pharyngotympanic fossa), которая соответствует боковой стенке обширной полости среднего уха (pharyngotympanic recess) (Рис. 22F, I). От этой депрессии внутрь кости заходят две системы полостей: (1) инфундибулярная полость (infundibular recess), лежащая в районе слухового отростка и открывающаяся наружу субмембранным отверстием (subtympanic foramen); (2) и лежащая кзади квадратная полость (quadrate recess) в теле кости (Рис. 22 и 23) (Iordansky, 1973; Dufeu, Witmer, 2015; Montefeltro et al., 2016). Квадратная полость имеет длинную полую эпителиальную трубку (siphonium), которая проходит через все тело, открывается наружу в районе медиального челюстного мышелка, входит в сочленовную кость нижней челюсти и формирует внутри нее соответствующую пневматическую полость (articular recess) (Рис. 23) (Iordansky, 1973; Dufeu, Witmer, 2015).

5. ОБСУЖДЕНИЕ

5.1 Сравнение анатомии мозговых коробок современных крокодилов: выявление новых признаков, потенциально информативных для филогенетического анализа

В целом, мозговые коробки различных таксонов современных крокодилов имеют сходное строение и обладают комплексом аутапоморфных признаков, давно известных для *Crocodylia* и *Crocodylomorpha* (см. 4.2 Основные черты строения мозговой коробки современных крокодилов). Н.Н. Иорданский (Iordansky, 1973) впервые привел общие данные о вариативности строения мозговой коробки в пределах клады. Clark (1986, 1994) и Brochu (1999, и последующие работы) включили некоторые признаки мозговой коробки в их филогенетические анализы *Crocodylomorpha* и *Crocodylia*. Однако детальные различия в строении мозговой коробки различных таксонов были слабо освещены в предыдущих исследованиях. Конкретные признаки строения нейрокраниума, в особенности его эндокраниальной части, имеют слабое представительство в опубликованных таксон-признаковых матрицах для филогенетического анализа *Crocodylia* – примерно 10-12% выборки (Brochu, 1999; Brochu, Storrs, 2012; Narváez et al., 2015). Кроме того, некоторые признаки и их кодировки (например, 161, 165, и 167 из анализа Brochu, Storrs, 2012) требуют пересмотра в соответствии с данными настоящего исследования.

В данной части я обсуждаю некоторые анатомические признаки, которые были выявлены в ходе данного исследования и могут быть потенциально информативными для филогенетического анализа клады. Обсуждение строится на принципах сравнительно-анатомического анализа, т.к. до включения в филогенетический анализ и рассмотрения ископаемых форм нельзя утверждать с уверенностью, являются ли указанные черты синапоморфиями или аутапоморфиями определенных групп. В данный момент я работаю над ревизией филогенетической матрицы *Crocodylia*, куда планирую включить эти и другие признаки нейрокраниума крокодилов (Kuzmin, in prep.).

Несколько признаков касается строения глазничновисочного отдела черепа. Контакт переднеушной и крыловидной костей вентрально от тройничного отверстия присутствует у *Gavialis*, *Tomistoma* и большинства аллигаторид (возможно, исключая *Paleosuchus*) и стабильно отсутствует у таких крокодилид как *Crocodylus*, *Mecistops*, и *Osteolaemus* (Рис. 3). Кроме того, *Gavialis* и *Tomistoma* отличаются от прочих современных крокодилов

заметным выходом переднеушной кости на боковую стенку мозговой коробки в районе тройничного отверстия (Рис. 3) (Iordansky, 1973; Brochu, 1999). Развитие бокового моста боковой клиновидной кости является в определенной степени вариабельным у разных видов крокодилов (и межвидовая, и внутривидовая вариабельность). Несмотря на это, развитый боковой мост, вентрально контактирующий с крыловидными костями, стабильно присутствует у аллигаторид (*Alligator*, *Caiman*, *Paleosuchus*, *Melanosuchus*) и у большинства видов *Crocodylus* (до 80% выборки). В то же время, *Mecistops*, *Osteolaemus*, *Tomistoma* и *Gavialis* имеют редуцированные боковые мосты, которые не достигают крыловидных костей вентрально (Рис. 3 и 9).

Паттерн контактов костей на дне височного канала также различается среди современных крокодилов (Рис. 6). Оба современных вида *Alligator* (*A. sinensis* и *A. mississippiensis*) имеют широкий дорсальный отросток переднеушной кости (prootic buttress), который заметно разделяет квадратную и верхневисочную кости. Выход дорсального отростка переднеушной кости на дне височного канала меньше у кайманин (*Caiman*, *Melanosuchus*, и *Paleosuchus*), *Mecistops* и ложного гавиала *Tomistoma*. У этих таксонов квадратная кость приближается к верхнезатылочной и иногда формирует с ней короткий контакт. У *Crocodylus*, *Osteolaemus* и *Gavialis* дорсальный отросток переднеушной кости исключен из дна височного канала контактом квадратной и верхнезатылочной костей. Однако этот признак варьирует у *Crocodylus*: примерно 50% выборки имеют контакт квадратной и верхнезатылочной костей, в то время как у другой половины выборки состояние сходно с таковым кайманин, *Mecistops* и *Tomistoma*.

Форма задней поверхности верхнезатылочной кости также различается между таксонами (Рис. 17). У *Tomistoma* и обоих видов *Alligator* заднезатылочные отростки (postoccipital processes) выступают назад дальше, чем сагиттальный закривковый гребень; эти отростки и гребень заметно отстоят друг от друга в латеромедиальном направлении. У крокодилид (за исключением *Tomistoma*), кайманин и *Gavialis* эти три структуры сближены в центре кости (сагиттальной плоскости) и вместе выступают назад, при этом центральная часть этого выступа (сагиттальный закривковый гребень) заходит назад дальше боковых частей (заднезатылочных отростков). Эти различия видны и при взгляде на верхнезатылочную кость сверху: *Tomistoma* и *Alligator* имеют W-образный задний край кости, тогда как другие крокодилиды, кайманины и *Gavialis* имеют U-образный контур заднего края (Рис. 17).

Ранее различия в паратимпанической пневматизации черепа крокодилов были отмечены в ряде работ (Tarsitano, 1985; Dufeu, 2011; Gold et al., 2014; Dufeu, Witmer, 2015; Serrano-Martínez et al., 2019). Dufeu (2011) и Dufeu и Witmer (2015) предполагали, что эти различия связаны с биомеханическими ограничениями структуры черепа и окружающих мягких тканей (мышцы, мозг, нейроваскулярные элементы) разных видов, связанных в конечном счете с экологической нишей вида и приспособлением к определенному типу питания. Однако, эти различия в пневматизации имеют, по-видимому, и филогенетический сигнал, частично продемонстрированный в работах Gold et al. (2014) и Serrano-Martínez et al. (2019). Я предполагаю, что конечный паттерн пневматических полостей в черепе крокодила (Рис. 24–27) является результатом его филогенетического наследия, механизмов индивидуального развития, возраста особи, а также биомеханических ограничений, налагаемых экологической нишей.

Сравнение показывает, что представители Alligatoridae имеют самую развитую систему паратимпанических полостей в мозговой коробке среди всех современных крокодилов (Рис. 24–27). У аллигаторид стабильно присутствует пневматические полости в боковых клиновидных, переднеушных и крыловидных костях на протяжении всего онтогенеза.

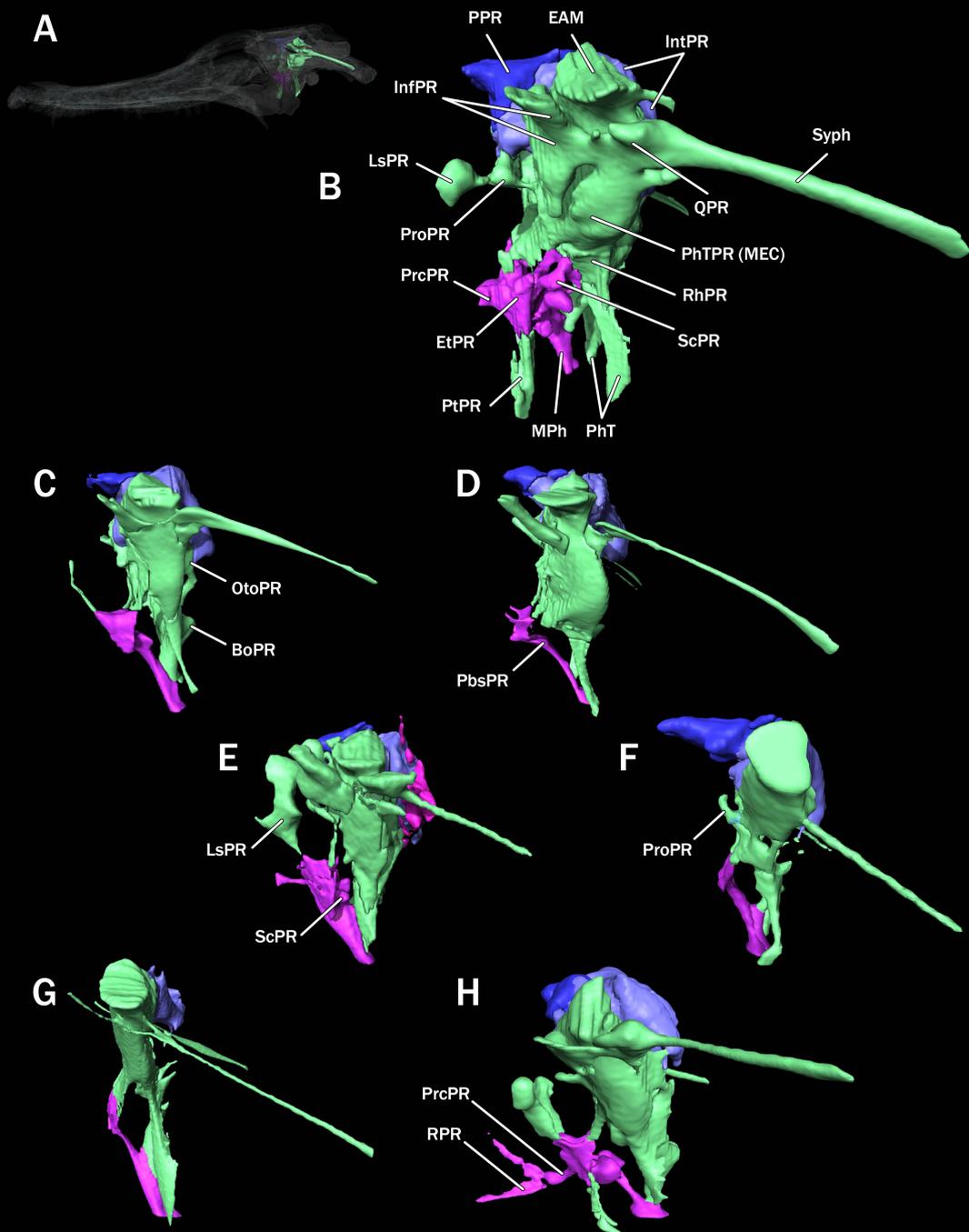


РИСУНОК 24 Анатомия паратимпанических пневматических полостей крокодилов, левый латеральный вид. А, вставка, показывающая область интереса на *Alligator mississippiensis* (DVZ М 4/13, полупрозрачный). В, *A. mississippiensis* (DVZ М 4/13); С, *Mecistops cataphractus* (DVZ М 6/13); D, *Crocodylus novaeguineae* (DVZ М 9/13); E, *Osteolaemus tetraspis* (DVZ М 7/13); F, *Gavialis gangeticus* (ZIN 7249); G, *Tomistoma schlegelii* (ZMMU MSU R-13859); H, *Caiman yacare* (ZMMU MSU R-6967). BoPR, basioccipital recess; EAM, external auditory meatus; EtPR, recessus epitubaricus; InfPR, infundibular recess; IntPR, intertympanic recess; LsPR, laterosphenoid recess; MPh, medial pharyngeal canal; OtoPR, otoccipital recess; PbsPR, parabasisphenoid recess; PhT, pharyngotympanic canal; PhTPR, pharyngotympanic (middle ear) cavity; PPR, parietal recess; PrcPR, precarotid pneumatic recess; ProPR, prootic facial recess; PtPR, pterygoid recess; QPR, quadrate recess; RhPR, rhomboidal recess; RPR, rostral recess; ScPR, subcarotid recess; Syph, siphonium. Не в масштабе.

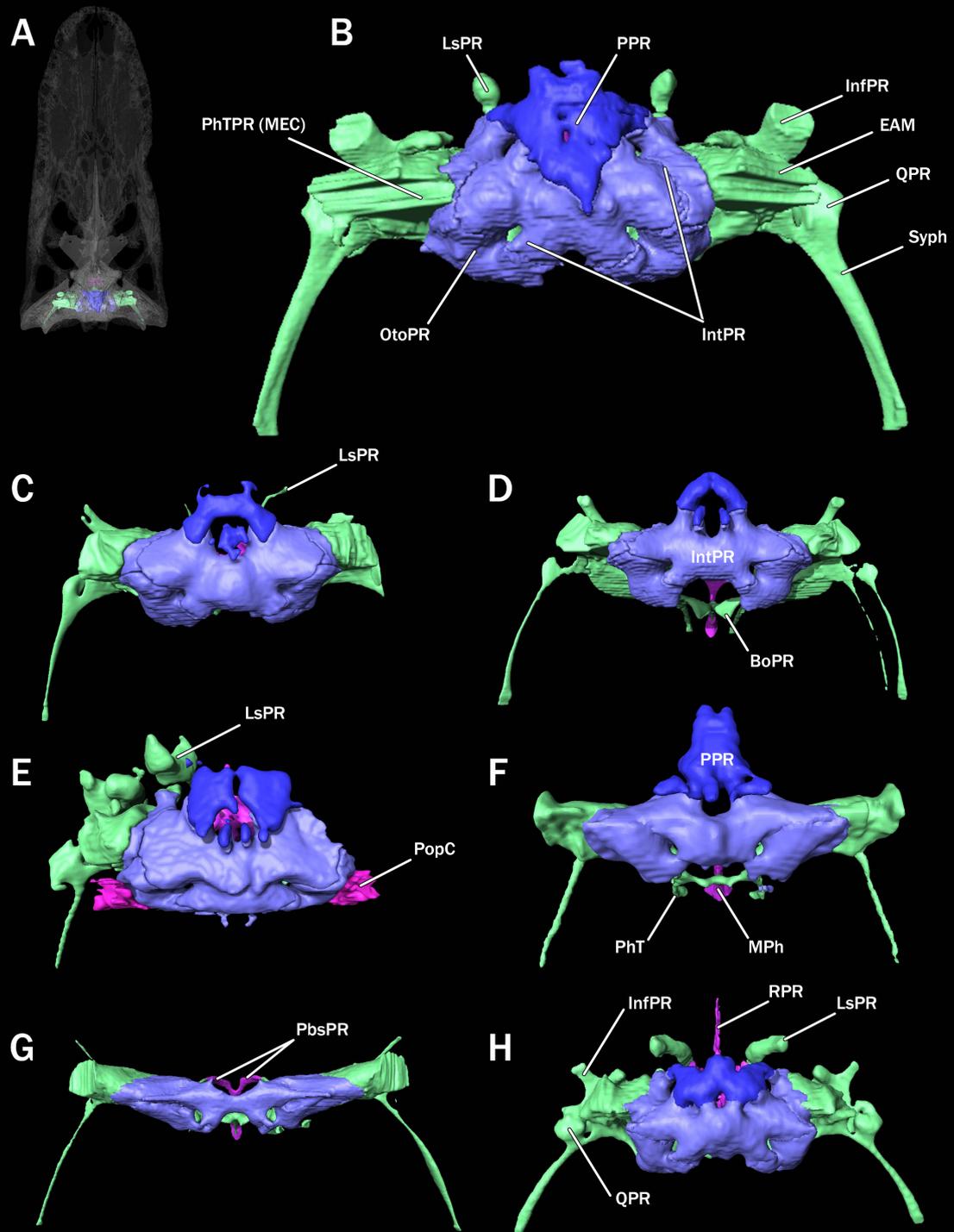


РИСУНОК 25 Анатомия паратимпанических пневматических полостей крокодилов, дорсальный вид. А, вставка, показывающая область интереса на *Alligator mississippiensis* (DVZ M 4/13; полупрозрачный). В, *A. mississippiensis* (DVZ M 4/13); С, *Mecistops cataphractus* (DVZ M 6/13); D, *Crocodylus novaeguineae* (DVZ M 9/13); E, *Osteolaemus tetraspis* (DVZ M 7/13); F, *Gavialis gangeticus* (ZIN 7249); G, *Tomistoma schlegelii* (ZMMU MSU R-13859); H, *Caiman yacare* (ZMMU MSU R-6967). BoPR, basioccipital recess; EAM, external auditory meatus; InfPR, infundibular recess; IntPR, intertympanic recess; LsPR, laterosphenoid recess; MPh, medial pharyngeal canal; OtoPR, otoccipital recess; PbsPR, parabasisphenoid recess; PhT, pharyngotympanic canal; PhTPR, pharyngotympanic (middle ear) cavity; PopC, paroccipital cavity; PPR, parietal recess; QPR, quadrate recess; RPR, rostral recess; Syph, siphonium. Не в масштабе.

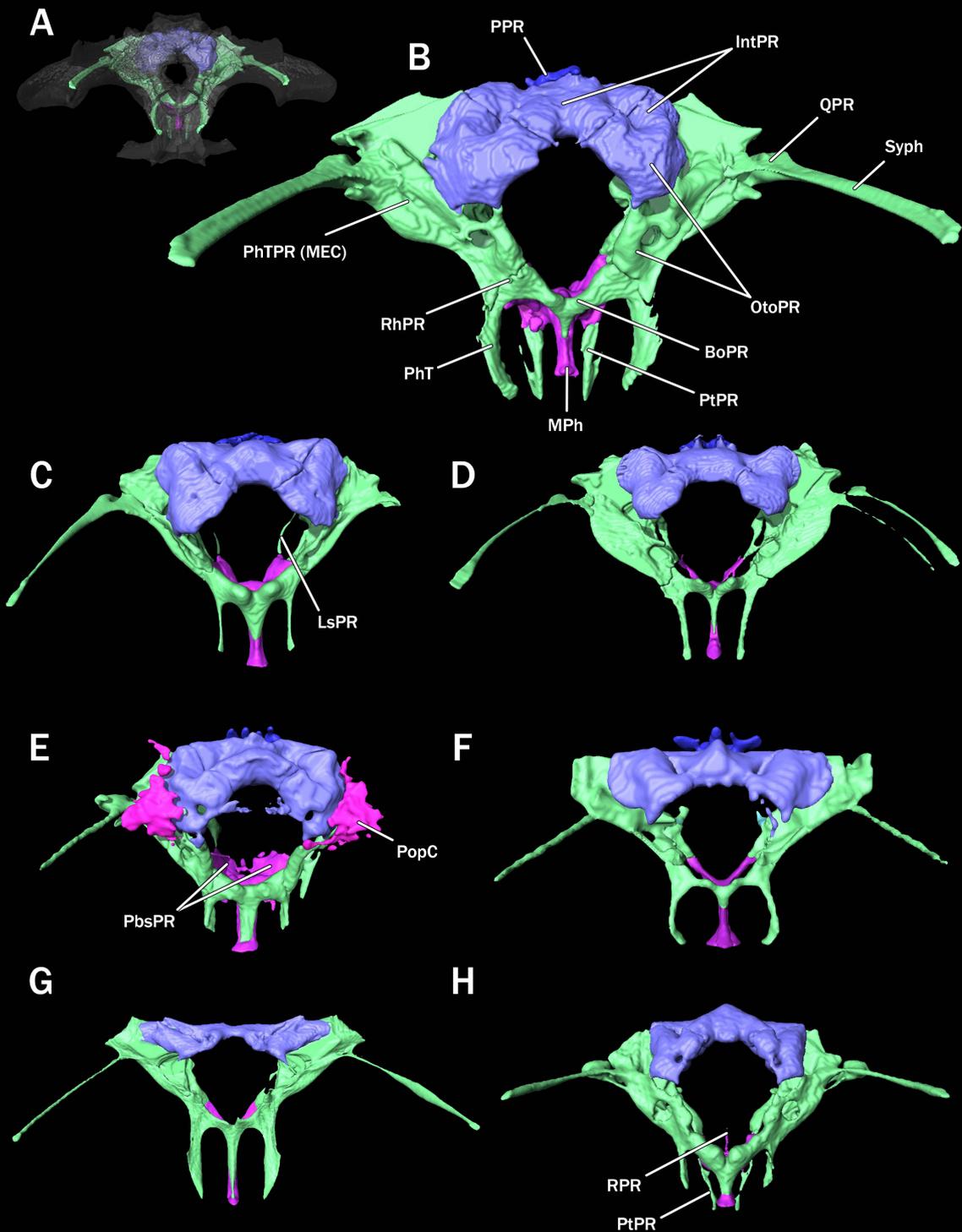


РИСУНОК 26 Анатомия паратимпанических пневматических полостей крокодилов, задний вид. А, вставка, показывающая область интереса на *Alligator mississippiensis* (DVZ M 4/13; полупрозрачный). В, *A. mississippiensis* (DVZ M 4/13); С, *Mecistops cataphractus* (DVZ M 6/13); D, *Crocodylus novaeguineae* (DVZ M 9/13); E, *Osteolaemus tetraspis* (DVZ M 7/13); F, *Gavialis gangeticus* (ZIN 7249); G, *Tomistoma schlegelii* (ZMMU MSU R-13859); H, *Caiman yacare* (ZMMU MSU R-6967). BoPR, basioccipital recess; IntPR, intertympanic recess; MPh, medial pharyngeal canal; OtoPR, otoccipital recess; PbsPR, parabasisphenoid recess; PhT, pharyngotympanic canal; PhTPR, pharyngotympanic (middle ear) cavity; PopC, paroccipital cavity; PPR, parietal recess; PtPR, pterygoid recess; QPR, quadrate recess; RhPR, rhomboidal recess; RPR, rostral recess; Syph, siphonium. Не в масштабе.

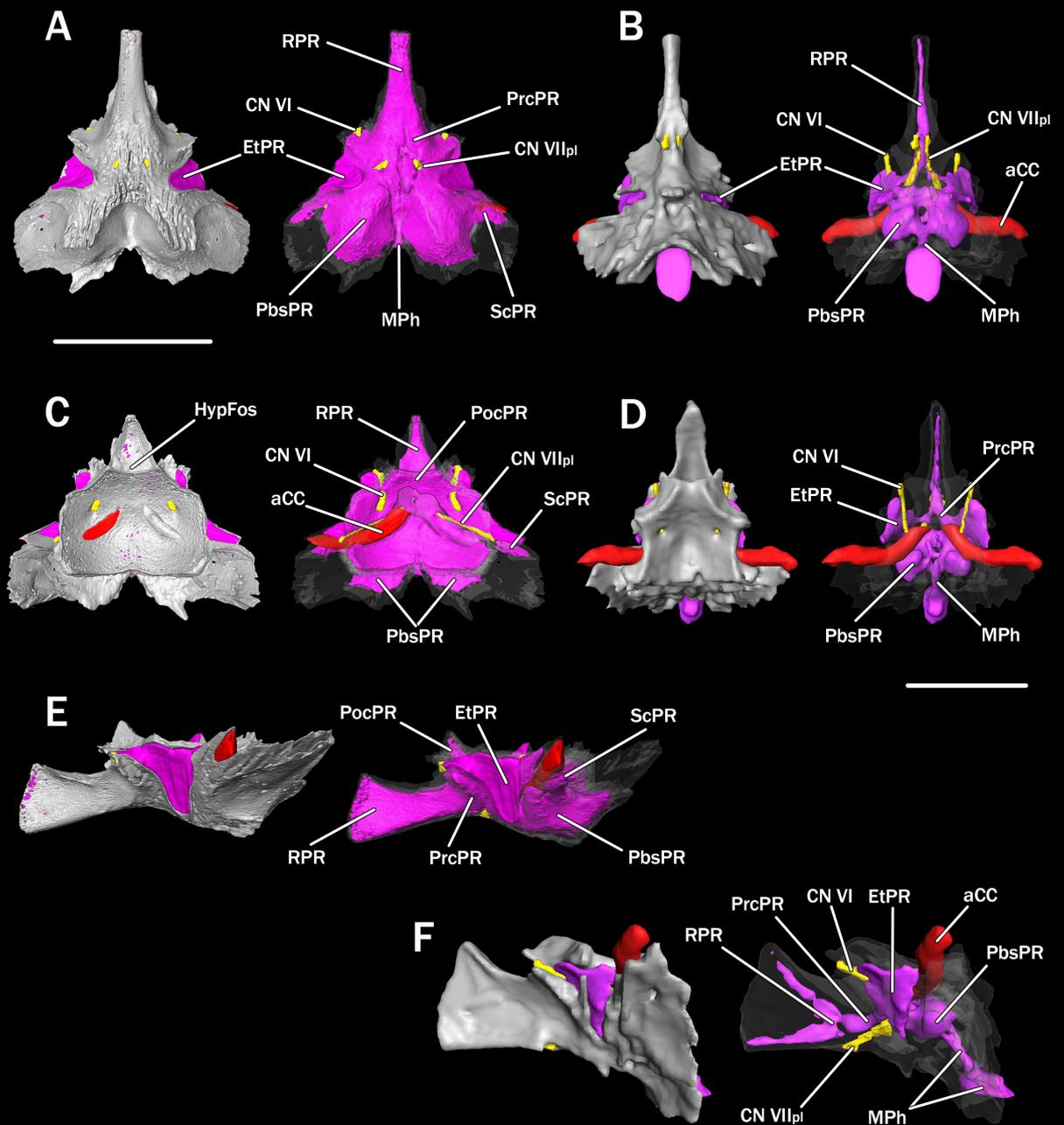


РИСУНОК 27 Анатомия медиальной глоточной пневматической полости (medial pharyngeal recess) крокодилов. А, С, Е, парабазисфеноид новорожденного *Caiman crocodilus* (PIN сравнительная коллекция, без номера) А, вентральный, С, дорсальный, Е, левый латеральный виды. В, D, F, парабазисфеноид взрослого *Caiman yacare* (ZMMU MSU R-6967) В, вентральный, D, дорсальный, F, левый латеральный виды. Каждая пара включает 3D модели непрозрачной кости и полупрозрачной кости с компьютерными эндокастами окружающих нейроваскулярных и пневматических структур. aCC, cerebral carotid artery; CN VI, abducens nerve; CN VII_{pl}, palatine branch of the facial nerve; EtPR, pneumatic recess epitubaricus; HypFos, hypophyseal fossa; MPh, median pharyngeal pneumatic canal; PbsPR, parabasphenoid pneumatic recess; PocPR, postcarotid pneumatic recess; PrcPR, precarotid pneumatic recess; RPR, rostral pneumatic recess; ScPR, subcarotid pneumatic recess. Левая линейка равняется 5 мм (для А, С, Е); правая (для В, D, F) – 1 см.

Кроме того, эти полости имеют больше связей друг с другом; так, у аллигаторид стабильно присутствует связь полостей в теменной кости с междушными полостями в переднеушных костях, отсутствующая у крокодилид и *Gavialis*. Внутренние полости квадратной кости (инфундибулярная и квадратная) имеют относительно более крупный и размер и связаны друг с другом на протяжении всего онтогенеза (Рис. 23).

В то же время, система паратимпанических полостей взрослых (после краниального метаморфоза sensu Tarsitano, 1985) крокодилид и *Gavialis* менее развита в сравнении с алигаторидами (Рис. 24–26). Например, полости в крыловидных костях или связь теменной и междушной полостей (через переднеушную кость) отсутствуют у всех представителей *Crocodylidae* и у *Gavialis*. Полости в боковых клиновидных костях и связь между полостями внутри квадратных костей отсутствует у *Crocodylus*, *Gavialis*, *Mecistops* и *Tomistoma* (Рис. 23). Наличие двух последних пневматических структур характерно для остеолемин среди крокодилид (присутствуют у *Osteolaemus* и вымершего *Voay*). Лицевая полость в переднеушной кости стабильно отсутствует у особей *Crocodylus*, *Mecistops*, и *Tomistoma* после краниального метаморфоза, в то время как у взрослых остеолемин и *Gavialis* эта полость присутствует (Рис. 11).

Некоторые из описанных в данном исследовании признаков могут оказаться важными для разрешения проблемы филогенетического положения современного гангского гавиала *Gavialis gangeticus* (см. 2.4 Филогенетические концепции). В ходе данного исследования были выявлены следующие признаки мозговой коробки, присутствующие у *Gavialis* и современных *Crocodylidae*, но стабильно отсутствующие у современных *Alligatoridae*: (1) редуцированный набор пневматических полостей; (2) редуцированный дорсальный отросток переднеушной кости и наличие контакта квадратной и верхнезатылочной костей на дне височного канала у некоторых видов/особей; и (3) характерная форма задней поверхности верхнезатылочной кости со сближенными заднезатылочными отростками и сагиттальным загривковым гребнем, которые вместе выступают назад. Кроме того, *Gavialis* и *Tomistoma* имеют контакт переднеушной и крыловидной костей под тройничным отверстием, большой выход переднеушной кости на боковую стенку мозговой коробки и редуцированный боковой мост боковой клиновидной кости. Включение этих признаков в филогенетический анализ *Crocodylia* вероятно приведет к изменению положения *Gavialis* и поможет получить консенсусную гипотезу о родственных связях клады, не противоречащую молекулярным данным.

5.2 Evo-devo гипотезы о строении мозговой коробки *Crocodylomorpha*

Современные крокодилы имеют уникальное строение мозговой коробки среди прочих диапсид: (1) синовиальное базальное (базиптеригоидное) сочленение черепа отсутствует, и базикраниум прочно сочленен с крыловидными костями шовными контактами; (2) квадратная кость сильно наклонена вперед и прочно зафиксирована шовными контактами с большинством элементов нейрокраниума; и (3) ушнозатылочные кости имеют вентролатеральные отростки, которые заключают нейроваскулярные элементы затылка в узкие костные каналы и дополнительно консолидируют череп (см. 4.2 Основные черты строения мозговой коробки современных крокодилов). В филогенетической перспективе эти ключевые черты мозговой коробки крокодилов появились достаточно рано и быстро в эволюции группы среди базальных представителей *Crocodylomorpha* (Busbey, Gow, 1984; Clark, 1986; Walker, 1990; Clark et al., 2004; Pol et al., 2013; Lardi et al., 2017, 2020; Herrera et al., 2018; Kuzmin, unpublished data). Эволюция акинетического и жесткого черепа связана с ранней диверсификацией крокодиломорф в течение мезозоя и развитием различных механизмов потребления пищи, движения челюстей и силой укуса, которые завязаны на консолидацию затылочной части черепа и неба (Pol et al., 2013).

Эти быстрые эволюционные изменения мозговой коробки крокодиломорф должны были сопровождаться глубокими перестройками индивидуального развития хондрокраниума эмбрионов. Очевидно, что мы не можем изучить эмбриогенез вымерших таксонов, однако развитие черепа современных крокодилов было исследовано достаточно детально (Parker, 1883; Shiino, 1914; Kesteven, 1957; Müller, 1967; Bellairs, Kamal, 1981; Klembara, 1991, 1993, 2001, 2004, 2005; Rieppel, 1993; Lima et al., 2011; Fernandez Blanco, 2019; Viera et al., 2019). Эти работы предоставляют достаточно данных об эмбриогенезе современных видов, которые способствуют пониманию механизмов перестройки развития мозговой коробки крокодиломорф и приобретению у них в ходе эволюции комплекса характерных признаков нейрокраниума.

Хрящевые базиптеригоидные отростки присутствуют на ранних стадиях развития *A. mississippiensis* (Klembara, 1993) и, по-видимому, других современных крокодилов (roots of infrapolar processes в Bellairs, Kamal, 1981) (Рис. 28Е). В последствии, они полностью сливаются с окостеневающими полярными хрящами (polar cartilages) и несколькими дермальными зачатками (непарным parasphenoideum, парными basitemporalia и paracochlearia) на поздних стадиях эмбрионального развития (Klembara, 1993). Наличие полярных хрящей (= infrapolar processes некоторых авторов) является характерной особенностью хондрокраниума крокодилов (Bellairs, Kamal, 1981). Полярные хрящи являются отдельными элементами, которые прикрепляются к задней части базиптеригоидных отростков и в итоге сливаются с ними (Klembara, 1993) (Рис. 28Е). Парабазисфеноид крокодилов также включает несколько дермальных эмбриональных зачатков (parasphenoideum, basitemporalia, paracochlearia), которые составляют значительную часть полностью сформированного элемента (Рис. 28С, Е). Таким образом, базиптеригоидные отростки теряются в ходе эмбрионального развития современных крокодилов и не представлены отдельными костными структурами на поздних стадиях развития.

Некоторые базальные крокодиломорфы (non-crocodyliform crocodylomorphs), для которых строение базикраниума известно в достаточной степени, имеют досровентрально вытянутый (вертикализированный) парабазисфеноид с крупными базиптеригоидными отростками, расположенными вентрально от базальных бугров основной затылочной кости: *Sphenosuchus acutus* (Walker, 1990) (Рис. 28А), *Dibothrosuchus elaphros* (Wu, Chatterjee, 1993), и, вероятно, *Macelognathus vagans* (Кузьмин, pers. interpretation рис. 6 и 11 из Leardi et al., 2017). Это сильно модифицированное состояние прямо не соответствует строению базикраниума взрослых современных крокодилов. Однако определенное сходство прослеживается в строении базикраниума *A. mississippiensis* на ранних стадиях развития (Рис. 28Е) и базикраниума базальных крокодиломорф (Рис. 28А). На стадии 6А у *Alligator* передняя часть развивающегося базикраниума состоит из хрящевых подпорок и отростков, окружающих крупную полость вентральнее церебральной сонной артерии. Эта полость присутствует у *Alligator* до полного окостенения базитемпоралий и парахордалий (в сравнении с более поздними стадиями развития в Klembara, 1993). Вентральнее этой полости находится удлиненная дуга, соответствующая сращенным базиптеригоидным отросткам и полярным хрящам (= infrapolar process). Парабазисфеноид базального крокодиломорфа *Sphenosuchus* также состоит из тонких костных перемычек, окружающих полость под церебральной сонной артерией (пневматическая пресонная полость (precarotid recess); Walker, 1990). Базиптеригоидные отростки крокодиломорфов *Sphenosuchus* и *Dibothrosuchus* заметно удлинены в переднезаднем направлении (Walker, 1990; Wu, Chatterjee, 1993).

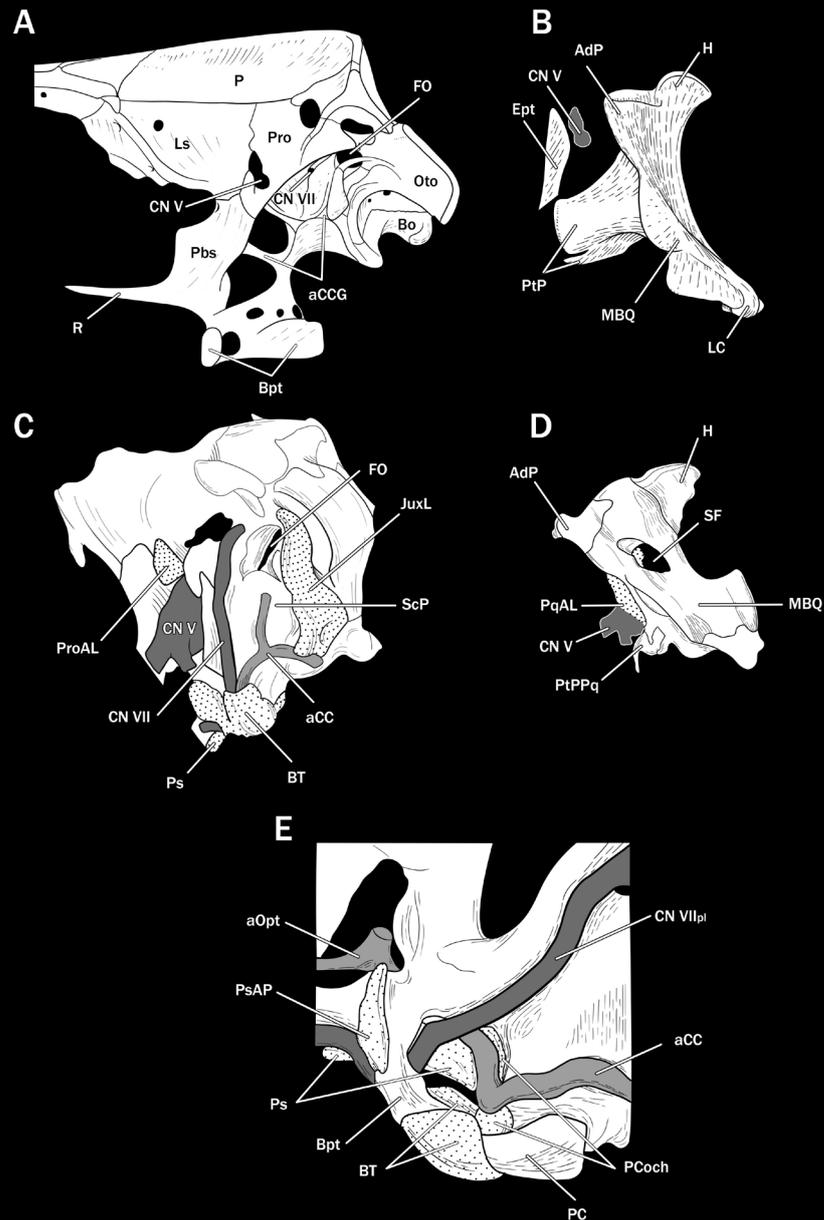


РИСУНОК 28 Сравнение анатомии мозговой коробки базального (non-crocodyliform) крокодиломорфа *Sphenosuchus acutus* (A, B) и развивающегося эмбриона *Alligator mississippiensis* (C-E). A, *S. acutus*, нейрокраниум, левый латеральный вид; B, *S. acutus*, спланхнокраниум, левый латеральный вид; C, *A. mississippiensis*, затылочный отдел нейрокраниума на стадии Stage 8A; D, *A. mississippiensis*, небноквадратный хрящ на стадии 8A; E, *A. mississippiensis*, детали развивающегося базикраниума на стадии Stage 6A. Дermalные окостенения заточкованы. aCC, cerebral carotid artery; aCCG, groove of cerebral carotid artery; AdP, anterodorsal process; aOpt, optic artery; Bo, basioccipital; Bpt, basipterygoid process; BT, basitemporal; CN V – CN VII, cranial nerves/corresponding foramina; Ept, epipterygoid; FO, fenestra ovalis; H, quadrate head; JuxL, juxtaotic lamina; LC, lateral condyle; Ls, laterosphenoid; MBQ, main body of quadrate; MC, medial condyle; Oto, otoccipital; P, parietal; Pbs, parabasisphenoid; PC, polar cartilage; PCoch, paracochlear; PqAL, lamina palatoquadrate anterior; Pro, prootic; ProAL; lamina prootici anterior; Ps, parasphenoid; PsAP, ascending process of parasphenoid; PtP, pterygoid process; PtPPq, pterygoid process of the palatoquadrate cartilage; R, rostrum; ScP, subcapsular process; SF, subtympanic foramen. A, B перерисовано из Walker (1990); B, C перерисовано из Klembara (2004); E перерисовано из Klembara (1993). Не в масштабе.

Я предполагаю, что парасфеноид и элементы, соответствующие полярным хрящам эмбрионов современных крокодилов, были включены в полностью сформированное окостенение парабазисфеноида у *Sphenosuchus* и *Dibothrosuchus*. Первая закладка (парасфеноид) соответствует роstrуму парабазисфеноида, а вторая (полярные хрящи) – удлиненным базиптеригоидным отросткам (сравните Рис. 28А и Е). Walker (1990: стр. 79) пришел к сходной гипотезе о природе длинных базиптеригоидных отростков *Sphenosuchus*; однако использование терминов “infrapolar process” и “basitemporals” в его работе не соответствует более позднему и детальному исследованию Klembara (1993) и данной работе. Ни одна из частей парабазисфеноида *Sphenosuchus* или *Dibothrosuchus*, по-видимому, не соответствует крупным уплощенным базитемпоралиям эмбрионов современных крокодилов (sensu Klembara, 1993).

В то же время, парабазисфеноид более продвинутого базального крокодилomorфа *Almadasuchus figarii* не имеет базиптеригоидных отростков, дорсовентрально уплощен, и имеет два плоских отростка, направленных заднелатерально (ventral plates в Leardi et al., 2020). Такое строение удивительно похоже на строение парабазисфеноида современных крокодилов на поздних стадиях эмбрионального развития и у новорожденных и ювенильных особей (Рис. 18Н-К). Я предполагаю, что данные отростки (ventral plate) *Almadasuchus* соответствуют заднелатеральным крыловидным отросткам парабазисфеноида современных крокодилов. Соответствие не является полным: в то время, как крыловидные отростки современных таксонов контактируют и с квадратной, и с ушнозатылочной костями и окружают пневматические глоточноушные каналы (pharyngotympanic canals), ventral plates у *Almadasuchus* контактируют лишь с квадратными костями (Leardi et al., 2020: рис.1). Несмотря на эти различия, обе структуры анатомически сходны. Таким образом, парабазисфеноид *Almadasuchus*, вероятно, включал дермальные зачатки, сходные с базитемпоралиями эмбрионов современных крокодилов.

Эти наблюдения позволяют предположить, что включение крупных дермальных эмбриональных зачатков в парабазисфеноид в ходе индивидуального развития может объяснять характерное строение базикраниума продвинутых крокодилomorф и крокодилиформ. Вторичная вертикализация базикраниума крокодилиформ появилась в эволюционной истории группы после возникновения краниального метаморфоза (sensu Tarsitano, 1985) в онтогенезе. Таким образом, вертикализованный базикраниум современных крокодилов не гомологичен вертикальному базикраниуму базальных крокодилomorф *Sphenosuchus* и *Dibothrosuchus*. Так, у базальных крокодилomorф только парабазисфеноид значительно вертикализован (Walker, 1990: рис. 28; Leardi et al., 2017: рис. 6), в то время как у взрослых современных крокодилов и некоторых ископаемых неозухий (например, Paralligatoridae: Kuzmin et al., 2019) и парабазисфеноид, и основная затылочная кость дорсовентрально высокие. В целом, вертикализация базикраниальных элементов имеет сложную эволюционную историю в пределах Archosauriformes (Tarsitano, 1985; Gower, Sennikov, 1996: признак 7; Gower, 2002: признак 17; Nesbitt, 2011: признаки 97, 102; Ezcurra, 2016: признак 235). Tarsitano (1985) предположил, что вертикализация костей базикраниума, вместе с наклоном квадратной кости и сдвиганием назад крыловидных костей, влияют на углы векторов приложения нижнечелюстных аддукторов современных крокодилов, что обеспечивает им более широкое открывание челюстей и более вертикальное приложение силы смыкания мышц. Эти факторы могут также объяснять вертикализацию базикраниума в некоторых других кладах архозавриформ (например, Erythrosuchidae, Pseudosuchia, Tyrannosauridae), представители которых были преимущественно крупными хищниками и нуждались в высокой силе укуса. Однако эта

гипотеза должна быть протестирована на широкой выборке таксонов архозавриформ с применением методов геометрической морфометрии к элементам их базикраниума.

Небноквадратный хрящ у большинства диапсид окостеневаает в виде двух элементов: квадратной (*quadratum*) и надкрыловидной костей (*epipterygoideum*) (Bellairs, Kamal, 1981; Klembara, 2004). Надкрыловидная кость находится в глазничновисочном отделе нейрокраниума и прикрывает пространство вокруг ганглия тройничного нерва и связанных нейроваскулярных структур (*savum epiptericum*; Klembara, 2004; Holliday, Witmer, 2009). Некоторое количество неокостеневающего небноквадратного хряща сохраняется в районе квадратной, надкрыловидной и крыловидной костей в течение онтогенеза (Klembara, 2004; Klembara, Welman, 2009). В противоположность, квадратная кость современных крокодилов – обширное окостенение, которое включает небноквадратный хрящ практически полностью (Рис. 28D). Лишь небольшая часть этого хряща (*columella prootica*) сливается с эмбриональной *pila antotica* и окостеневаает в составе боковой клиновидной кости (Klembara, 2004). Квадратная кость крокодилов также включает специфический дермальный зачаток (*lamina palatoquadrati anterior*), отсутствующий у прочих современных диапсид (Klembara, 2004). *Lamina palatoquadrati anterior* контактирует с развивающейся переднеушной костью и формирует заднедорсальную часть ямки для тройничного ганглия (Рис. 28D).

Небноквадратное окостенение базальных (*non-crocodyliform*) крокодилomorф и расположение костей вокруг *savum epiptericum* сходно с таковым у большинства диапсид (Klembara, Welman, 2009) (Рис. 28B). Например, у *Sphenosuchus* и *Dibothrosuchus* (Walker, 1990; Wu, Chatterjee, 1993) квадратная кость не является таким обширным окостенением, как у современных крокодилов: она в основном состоит из тела, ушного и крыловидного отростков, как и у большинства типичных диапсид (например, современный *Sphenodon*, триасовый базальный архозавриформ *Proterosuchus*; Klembara, Welman, 2009). Крыловидный отросток квадратной кости достаточно свободно прилегал к крыловидным костям у *Sphenosuchus* и *Dibothrosuchus* (Walker, 1990; Wu, Chatterjee, 1993). Квадратная кость этих базальных крокодилomorф не участвовала в формировании глазничновисочного отдела черепа и *savum epiptericum* (Рис. 28B); некоторое количество хряща, по-видимому, оставалось неокостеневшим в течение онтогенеза (Walker, 1990; Klembara, Welman, 2009). Надкрыловидное окостенение (*epipterygoideum*) отмечалось для *Sphenosuchus* (Walker, 1990) и ряда крокодилиформ (Klembara, Welman, 2009; Holliday, Witmer, 2009; Kley et al., 2010), и могло участвовать в формировании *savum epiptericum*. Однако надкрыловидная кость не была описана у других базальных (*non-crocodyliform*) крокодилomorф (Wu, Chatterjee, 1993; Clark et al., 2004; Leardi et al., 2017, 2020); более того, ее наличие у *Sphenosuchus* спорно (Leardi, pers. communic.). Даже если надкрыловидная кость отсутствовала у базальных крокодилomorф, возможное наличие неокостеневавшего хряща в этой области (Walker, 1990: стр. 30) позволяет предположить, что *epipterygoideum* мог оставаться неокостеневшим у этих таксонов. Неокостеневающий небноквадратный хрящ около надкрыловидной кости отмечался для современных (*Sphenodon*) и предполагался для некоторых ископаемых диапсид (*Proterosuchus*), но он отсутствует у современных взрослых крокодилов (Klembara, Welman, 2009). Так или иначе, передневентральная часть небноквадратного хряща, которая соответствует надкрыловидному окостенению у других диапсид (*pterygoid portion of palatoquadrate* в Klembara, 2004; Klembara, Welman, 2009), не окостеневала в виде части квадратной кости у *Sphenosuchus* и *Dibothrosuchus*, что видно по ее расположению и характеру контактов (Рис. 28B). С другой стороны, заметные черты строения квадратной кости базальных (*non-crocodyliform*) крокодилomorф как *Sphenosuchus* и *Dibothrosuchus*, которые объединяют их

с современными крокодилами и отличают от прочих диапсид, включают: (1) переднемедиальный наклон квадратной кости; (2) ее контакт с переднеушной костью; и (3) наличие переднедорсального отростка для контакта с чешуйчатой костью (Walker, 1990; Wu, Chatterjee, 1993; Nesbitt, 2011; Pol et al., 2013).

В ходе дальнейшей эволюционной истории крокодиломорф квадратная кость постепенно приобретает многочисленные шовные контакты с окружающими элементами нейро- и дерматокраниума (laterosphenoidem, otoccipitale, parabasisphenoideum, squamosum, parietale, pterygoideum) среди продвинутых базальных крокодиломорф (*Almadasuchus*), талаттозухий и крокодилиформ (Busbey, Gow, 1984; Clark, 1986; Clark et al., 2004; Holliday, Witmer, 2009; Pol et al., 2013; Herrera et al., 2018; Leardi et al., 2020). У крокодилиформ (например, *Protosuchus*: Busbey, Gow, 1984; Clark, 1986) и, вероятно, у *Almadasuchus* (Kuzmin, pers. interpretation рис. 1 из Leardi et al., 2020), квадратная кость участвует в формировании глазничновисочного отдела нейрокраниума и задней части отверстия тройничного нерва.

Я предполагаю, что эти глубокие изменения объясняются постепенным, все более обширным окостенением небноквадратного хряща в виде единственной квадратной кости в эволюционной истории крокодиломорф, сходно с эмбриональным развитием современных крокодилов (Klembara, 2004; Klembara, Welman, 2009). Это обширное окостенение небноквадратного хряща соответствовало приобретению шовного контакта квадратных и крыловидных костей, а включение неоморфных дермальных эмбриональных закладок (сходных с lamina palatoquadrati anterior современных крокодилов) обеспечивало образование переднемедиального отростка квадратной кости и включение ее в глазничновисочный отдел мозговой коробки.

Удивительно, что наиболее модифицированные и характерные части мозговой коробки крокодиломорф – глазничновисочная часть квадратной кости (= anteromedial process) и ее шовный контакт с переднеушной костью, вентролатеральные отростки ушнозатылочных костей – изначально развиваются как дермальные новообразования у эмбрионов современных крокодилов: lamina palatoquadrati anterior, lamina prootici anterior, и juxtaotic laminae (Рис. 28С, D) (Klembara, 2004, 2005). Соответствующие части нейрокраниума отсутствуют у наиболее базальных крокодиломорф, таких как *Sphenosuchus* и *Dibothrosuchus* (Рис. 28А, В), но постепенно появляются в ходе эволюции клады у более продвинутых крокодиломорф, талаттозухий и крокодилиформ. Я предполагаю, что появление сходных дермальных зачатков в эмбриогенезе этих групп привело к модификации исходного строения мозговой коробки диапсид и появлению аутапоморфного состояния нейрокраниума продвинутых крокодиломорф и крокодилиформ. Эти ранние эволюционные изменения, по-видимому, до сих пор отражаются в эмбриональном развитии черепа нынеживущих крокодилов.

6. ВЫВОДЫ

1. Мозговая коробка современных *Crocodylia* имеет характерное анатомическое строение, которое сильно отличается от такового у большинства прочих диапсид (обширное окостенение квадратных костей, которые прочно зафиксированы в черепе множеством шовных контактов; неподвижное базиптеригоидное сочленение нейрокраниума с небом; консолидированный затылочный отдел). Такая жесткая структура является прочным каркасом для мощных мышц-аддукторов нижней челюсти, что способствует увеличению силы укуса крокодилов.
2. Характерное для современных *Crocodylia* строение мозговой коробки сформировалось достаточно рано в эволюции группы (поздний триас-ранняя юра) и было ключевым для достижения экологического и эволюционного успеха *Crocodylomorpha*.
3. Я предполагаю, что глубокие перестройки в индивидуальном развитии мозговой коробки лежали в основе быстрых эволюционных модификаций черепа *Crocodylomorpha*. Эти перестройки, по-видимому, отражены в эмбриогенезе современных *Crocodylia* и включают встраивание дермальных новообразований в различные части развивающегося хондрокраниума и обширное окостенение небноквадратного хряща в виде единственной квадратной кости, сопровождающееся ее переднемедиальным наклоном.
4. Несколько новых, впервые описанных признаков мозговой коробки присутствуют у *Gavialis gangeticus* и современных представителей *Crocodylidae*, но отсутствуют у *Alligatoridae* (уменьшенный выход отростка переднеушной кости на дно височного канала, сагиттальный закривковый гребень верхнезатылочной кости выступает назад дальше заднезатылочных отростков, редуцированная система паратимпанических полостей). Включение этих признаков в будущий филогенетический анализ группы позволит получить консенсусную гипотезу родственных связей *Crocodylia* и разрешить имеющиеся противоречия морфологических и молекулярных анализов.

7. БЛАГОДАРНОСТИ

Я благодарен научному руководителю и коллегам за помощь и участие в проведении данного исследования: П.П. Скучасу (СПбГУ, Санкт-Петербург), Е.А. Бойцовой (Санкт-Петербург), Н.-D. Sues (Смитсоновский институт, Вашингтон, США), А.Г. Сенникову (ПИН РАН, Москва), и Е.В. Мазур (СПбГУ, Санкт-Петербург).

Я выражаю благодарность И.Г. Данилову (ЗИН РАН, Санкт-Петербург), Э.А. Галояну (ЗМ МГУ, Москва), М.В. Назаркину (ЗИН РАН, Санкт-Петербург), Д.И. Пащенко (ПИН РАН, Москва) и D. Schwarz (Музей естествознания, Берлин, Германия) за доступ к образцам.

Благодарю В.А. Гомболевского (ГБУЗ «НПКЦ ДиТ ДЗМ», Москва) за проведение компьютерной томографии и В.В. Колчанова (СПбГУ, Санкт-Петербург) и Л.Ю. Крючкову (СПбГУ, Санкт-Петербург) за проведение микротомографии. Я также благодарен всем специалистам и институтам, которые сделали возможным изучение КТ и микроКТ черепов крокодилов со всего мира.

Я благодарю редакторов Journal of Anatomy (A. Graham и E. Fenton) и двух рецензентов, в особенности J.M. Leardi (Университет Буэнос-Айреса, Буэнос-Айрес, Аргентина), за детальные комментарии к исследованию и рукописи статьи, которые многократно улучшили данную работу.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, проект № 19-34-90005.

8. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ali, F., Zelenitsky, D.K., Therrien, F., et al. (2008) Homology of the “ethmoid complex” of tyrannosaurids and its implications for the reconstruction of the olfactory apparatus of non-avian theropods. *Journal of Zoology*, 24, 123–133.
- Baird, I.L. (1960) A survey of the periotic labyrinth in some representative recent reptiles. *The University of Kansas Science Bulletin*, 41, 891–981.
- Baird, I.L. (1970) The anatomy of the reptilian ear. In: Gans, C. and Parsons, T.S. (Eds.) *Biology of the Reptilia, Volume 2, Morphology B*. New York: Academic Press, pp. 193–275.
- Barrios, F., Bona, P., Paulina-Carabajal, A., et al. (2018) Re-description of the cranio-mandibular anatomy of *Notosuchus terrestris* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Cretaceous Research*, 83, 3–39.
- Bellairs, A. d’A., and Kamal, A.M. (1981) The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles. In: Gans, C. (Ed.) *Biology of the Reptilia, Volume 11, Morphology F*. New York: Academic Press, pp. 1–263.
- Bellairs, A. d’A., and Shute, C.C.D. (1953) Observations on the narial musculature of Crocodylia and its innervation from the sympathetic system. *Journal of Anatomy*, 87, 367–378.
- Benton, M.J., and Clark, J.M. (1988) Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: Benton, M.J. (Ed.) *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Volume 1: Amphibians, Reptiles, Birds*. Oxford: Clarendon Press, pp. 295–338.
- Beyrand, V., Voeten, D.F.A.E., Bureš, S., et al. (2019) Multiphase progenetic development shaped the brain of flying archosaurs. *Scientific Reports*, 9, 10807.
- Bhullar, B.-A.S. and Bever, G.S. (2009) An archosaur-like laterosphenoid in early turtles (Reptilia: Pantestudines). *Breviora*, 518, 1–11.
- Bona, P., Degrange, F.J., and Fernández, M.S. (2013) Skull anatomy of the bizarre crocodylian *Mourasuchus nativus* (Alligatoridae, Caimaninae). *The Anatomical Record*, 296, 227–239.
- Bona, P., Paulina Carabajal, A., and Gasparini, Z. (2017) Neuroanatomy of *Gryposuchus neogaeus* (Crocodylia, Gavialoidea): a first integral description of the braincase and endocranial morphological variation in extinct and extant gavialoids. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 106, 235–246.
- Brochu, C.A. (1997) Morphology, fossils, divergence timing, and the phylogenetic relationships of *Gavialis*. *Systematic Biology*, 46, 479–522.
- Brochu, C.A. (1999) Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. *Memoir of the Society of Vertebrate Paleontology*, 6, 9–100.
- Brochu, C.A. (2003) Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 31, 357–397.
- Brochu, C.A. (2004) A new Late Cretaceous gavialoid crocodylian from eastern North America and the phylogenetic relationships of thoracosaurids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24, 610–633.
- Brochu, C.A., and Gingerich, P.D. (2000) New tomistomine crocodylian from the Middle Eocene (Bartonian) of Wadi Hitan, Fayum Province, Egypt. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 30, 251–268.
- Brochu, C.A., and Storrs, G.W. (2012) A giant crocodile from the Plio-Pleistocene of Kenya, the

- phylogenetic relationships of Neogene African crocodylines, and the antiquity of *Crocodylus* in Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32, 587–602.
- Brühl, C.B. (1862) *Das Skelet der Krokodilinen: dargestellt in zwanzig Tafeln zur Erleichterung des Selbststudiums; sämtlich nach der Natur gezeichnet, in Zink gestochen und erläutert (Icones ad zootomiam illustrandam)*. Wien: W. Braumüller, pp. 48, pl. 20.
- Brusatte, S.L., Muir, A., Young, M.T., et al. (2016) The braincase and neurosensory anatomy of an Early Jurassic marine crocodylomorph: implications for crocodylian sinus evolution and sensory transitions. *The Anatomical Record*, 299, 1511–1530.
- Busbey, A.B. III (1989) Form and function of the feeding apparatus of *Alligator mississippiensis*. *Journal of Morphology*, 202, 99–127.
- Busbey, A.B. III and Gow, C.E. (1984) A new protosuchian crocodile from the Upper Triassic Elliot Formation of South Africa. *Palaeontologia africana*, 25, 127–149.
- Clark, J.M. (1986) *Phylogenetic relationships of the crocodylomorph archosaurs*. PhD Thesis, University of Chicago, Chicago.
- Clark, J.M. (1994) Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. In: Fraser, N.C. and Sues, H.-D. (Eds.) *In the shadow of the dinosaurs: early Mesozoic tetrapods*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 84–97.
- Clark, J.M., Welman, J., Gauthier, J.A., et al. (1993) The laterosphenoid bone of early archosauriforms. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13, 48–57.
- Clark, J.M., Xu, X., Forster, C.A., et al. (2004) A Middle Jurassic ‘sphenosuchian’ from China and the origin of the crocodylian skull. *Nature*, 430, 1021–1024.
- Colbert, E.H. (1946) The Eustachian tubes in the Crocodylia. *Copeia*, 1946, 12–14.
- Crompton, A.W., Smith, K.K. (1980) A new genus and species of crocodylian from the Kayenta Formation (Late Triassic?) of northern Arizona. In Jacobs, L.L. (Ed.) *Aspects of vertebrate history: essays in honor of Edwin Harris Colbert*. Flagstaff: Museum of Northern Arizona Press, pp. 193–217.
- Cuvier, G. (1824) Sur les ossemens fossiles de crocodiles. In: *Recherches sur les ossemens fossiles, 2e édition, Volume 5*. Paris: Dufour & d’Occagne, pp. 143–160.
- Densmore III, L.D. (1983) Biochemical and immunological systematics of the order Crocodylia. In: Hecht, M.K., Wallace, B., and Prance, G.H. (Eds.) *Evolutionary Biology, Vol. 16*. New York: Plenum Press, pp. 397–465.
- Dufeu, D.L. (2011) *The evolution of cranial pneumaticity in Archosauria: patterns of paratympanic sinus development*. PhD Thesis, Ohio University, Athens.
- Dufeu, D.L. and Witmer, L.M. (2015) Ontogeny of the middle-ear air-sinus system in *Alligator mississippiensis* (Archosauria: Crocodylia). *PLoS ONE*, 10, e0137060.
- Edinger, T. (1938) Über Steinkerne von Hirn- und Ohr-Höhlen der Mesosuchier *Goniopholis* und *Pholidosaurus* aus dem Bückeburger Wealden. *Acta Zoologica*, 19, 467–505.
- Erickson, G.M., Gignac, P.M., Stepan, S.J., et al. (2012) Insights into the ecology and evolutionary success of crocodylians revealed through bite-force and tooth-pressure experimentation. *PLoS ONE*, 7, e31781.
- Evans, S. (1986) The braincase of *Prolacerta broomi* (Reptilia: Triassic). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 173, 181–200.

- Evans, S.E. (2008) The skull of lizards and Tuatara. In: Gans, C., Gaunt, A.S. and Adler, K. (Eds) *Biology of the Reptilia, Volume 20, Morphology H*. Ithaca, New York: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, pp. 1–344.
- Ezcurra, M.D. (2016) The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosuchian archosauriforms. *PeerJ*, 4, e1778.
- Fernandez Blanco, M. V. (2019) Development of the chondrocranium of two caiman species, *Caiman latirostris* and *Caiman yacare*. *Journal of Anatomy*, 234, 899–916.
- Gatesy, J., Amato, G., Norell, M., et al. (2003) Combined support for wholesale taxic atavism in gavialine crocodylians. *Systematic Biology*, 52, 403–422.
- Georgi, J.A. (2008) *Semicircular canal morphology as evidence of locomotor environment in amniotes*. PhD Thesis, Stony Brook University, New York.
- Gold, M.E.L., Brochu, C.A., and Norell, M.A. (2014) An expanded combined evidence approach to the *Gavialis* problem using geometric morphometric data from crocodylian braincases and eustachian systems. *PLoS ONE*, 9, e105793.
- Gower, D.J. (2002) Braincase evolution in suchian archosaurs (Reptilia: Diapsida): evidence from the rauisuchian *Batrachotomus kupferzellensis*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136, 49–76.
- Gower, D.J., and Sennikov, A.G. (1996) Morphology and phylogenetic informativeness of early archosaur braincases. *Palaeontology*, 39, 883–906.
- Gower, D.J., and Weber, E. (1998) The braincase of *Euparkeria* and the evolutionary relationships of birds and crocodylians. *Biological Reviews*, 73, 367–411.
- Grigg, G., and Kirshner, D. (2015) *Biology and evolution of crocodylians*. New York: Cornell University Press, Clayton South: CSIRO Publishing, pp. 649.
- Harshman, J., Huddleston, C.J., Bollback, J.P., et al. (2003) True and false gharials: a nuclear gene phylogeny of Crocodylia. *Systematic Biology*, 52, 386–402.
- Hasse, C. (1873) Das Gehörorgan der Crocodile nebst weiterem vergleichend anatomischen Bemerkungen über das mittlere Ohr der Wirbeltiere und dessen Annexa. *Anatomische Studien*, 4, 679–750.
- Hekkala, E., Shirley, M.H., Amato, G., et al. (2011) An ancient icon reveals new mysteries: mummy DNA resurrects a cryptic species within the Nile crocodile. *Molecular Ecology*, 20, 4199–4215.
- Herrera, Y., Leardi, J.M., and Fernández, M.S. (2018) Braincase and endocranial anatomy of two thalattosuchian crocodylomorphs and their relevance in understanding their adaptations to the marine environment. *PeerJ*, 6, e5686.
- Holliday, C.M., and Witmer, L.M. (2007) Archosaur adductor chamber evolution: integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. *Journal of Morphology*, 268, 457–484.
- Holliday, C.M., and Witmer, L.M. (2008) Cranial kinesis in dinosaurs: intracranial joints, protractor muscles, and their significance for cranial evolution and function in diapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28, 1073–1088.
- Holliday, C.M., and Witmer, L.M. (2009) The epipterygoid of crocodyliforms and its significance for the evolution of the orbitotemporal region of eusuchians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29, 715–733.

- Holliday, C.M., Porter, W.R., Vliet, K.A. and Witmer, L.M. (2020) The frontoparietal fossa and dorsotemporal fenestra of archosaurs and their significance for interpretations of vascular and muscular anatomy in dinosaurs. *The Anatomical Record*, 303, 1060–1074.
- Hopson, J.A. (1979) Paleoneurology. In: Gans, C., Northcutt, R.G., and Ulinski, P. (Eds.) *Biology of the Reptilia, Volume 9, Neurology A*. New York: Academic Press, pp. 39–146.
- Hua, S., and de Buffrenil, V. (1996) Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the Thalattosuchia (Reptilia, Crocodylia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16, 703–717.
- Iijima, M., and Kobayashi, Y. (2019) Mosaic nature in the skeleton of East Asian crocodylians fills the morphological gap between “Tomistominae” and Gavialinae. *Cladistics*, 35, 623–632.
- Iordansky, N.N. (1964) The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the crocodylian skull. *Anatomischer Anzeiger*, 115, 256–280.
- Iordansky, N.N. (1973) The skull of Crocodylia. In: Gans, C. and Parsons, T.S. (Eds.) *Biology of the Reptilia, Volume 4, Morphology D*. New York: Academic Press, pp. 201–264.
- Janke, A., Gullberg, A., Hughes, S., et al. (2005) Mitogenomic analyses place the gharial (*Gavialis gangeticus*) on the crocodile tree and provide Pre-K/T divergence times for most crocodylians. *Journal of Molecular Evolution*, 61, 620–626.
- Jirak, D., and Janacek, J. (2017) Volume of the crocodylian brain and endocast during ontogeny. *PLoS ONE*, 12, e0178491.
- Kälin, J.A. (1933) Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Crocodylienschädels. *Zoologisches Jahrbucher*, 57, 535–714.
- Kälin, J.A. (1955) Crocodylia. In: Piveteau, J. (Ed.), *Traité de Paléontologie, Volume 5*. Paris: Masson, pp. 695–784.
- Kesteven, H.L. (1957) On the development of the crocodylian skull. *Proceedings of the Linnean Society of NSW*, 82, 117–124.
- Kitazawa, T., Takechi, M., Hirasawa, T., et al. (2015) Developmental genetic bases behind the independent origin of the tympanic membrane in mammals and diapsids. *Nature Communications*, 6, 6853.
- Klembara, J. (1991) The cranial anatomy of early ontogenetic stages of *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802) and the significance of some of its cranial structures for the evolution of tetrapods. *Paleontographica A*, 215, 103–171.
- Klembara, J. (1993) The parasphenoid and associated dermal structures of the parabasisphenoid of *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802). *Palaeontographica A*, 228, 143–164.
- Klembara, J. (2001) Postparietal and prehatching ontogeny of the supraoccipital in *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia). *Journal of Morphology*, 249, 147–153.
- Klembara, J. (2004) Ontogeny of the palatoquadrate and adjacent lateral cranial wall of the endocranium in prehatching *Alligator mississippiensis* (Archosauria: Crocodylia). *Journal of Morphology*, 262, 644–658.
- Klembara, J. (2005) Ontogeny of the partial secondary wall of the otoccipital region of the endocranium in prehatching *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia). *Journal of Morphology*, 266, 319–330.

- Klembara, J., and Welman, J. (2009) The anatomy of the palatoquadrate in the Lower Triassic *Proterosuchus fergusi* (Reptilia, Archosauromorpha) and its morphological transformation within the archosauriform clade. *Acta Zoologica* (Stockholm), 90, 275–284.
- Kley, N.J., Sertich, J.J.W., Turner, A.H., et al. (2010) Craniofacial morphology of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30, 13–98.
- Kuzmin, I.T., Skutschas, P.P., Boitsova, E.A., et al. (2019) Revision of the large crocodyliform *Kansajsuchus* (Neosuchia) from the Late Cretaceous of Central Asia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 185, 335–387.
- Kuzmin, I., Petrov, I., Averianov, A., et al. (2020) The braincase of *Bissektipelta archibaldi* - new insights into endocranial osteology, vasculature, and paleoneurobiology of ankylosaurian dinosaurs. *Biological Communications*, 65, 85–156.
- Langston, W.Jr. (1973) The crocodylian skull in historical perspective. In: Gans, C. and Parsons, T.S. (Eds.) *Biology of the Reptilia, Volume 4, Morphology D*. New York: Academic Press, pp. 263–289.
- Leardi, J.M., Pol, D., and Clark, J.M. (2017) Detailed anatomy of the braincase of *Macelognathus vagans* Marsh, 1884 (Archosauria, Crocodylomorpha) using high resolution tomography and new insights on basal crocodylomorph phylogeny. *PeerJ*, 5, e2801.
- Leardi, J.M., Pol, D., and Clark, J.M. (2020) Braincase anatomy of *Almadasuchus figarii* (Archosauria, Crocodylomorpha) and a review of the cranial pneumaticity in the origins of Crocodylomorpha. *Journal of Anatomy*, 237, 48–73.
- Lee, M.S.Y., and Yates, A.M. (2018) Tip-dating and homoplasy: reconciling the shallow molecular divergences of modern gharials with their long fossil record. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285, 20181071.
- Lessner, E.J., and Holliday, C.M. (2020) A 3D ontogenetic atlas of *Alligator mississippiensis* cranial nerves and their significance for comparative neurology of reptiles. *The Anatomical Record*, 1–29.
- Lima, F.C., Santos, A.L.Q., Vieira, L.G., et al. (2011) Sequência de ossificação do sincrânio e hioide em embriões de *Caiman yacare* (Crocodylia, Alligatoridae). *Iheringia. Série Zoologia*, 101, 161–172.
- McAliley, L.R., Willis, R.E., Ray, D.A., et al. (2006) Are crocodiles really monophyletic? - Evidence for subdivisions from sequence and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39, 16–32.
- Miall, L.C. (1878) *The skull of the crocodile. A manual for students. Studies in Comparative Anatomy - No. 1*. London: Macmillan and Co., pp. 50.
- Montefeltro, F.C., Andrade, D.V., and Larsson, H.C.E. (2016) The evolution of the meatal chamber in crocodyliforms. *Journal of Anatomy*, 228, 838–863.
- Mook, C.C. (1921) The dermo-supraoccipital bone in the Crocodylia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 44, 101–103.
- Müller, F. (1967) Zur embryonalen Kopfentwicklung von *Crocodylus cataphractus* Cuv. *Revue suisse de zoologie*, 74, 189–294.
- Murray, C.M., Russo, P., Zorrilla, A., et al. (2019) Divergent morphology among populations of the New Guinea crocodile, *Crocodylus novaeguineae* (Schmidt, 1928): diagnosis of an independent lineage and description of a new species. *Copeia*, 107, 517–523.

- Narváez, I., Brochu, C.A., Escaso, F., et al. (2015) New crocodyliforms from southwestern Europe and definition of a diverse clade of European Late Cretaceous basal eusuchians. *PLoS ONE*, 10, e0140679.
- Nesbitt, S.J. (2011) The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 352, 1–292.
- Norell, M.A. (1989) The higher level relationships of the extant Crocodylia. *Journal of Herpetology*, 23, 325–335.
- Oaks, J.R. (2011) A time-calibrated species tree of Crocodylia reveals a recent radiation of the true crocodiles. *Evolution*, 65, 3285–3297.
- Owen, R. (1850) On the communications between the cavity of the tympanum and the palate in the Crocodylia (gavials, alligators and crocodiles). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 140, 521–527.
- Parker, W.K. (1883) On the structure and development of the skull in the Crocodylia. *Transactions of the Zoological Society of London*, 11, 263–310.
- Pierce, S.E., Williams, M., and Benson, R.B.J. (2017) Virtual reconstruction of the endocranial anatomy of the early Jurassic marine crocodylomorph *Pelagosaurus typus* (Thalattosuchia). *PeerJ*, 5, e3225.
- Pol, D., Rauhut, O.W.M., Lecuona, A., et al. (2013) A new fossil from the Jurassic of Patagonia reveals the early basicranial evolution and the origins of Crocodyliformes. *Biological Reviews*, 88, 862–872.
- Porter, W.R., and Witmer, L.M. (2015) Vascular patterns in iguanas and other squamates: blood vessels and sites of thermal exchange. *PLoS ONE*, 10, e0139215.
- Porter, W.R., Sedlmayr, J.C. and Witmer, L.M. (2016) Vascular patterns in the heads of crocodylians: blood vessels and sites of thermal exchange. *Journal of Anatomy*, 229, 800–824.
- Porter, W.R., Sedlmayr, J.C. and Witmer, L.M. (2017) Data from: Vascular patterns in the heads of crocodylians: blood vessels and sites of thermal exchange. v2, Dryad, Dataset, <https://doi.org/10.5061/dryad.mt64k>
- Retzius, G. (1884) *Das Gehörorgan der Wirbelthiere. II. Das Gehörorgan der Reptilien, der Vögel und der Säugethiere*. Stockholm: Samson & Wallin, pp. 368.
- Rieppel, O. (1985) The recessus scalae tympani and its bearing on the classification of reptiles. *Journal of Herpetology*, 19, 373–384.
- Rieppel, O. (1993) Studies on skeleton formation in reptiles. V. Patterns of ossification in the skeleton of *Alligator mississippiensis* DAUDIN (Reptilia, Crocodylia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 109, 301–325.
- Schumacher, G.-H. (1973) The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodylians. In: Gans, C., and Parsons, T.S. (Eds.) *Biology of the Reptilia, Volume 4, Morphology D*. New York: Academic Press, pp. 101–199.
- Sedlmayr, J.C. (2002) *Anatomy, evolution, and functional significance of cephalic vasculature in Archosauria*. PhD Thesis, Ohio University, Athens, Ohio.
- Serrano-Martínez, A., Knoll, F., Narváez, I., et al. (2019) Brain and pneumatic cavities of the braincase of the basal alligatoroid *Diplocynodon tormis* (Eocene, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39, e1572612.

- Shiino, K. (1914) Studien zur Kenntnis des Wirbeltierkopfes I. Das Chondrocranium von *Crocodylus* mit Berücksichtigung der Gehirnnerven und der Kopfgefäße. *Anatomische Hefte*, 50, 253–382.
- Shirley, M.H., Vliet, K.A., Carr, A.N., et al. (2014) Rigorous approaches to species delimitation have significant implications for African crocodylian systematics and conservation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, 20132483.
- Snively, E., and Russell, A.P. (2007) Functional morphology of neck musculature in the Tyrannosauridae (Dinosauria, Theropoda) as determined via a hierarchical inferential approach. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 151, 759–808.
- Sobral, G., and Müller, J. (2016) Archosaurs and their kin: the ruling reptiles. In: Clack, J.A., Fay, R.R. and Popper, A.N. (Eds.) *Evolution of the vertebrate ear*. Cham: Springer International Publishing, pp. 285–326.
- Sobral, G., Sookias, R.B., Bhullar, B.-A.S., et al. (2016) New information on the braincase and inner ear of *Euparkeria capensis* Broom: implications for diapsid and archosaur evolution. *Royal Society Open Science*, 3, 160072.
- Tarsitano, S.F. (1985) Cranial metamorphosis and the origin of the Eusuchia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 170, 27–44.
- Tarsitano, S.F., Frey, E., and Riess, J. (1989) The evolution of the Crocodylia: a conflict between morphological and biochemical data. *American Zoologist*, 29, 843–856.
- Thompson, H., and Tucker, A.S. (2013) Dual origin of the epithelium of the mammalian middle ear. *Science*, 339, 1453–1456.
- Tsuihiji, T. (2010) Reconstructions of the axial muscle insertions in the occipital region of dinosaurs: evaluations of past hypotheses on Marginocephalia and Tyrannosauridae using the extant phylogenetic bracket approach. *Anatomical Record*, 293, 1360–1386.
- Tucker, A.S. (2017) Major evolutionary transitions and innovations: the tympanic middle ear. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372, 20150483.
- Turner, A.H. (2006) Osteology and phylogeny of a new species of *Araripesuchus* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Historical Biology*, 18, 255–369.
- Turner, A.H., and Buckley, G.A. (2008) *Mahajangasuchus insignis* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) cranial anatomy and new data on the origin of the eusuchian-style palate. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28, 382–408.
- Underwood, G. (1970) The eye. In: Gans, C. and Parsons, T.S. (Eds.) *Biology of the Reptilia, Volume 2, Morphology B*. New York: Academic Press, pp. 1–98.
- Vieira, L.G., Santos, A.L.Q., Hirano, L.Q.L., et al. (2019) Ontogeny of the skull of the Black Caiman (*Melanosuchus niger*) (Crocodylia: Alligatoridae). *Canadian Journal of Zoology*, 97, 142–155.
- Walker, A.D. (1990) A revision of *Sphenosuchus acutus* Haughton, a crocodylomorph reptile from the Elliot Formation (late Triassic or early Jurassic) of South Africa. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, 330, 1–120.
- Watanabe, A., Gignac, P.M., Balanoff, A.M., et al. (2019) Are endocasts good proxies for brain size and shape in archosaurs throughout ontogeny? *Journal of Anatomy*, 234, 291–305.
- Wever, E.G. (1978) *The reptile ear*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, pp.

- Whetstone, K.N., and Whybrow, P.J. (1983) A cursorial crocodylian from the Triassic of Lesotho (Basutoland) southern Africa. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas*, 106, 1–37.
- Wilberg, E.W. (2015) What's in an outgroup? The impact of outgroup choice on the phylogenetic position of Thalattosuchia (Crocodylomorpha) and the origin of Crocodyliformes. *Systematic Biology*, 64, 621–637.
- Witmer, L.M. (1995) The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. In: Thomason, J.J. (Ed.) *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 19–33.
- Witmer, L.M. (1997) Craniofacial air sinus systems. In: Currie, P.J. and K. Padian (Eds.) *The Encyclopedia of dinosaurs*. New York: Academic Press, pp. 151–159.
- Witmer, L.M., Ridgely, R.C., Dufeu, D.L., et al. (2008) Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs. In: Endo, H. and Frey, R. (Eds.) *Anatomical imaging: towards a new morphology*. Tokyo: Springer, pp. 67–87.
- Wu, X.-C., and Chatterjee, S. (1993) *Dibothrosuchus elaphros*, a crocodylomorph from the Lower Jurassic of China and the phylogeny of the Sphenosuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13, 58–89.

9. ТАБЛИЦЫ

ТАБЛИЦА 1.
Параметры сканирования для образцов.

Таксон	Образец	Тип матрицы сканера	Параметры сканирования	Размер стэка
<i>Alligator mississippiensis</i>	DVZ M 4/13 (articulated skull)	High-resolution CT scan (1024x1024)	164 μ A, 140 kV, slice thickness 0.67 mm	837 slices
<i>Alligator sinensis</i>	DVZ M 2/13 (articulated skull)	CT-scan (512x512)	300 μ A, 120 kV, slice thickness 0.5 mm	663 slices
<i>Alligator sinensis</i>	DVZ M 3/13 (disarticulated skull)	High-resolution CT scan (1024x1024)	164 μ A, 140 kV, slice thickness 0.67 mm	494 slices
<i>Caiman crocodilus</i> (hatchling)	PIN comparative collection, unnumbered (disarticulated skull)	Micro-CT scan (4000x4000)	200 μ A, 44 kV	2416 slices
<i>Caiman yacare</i>	ZMMU MSU R-6967 (partially disarticulated skull)	High-resolution CT scan (1024x1024)	72 μ A, 140 kV, slice thickness 0.67 mm	422 slices
<i>Crocodylus novaeguineae</i>	DVZ M 9/13 (articulated skull)	High-resolution CT scan (1024x1024)	164 μ A, 140 kV, slice thickness 0.67 mm	631 slices
<i>Osteolaemus tetraspis</i>	DVZ M 7/13 (disarticulated skull with nearly complete braincase)	CT-scan (512x512)	200 μ A, 120 kV, slice thickness 0.5 mm	464 slices
<i>Mecistops cataphractus</i>	DVZ M 6/13 (articulated skull)	High-resolution CT scan (1024x1024)	151 μ A, 140 kV, slice thickness 0.67 mm	1000 slices
<i>Gavialis gangeticus</i>	ZIN 7249 (articulated skull)	CT-scan (512x512)	250 μ A, 135 kV, slice thickness 1.0 mm	571 slices
<i>Tomistoma schlegelii</i>	ZMMU MSU R-13859 (articulated skull)	High-resolution CT scan (1024x1024)	82 μ A, 140 kV, slice thickness 0.67 mm	1469 slices
<i>Tomistoma schlegelii</i>	ZMMU MSU R-9296 (articulated skull)	High-resolution CT scan (1024x1024)	82 μ A, 140 kV, slice thickness 0.67 mm	1267 slices

ТАБЛИЦА 2

Сводка терминов, использованных в данном исследовании.

Данное исследование	Источник	Синонимы в предыдущих исследованиях
Височный и затылочный отделы черепа		
Temporal canal	Walker (1990)	Temporoorbital canal (Sedlmayr, 2002)
Postquadrate foramen	Walker (1990)	Superior tympanic recess (Wu and Chatterjee, 1993: fig. 7C) Antrum pneumaticum dorsale (Whetstone and Whybrow, 1983)
Anterior temporal foramen	Walker (1990)	Temporoorbital foramen (Leardi et al., 2020) Temporo-orbital foramen (Kley et al., 2010; Barrios et al., 2018; Herrera et al., 2018)
Posttemporal fenestra	Iordansky (1973)	Post-temporal fenestra (Clark, 1986; Walker, 1990)
Laterosphenioideum		
Laterosphenoid	The term has priority for archosauriforms in general and crocodylomorphs in particular (Clark et al., 1993)	Alisphenoid (Owen, 1850; Miall, 1878) Pleurospenoid (Bellairs and Kamal, 1981)
Anterior process of laterosphenoid	Used for crocodylomorphs for the first time; term sensu Clark et al. (1993) and Sobral et al. (2016)	Laterosphenoid anterolateral lamina (Kley et al., 2010)
Slender process	Used for crocodylomorphs for the first time; term sensu Clark et al. (1993) and Sobral et al. (2016)	-
Laterosphenoid body Postorbital process Caudal bridge	Holliday and Witmer (2009)	-
Lateral bridge of laterosphenoid	Holliday and Witmer (2009)	Laterosphenoid bridge (Iordansky, 1973; Walker, 1990; Brochu, 1999)
Capitate process	Iordansky (1973) and Holliday and Witmer (2009)	
Antotic crest (laterosphenoid buttress)	Sensu Holliday and Witmer (2009)	Cotyler crest (Clark et al., 1993; Kley et al., 2010)
Trigeminal foramen (internal) and maxillomandibular foramen (external)	Sensu Holliday and Witmer (2007, 2009)	Foramen ovale (Iordansky, 1973; Busbey and Gow, 1984)
Prooticum		
Prootic	Miall (1878), Iordansky (1973), Bellairs and Kamal (1981)	Petrosal (Owen, 1850; Brühl, 1862)
Prootic buttress	Walker (1990)	-
Dorsal lamina or prootic (as part of the prootic buttress)	New term	-
Anterior inferior process Anterior superior process	Used for crocodylomorphs for the first time; terms sensu Evans (1986, 2008), Sobral et al. (2016).	-

Lateral lamina of the prootic	New term for the structure that corresponds to the prootic-basisphenoid flange of basal crocodylomorphs (e.g., Walker, 1990) and crista prootica (otosphenoidal crest) of other diapsids (e.g., Evans, 2008).	-
Anterior bridge	New term	-
Внутреннее ухо и ушная капсула		
Fenestra ovalis	Baird (1960, 1970), Wever (1978), Walker (1990), Gower and Weber (1998)	Fenestra vestibuli (= oval window) (Witmer et al., 2008: fig. 6.5)
Fenestra pseudorotunda	Walker (1990), Gower and Weber (1998)	Fenestra cochleae (= round window) (Witmer et al., 2008: fig. 6.5; note that this structure is at the same time misidentified with perilymphatic foramen)
Cochlear duct	Baird (1960, 1970), Wever (1978)	Cochlea (Witmer et al., 2008; Bona et al., 2013; Sobral and Müller, 2016) Lagena (Bona et al., 2017; Leardi et al., 2020)
Cochlear recess	Walker (1990)	Lagenar/cochlear recess (Gower, 2002)
Lagena (ventral-most part of the cochlear duct)	Baird (1960, 1970), Wever (1978)	-
Lagenar recess (ventral-most part of the cochlear recess)	Walker (1990)	-
Cochlear prominence	Walker (1990)	-
Perilymphatic loop	Modified from Walker (1990) to increase clarity of anatomical description	Includes crista interfenestralis of Walker (1990) and Gower and Weber (1998)
Crista interfenestralis	Walker (1990) and Gower and Weber (1998)	-
Otoccipital ledge	Modified from Walker (1990)	Opisthotic ledge (Walker, 1990)
Perilymphatic foramen	Baird (1960) and Walker (1990)	Fenestra cochleae (= round window) (Witmer et al., 2008: fig. 6.5)
Recessus scalae tympani	Baird (1960, 1970) and Rieppel (1985)	-
Perilymphatic (periotic) sac	Baird (1960)	-
Otic bulla	The term refers to the endocranial bulge of the otic capsule, which is not directly related to the tympanic membrane/cavity	Bulla tympani (Iordansky, 1973) Tympanic bulla (Kley et al., 2010)
Otoccipitale		
Otoccipital	In reference to a single braincase element with complex embryonic origin and corresponding to exoccipital and opisthotic of basal diapsids	Exoccipital (Miall, 1878) Exoccipital and opisthotic (Iordansky, 1973; Busbey and Gow, 1984; Walker, 1990)
Ventrolateral process of otoccipital	New term for a portion of otoccipital of crocodylomorphs with a specific embryonic origin (dermal juxtaotic laminae) and evolutionary history, distinct from paroccipital process	Ventrolateral part of the otoccipital (Clark, 1986) Ventrolateral flange of the otoccipital (Herrera et al., 2018)

		Part of paroccipital process (e.g., Leardi et al., 2020)
Extracapsular buttress	New term for a portion of otoccipital that has dual embryonic origin (from cartilaginous subcapsular process and dermal juxtaotic lamina)	Subcapsular process (Busbey and Gow, 1984; Clark, 1986) Subcapsular buttress (Walker, 1990; Leardi et al., 2020)
Anteroventral process	New term	'exoccipital' (probably part of the subcapsular buttress) (Walker, 1990: p. 97)
Metotic foramen	Sensu Walker (1990)	Fissura metotica (Iordansky, 1973) Metotic fissure (Kley et al., 2010) Jugular foramen (Bellairs and Kamal, 1981)
Foramen vagi (external)	Iordansky (1973)	Metotic foramen (Bona et al., 2017; Barrios et al., 2018) Foramen jugulare externum (Müller, 1967) Jugular foramen (Lessner and Holliday, 2020)
Internal vagal foramen	New terms	-
Internal glossopharyngeal foramen		-
Paroccipital process	Iordansky (1973), Clark (1986), Walker (1990)	-
Occipital arch	New term for part of otoccipital that corresponds to eponymous embryonic cartilaginous arch (after Bellairs and Kamal, 1981)	Exoccipital (Walker, 1990)
Supraoccipitale		
Supraoccipital	Generally used term for a single ossification with complex development	Supraoccipital and epiotic (Miall, 1878; Edinger, 1938; Walker, 1990)
Anterior lamina	Newly proposed terms for general divisions of supraoccipital	-
Posterior lamina		Posterior surface/projection (e.g., Kley et al., 2010; Leardi et al., 2020)
Dorsal lamina		-
Capsular portion of the supraoccipital	Consistent with the capsular portions of prootic and otoccipital	Epiotic (Miall, 1878; Edinger, 1938; Walker, 1990) ? Anterior pyramidal projection (Leardi et al., 2020)
Otoccipital strut	Newly proposed term for a bony strut that projects posterodorsally from foramen of posterior semicircular canal and is formed by supraoccipital and otoccipital	-
Postoccipital process	Kälin (1933) and Iordansky (1973)	Lateral flange of supraoccipital (Leardi et al., 2020)
Sagittal nuchal crest	A combined term proposed to ensure consistent terminology among previous studies	Nuchal crest (Kley et al., 2010) Vertical ridge (Clark, 1986)

Supraoccipital sagittal crest (Barrios et al., 2018)

Parabasisphenoideum

Parabasisphenoid	In reference to a single braincase element with complex embryonic origin (includes dermal parasphenoid); as in Gower (2002), Kley et al. (2010), Nesbitt (2011), Sobral et al. (2016).	Basisphenoid (Miall, 1878; Iordansky, 1973; Clark, 1986; Walker, 1990; Brochu, 1999; Leardi et al., 2020)
Parabasisphenoid rostrum (cultriform process)	Generally used term (e.g., Iordansky, 1973; Bellairs and Kamal, 1981; Walker, 1990; Sobral et al., 2016)	-
Hypophyseal fossa	Generally used term (e.g., Iordansky, 1973; Clark, 1986; Leardi et al., 2020)	Pituitary fossa (Miall, 1878; Walker, 1990; Bellairs and Kamal, 1981)
Parabasisphenoid body	Iordansky (1973)	-
Descending lamina	Brochu (2004)	Narrow strip posterior to the posterior margin of the pterygoids (Iordansky, 1973: 228)
Posterolateral alar process	Newly proposed term	Lateral exposure of parabasisphenoid, posterior to pterygoid and quadrate (Miall, 1878; Iordansky, 1973; Brochu, 1999)

Basioccipitale

Basioccipital	Generally used term (e.g., Miall, 1878; Iordansky, 1973; Bellairs and Kamal, 1981; Walker, 1990; Brochu, 1999)	-
Basioccipital tuberosities	Iordansky (1973)	Basioccipital tubera (Brochu, 1999)
Basioccipital plate	Iordansky (1973)	-

Quadratum

Quadrate head	Sensu Walker (1990) and Leardi et al., (2020)	-
Otic process	Sensu Leardi et al. (2020)	Posterodorsal process (Wu and Chatterjee, 1993)
Main body of quadrate (quadrate body)	Generally used term (Clark, 1986; Walker, 1990; Kley et al., 2010; Leardi et al., 2020)	-
Anterodorsal process	Walker (1990) and Wu and Chatterjee (1993)	-
Anteromedial process	Newly proposed term for the part of quadrate with distinct embryonic origin (dermal lamina palatoquadrati anterior)	Primary quadrate head (Clark, 1994) Orbital proces (Leardi et al., 2020)
Pterygoid process	Generally used term (e.g., Kley et al., 2010; Herrera et al., 2018; Leardi et al., 2020)	Pterygoid ramus of quadrate (Busbey and Gow, 1984; Clark, 1986; Walker, 1990; Wu and Chatterjee, 1993)
Otic buttress	After Montefeltro et al. (2016)	
Posterodorsal process	Newly proposed term for dorsoventrally short but anteroposteriorly elongated projection from the dorsal surface of the quadrate	-

Паратимпанические полости

Median pharyngeal recess (unpaired)	Sensu Witmer (1997), Nesbitt (2011), Dufeau and Witmer (2015)	Median Eustachian canal and basisphenoid branch of median Eustachian canal (Owen, 1850; Miall,
-------------------------------------	---	--

			1878)
			Median Eustachian canal and its anterior median branch (Mea) (Colbert, 1946; Walker, 1990)
			Mediane Eustachische Öffnung, canalis anterior, canalis posterior (Müller, 1967)
			Hypophyseal-basiscranial tube and its anterior branches (Tarsitano, 1985)
			Sub-basisphenoid recess (Walker, 1990; Leardi et al., 2020)
			Median pharyngeal system (Dufeuau and Witmer, 2015)
Median pharyngeal canal and foramen (unpaired)		Dufeuau and Witmer (2015)	Median Eustachian canal and foramen (Owen, 1850; Miall, 1878; Colbert, 1946; Clark, 1986; Walker, 1990)
			Hypophyseal-basiscranial canal and foramen (Tarsitano, 1985)
Parabasisphenoid (paired)	recess	Dufeuau and Witmer (2015)	Basisphenoid diverticulum (Dufeuau and Witmer, 2015)
			Corresponds in part to: basisphenoid branch of median Eustachian canal (Owen, 1850; Miall, 1878)
			anterior branch of median Eustachian canal (Mea) (Colbert, 1946; Walker, 1990)
			canalis anterior (Müller, 1967)
Pre-carotid recess (paired, with median communication in some taxa)		Walker (1990) and Leardi et al. (2020)	Anterior pneumatic recess (Wu and Chatterjee, 1993)
Post-carotid recess (paired, with median communication in some specimens/taxa)			
Rostral recess (unpaired)			
Sub-carotid recess (paired)		Dufeuau and Witmer (2015)	-
Basioccipital recess (paired cavities plus unpaired median communication with median pharyngeal canal)		Walker (1990) and Dufeuau and Witmer (2015)	Corresponds in part to: basioccipital branch of median Eustachian canal (Owen, 1850; Miall, 1878)
			posterior branch of median Eustachian canal (Mep) (Colbert, 1946; Walker, 1990)
			canalis posterior (Müller, 1967)
Pharyngotympanic (recess) (paired)	cavity	Dufeuau and Witmer (2015)	Middle ear cavity (Walker, 1990; Tucker, 2017)
			Tympanic cavity (Owen, 1850; Colbert, 1946; Tarsitano, 1985; Walker, 1990)

			Cavum tympani (Müller, 1967)
Pharyngotympanic (paired)	canal	Dufeu and Witmer (2015) and Tucker (2017)	Lateral Eustachian canal (e.g., Owen, 1850; Miall, 1878; Colbert, 1946; Tarsitano, 1985; Clark, 1986; Walker, 1990)
Rhomboidal recess (paired)		Owen (1850), Walker (1990), and Leardi et al. (2020)	Tuba Eustachii (Müller, 1967) -
Recessus epitubaricus (paired)		Dufeu and Witmer (2015)	Rhomboidal recess (Iordansky, 1973)
Pharyngotympanic fossa on the lateral surface of prootic (paired)		Newly proposed term	Corresponds in part to: lateral branch of the anterior branch of the median Eustachian canal (Meal) (Colbert, 1946; Walker, 1990) Corresponds in part to: lateral branch of the anterior branch of the median Eustachian canal (Meal) (Colbert, 1946; Walker, 1990) The depressed areas at the sides of the prootics, in front of and lateral to the prootic parts of the cochlear prominences (prootic recesses) (Walker, 1990: p. 75)
Infundibular recess (paired) Quadrate recesses (paired)		Dufeu and Witmer (2015)	Quadrate pneumaticity (e.g., Busbey and Gow, 1984; Clark, 1986; Leardi et al., 2017)
Intertympanic recess (paired during early ontogeny in extant taxa and in adults of some basal non-crocodyliiform crocodylomorphs; unpaired in adults of extant taxa)		Tarsitano (1985) and Dufeu and Witmer (2015)	Mastoid antrum (Hasse, 1873; Müller, 1967; Walker, 1990; Clark, 1986; Wu and Chatterjee, 1993; Leardi et al., 2020) Transverse pneumatic canal (Iordansky, 1973; Busbey and Gow, 1984; Clark, 1986)
Prootic facial recess (paired)		A combined term proposed to enchain consistent terminology among previous studies	Facial antrum (Walker, 1990; Wu and Chatterjee, 1993; Leardi et al., 2020) Prootic diverticulum (Dufeu and Witmer, 2015)
Laterosphenoid recess (paired)		Müller (1967)	Diverticulum zum Laterosphenoid Müller (1967) Rostral extension of the prootic diverticulum (Dufeu and Witmer, 2015) ? Trigeminal recess (Wu and Chatterjee, 1993; Leardi et al., 2020)
Otoccipital recess (paired)		Müller (1967) and Dufeu and Witmer (2015)	Divertikel des adulten Exoccipitale (Müller, 1967) Otoccipital diverticulum (Dufeu and Witmer, 2015) ? Posterior pneumatic recess (Wu and Chatterjee, 1993; Leardi et al., 2020)
Pterygoid recess (paired)		Dufeu and Witmer (2015)	-

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Список образцов, использованных в данном исследовании

Таксон	Номер образца	Онтогенетический статус	Ссылка на данные томографии
<i>Crocodylus johnstoni</i>	OUVC 10426	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	https://datadryad.org/stash/data-set/doi:10.5061/dryad.mt64k
<i>Crocodylus johnstoni</i>	TMM M-6807	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://digimorph.org/specimens/Crocodylus_johnstoni/
<i>Crocodylus moreletii</i>	TMM M-4980	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://digimorph.org/specimens/Crocodylus_moreletii/
<i>Crocodylus moreletii</i>	LFAC-2016-male1	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus moreletii</i>	RVC-JRF-FMC3	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	osf.io/6zamj
<i>Crocodylus moreletii</i>	RVC-JRF-FMC4	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	osf.io/6zamj
<i>Crocodylus niloticus</i>	HA_28.49_croc os_C7_58-days	embryo	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus niloticus</i>	LFAC-1_60days	embryo	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus niloticus</i>	LFAC-1_61days	embryo	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus niloticus</i>	LFAC-1_62days	embryo	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus niloticus</i>	HA_28.49_croc os_C7_63-days	embryo	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus niloticus</i>	LFAC-1_63days	embryo	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus niloticus</i>	LFAC-1_64days	embryo	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus niloticus</i>	LFAC-1_67days	embryo	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus niloticus</i>	LFAC-1_79days	embryo	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus niloticus</i>	LFAC-2_79days	embryo	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus niloticus</i>	LFAC-1_87days	embryo	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus niloticus</i>	LFAC-1_93days	embryo	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus niloticus</i>	hatchling_LFAC-1	hatchling/juvenile (before cranial metamorphosis)	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus niloticus</i>	hatchling-+13days_LFAC-	hatchling/juvenile (before cranial metamorphosis)	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585

	1	metamorphosis)	
<i>Crocodylus niloticus</i>	RVC-JRH-NNC11	hatchling/juvenile (before cranial metamorphosis)	osf.io/6zamj
<i>Crocodylus niloticus</i>	LFAC 1 year old	hatchling/juvenile (before cranial metamorphosis)	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus niloticus</i>	ENS 3 years	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus niloticus</i>	RVC-JRH-FNC1	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	osf.io/6zamj
<i>Crocodylus niloticus</i>	LFAC-fem3-2013	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus niloticus</i>	RVC-JRH-FNC7	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	osf.io/6zamj
<i>Crocodylus novaeguinea</i>	ENS 509	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus novaeguinea</i>	DVZ M 9/13	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Crocodylus rhombifer</i>	NMB.AB50.171	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://digimorph.org/specimens/Crocodylus_rhombifer/
<i>Crocodylus porosus</i>	CCEC-50001390	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus porosus</i>	DVZ M 8/13	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Crocodylus porosus</i>	MHNGrOs64	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus porosus</i>	MHNGrOs68	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Crocodylus siamensis</i>	MB.R. 1959	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Crocodylus sp.</i>	DVZ M 11/13	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Crocodylus sp.</i>	DVZ M 10/13	hatchling/juvenile (before cranial metamorphosis)	
<i>Mecistops cataphractus</i>	ENS R-11	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585

<i>Mecistops cataphractus</i>	DVZ M 6/13	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Mecistops cataphractus</i>	TMM M-3529	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://digimorph.org/specimens/Crocodylus_cataphractus/
<i>Tomistoma schlegelii</i>	TMM M-6342	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://digimorph.org/specimens/Tomistoma_schlegelii/
<i>Tomistoma schlegelii</i>	ZMMU MSU R-13859	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Tomistoma schlegelii</i>	ZMMU MSU R-9296	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Osteolaemus tetraspis</i>	RVC-JRH-FDC4	hatchling/juvenile (before cranial metamorphosis)	osf.io/6zamj
<i>Osteolaemus tetraspis</i>	DVZ M 7/13	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Osteolaemus tetraspis</i>	FMNH 98936	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://digimorph.org/specimens/Osteolaemus_tetraspis/
<i>Osteolaemus tetraspis</i>	TL5	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Osteolaemus tetraspis</i>	RVC-JRH-FDC1	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	osf.io/6zamj
<i>Osteolaemus tetraspis</i>	RVC-JRH-FDC2	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	osf.io/6zamj
<i>Voay robustus</i>	MB.R. 4124	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Gavialis gangeticus</i>	ZIN_50	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Gavialis gangeticus</i>	ZIN 7249	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Gavialis gangeticus</i>	TMM M-5490	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://digimorph.org/specimens/Gavialis_gangeticus/
<i>Gavialis gangeticus</i>	UF 11898	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	https://www.morphosource.org/Detail/MediaDetail/Show/media_id/20938
<i>Melanosuchus niger</i>	RVC-JRH-FBC1	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	osf.io/6zamj
<i>Paleosuchus</i>	CCEC	subadult/adult (after	http://paleo.esrf.eu/index.php?/

<i>trigonatus</i>		cranial metamorphosis)	category/1585
<i>Paleosuchus palpebrosus</i>	RVC-JRH-PP4	hatchling/juvenile (before cranial metamorphosis)	osf.io/6zamj
<i>Paleosuchus palpebrosus</i>	Pashchenko D.I. (PIN) personal specimen	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Caiman crocodilus</i>	PIN comparative collection, unnumbered	hatchling/juvenile (before cranial metamorphosis)	
<i>Caiman crocodilus</i>	TL3	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Caiman crocodilus</i>	TL11	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Caiman crocodilus</i>	ENS-R9	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Caiman crocodilus</i>	LFAC-2013	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://paleo.esrf.eu/index.php?/category/1585
<i>Caiman crocodilus</i>	FMNH 73711	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://digimorph.org/specimens/Caiman_crocodilus/
<i>Caiman yacare</i>	ZMMU MSU R-6967	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Alligator sinensis</i>	DVZ M 1/13	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Alligator sinensis</i>	DVZ M 2/13	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Alligator sinensis</i>	DVZ M 3/13	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Alligator mississippiensis</i>	OUVC 10606	hatchling/juvenile (before cranial metamorphosis)	https://www.morphosource.org/Detail/MediaDetail/Show/media_id/39338
<i>Alligator mississippiensis</i>	TMM M-6723	hatchling/juvenile (before cranial metamorphosis)	http://digimorph.org/specimens/Alligator_mississippiensis/juvenile/
<i>Alligator mississippiensis</i>	TMM M-983	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	http://digimorph.org/specimens/Alligator_mississippiensis/adult/
<i>Alligator mississippiensis</i>	PIN comparative collection, unnumbered	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Alligator mississippiensis</i>	PIN comparative collection,	subadult/adult (after cranial	

	unnumbered	metamorphosis)	
<i>Alligator mississippiensis</i>	DVZ M 4/13	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Alligator mississippiensis</i>	DVZ M 5/13	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	
<i>Alligator mississippiensis</i>	OUVC 9761	subadult/adult (after cranial metamorphosis)	https://www.morphosource.org/Detail/MediaDetail/Show/media_id/39878