

*Много уважает маму  
Л. И. Хозацкому*

*Э. Марк*

АКАДЕМИЯ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР  
ОТДЕЛЕНИЕ ТЕХНИЧЕСКИХ И ФИЗИКО-МАТЕМАТИЧЕСКИХ НАУК

*На правах рукописи*

Аспирант Э. Ю. МАРК

ПСАММОСТЕИДЫ (AGNATHA)  
ТАРТУСКОГО И ГАУЙСКОГО  
ГОРИЗОНТОВ ДЕВОНА  
ЭСТОНСКОЙ ССР

*Автореферат диссертации  
на соискание ученой степени  
кандидата геолого-минерало-  
гических наук*

ТАЛЛИН  
1955

Работа выполнена при Институте геологии АН Эстонской ССР.

Научный руководитель: доктор биологических наук,  
профессор Д. В. Обручев.

Среди рыб, которые являются почти единственными ископаемыми в тартуском и гауйском горизонтах средне- и верхнедевонского возраста, псаммостейды образуют одну из важнейших групп. Благодаря довольно широкому горизонтальному, но ограниченному вертикальному распространению, представители этой группы имеют большое стратиграфическое значение и часто являются характерными формами для отдельных горизонтов или их частей. Данные о псаммостейдах, вместе с данными о других группах фауны рыб, подтверждают правильность подразделения тартуского и гауйского горизонтов на более мелкие части — толщи, которые А. Верте были выделены в этих горизонтах на основании литологических признаков. Изучение семейства *Psammosteidae* представляет и большой биологический интерес, так как строение, экология и эволюция представителей этой весьма своеобразной группы еще далеко недостаточно известны.

Описываемый в диссертации материал собран автором во время полевых работ в 1949—1954 гг. из шести более богатых местонахождений рыб тартуского и гауйского горизонтов Эстонской ССР. Для сравнения были в 1954 г. собраны материалы также из гауйского горизонта Латвийской ССР. Часть материала собрана В. Паулем в 1935—1943 гг. из двух обнажений нижней части тартуского горизонта. В работе дополнительно описаны некоторые находки Х. Асмусса, сделанные в прошлом столетии. В связи с новыми интересными находками описаны два вида псаммостейд из подснеготорского горизонта.

Диссертация содержит 176 страниц машинописного текста, 58 текстовых рисунков и 34 таблицы с 128 фотоснимками. Работа состоит из четырех частей: введение, описание остатков псаммостейд, стратиграфическое распространение псаммостейд и эволюция псаммостейд.

## I

В введении приведены данные о материале, описываемом в диссертации, и краткий обзор литературы. Впервые некоторые псаммостейды тартуского горизонта Эстонской ССР были описаны И. А. Преображенским в 1911 г. Позже описания псаммостейд этого горизонта были даны В. Гроссом в работах

1930, 1933 и 1935 гг. В более поздних работах этого же автора, так же как и в работе 1933 г., имеются данные о стратиграфическом распространении и местонахождениях псаммостеид. В. Пауль в коротких статьях в 1934 и 1939 г. описал два богатых местонахождения рыб и сделал замечания о найденной в них фауне, в том числе и о псаммостеидах, среди которых, по его мнению, встречаются новые виды. В работах Д. Обручева 1940 и 1943 гг. имеется дополнительное описание и ревизия псаммостеид тартуского горизонта Эстонской ССР. Псаммостеиды (как и вся фауна рыб) гауйского горизонта были впервые найдены на территории Эстонской ССР в обнажении Йыкси автором в 1953 г. Виды псаммостеид в этом горизонте те же, что в Латвийской ССР и Ленинградской области. Псаммостеиды гауйского горизонта, найденные на названных территориях, описаны Л. Агассицом, В. Гроссом и Д. Обручевым.

В конце введения дано краткое описание строения псаммостеид с использованием для этой цели наиболее полно известного вида *Drepanaspis gemündenensis* Schlüter.

## II

Во второй части даны описания 21 вида псаммостеид тартуского, гауйского и подснежного горизонтов, относящихся к шести родам. Из них 7 видов являются новыми. Систематический состав описанных псаммостеид следующий:

1. Род *Tartuosteus* Obrutshv представлен 3 видами: *Tartuosteus giganteus* (Gross), *T. luhai* sp. n. и *T. maximus* sp. n.

2. Род *Psammolepis* Agassiz представлен 8 видами: *Psammolepis proia* sp. n., *Psammolepis* sp., *Psl. abavica* sp. n., *Psl. venyukovi* (Obr.), *Psl. alata* (Obr.), *Psl. paradoxa* Ag., *Psl. heteraster* Gross и *Psl. undulata* (Ag.) Gross.

3. Род *Psammosteus* Agassiz представлен 1 видом — *Psammosteus tessellatus* (Preobr.).

4. Род *Yoglinia* Obrutshv представлен 1 видом — *Yoglinia bergi* Obr.

5. Род *Pycnosteus* Preobrashensky представлен 5 видами: *Pycnosteus imperfectus* (Preobr.), *P. palaeformis* Preobr., *P. pauli* sp. n., *P. tuberculatus* (Rohon) и *P. cf. tuberculatus*.

6. Род *Ganosteus* Rohon представлен 3 видами: *G. obtusus* sp. n., *G. artus* sp. n. и *G. stellatus* Rohon.

## III

Третья часть диссертации содержит данные о стратиграфическом распространении псаммостеид тартуского и гауйского горизонтов Эстонской ССР.

В южной части территории Эстонской ССР широко распространены тартуский и гауйский горизонты, из которых первый относится к среднему, а второй к верхнему девону. Оба они представлены литологически однотипными пестроцветными песчано-глинистыми отложениями озерно-дельтового происхождения, в которых почти единственными ископаемыми являются остатки агнат и рыб. Мощность горизонтов довольно большая: тартуского горизонта, по А. Верте, 150—205 м и гауйского 55—65 м. Несмотря на обширную площадь распространения горизонтов, количество их обнажений из-за мощных ледниковых отложений не особенно велико (около 130). Количество обнажений, где встречается фауна, еще более ограничено — их всего примерно 20. Из этого числа преобладающую часть составляют обнажения с фауной нижней части тартуского горизонта ( $a_1^1$ ), тогда как местонахождения фауны верхней части этого горизонта ( $a_2^1$ ), а особенно гауйского горизонта ( $a_3$ ), известны еще мало. В зависимости от этого средняя часть  $a_2^2$ , а также нижняя часть  $a_3$  фаунистически не охарактеризованы (табл. I).

На основании изучения фауны рыб Д. Обручев и В. Гросс в 1940 году подразделили тартуский горизонт на две части: нижнюю ( $a_1^2$ ) и верхнюю ( $a_2^2$ ). Несмотря на довольно большую мощность и изменчивый характер литологического состава этого горизонта, более дробное подразделение его до сих пор отсутствовало. А. Верте, исходя из изменений литологического характера, выделяет в тартуском горизонте шесть комплексных толщ, начинающихся песчаниками и заканчивающихся пачками глин с прослоями мергелей, алевроитов, песков и песчаников. Новые данные о фауне рыб вполне подтверждают правильность такого подразделения, показывая, что для каждой толщи имеются свои характерные формы (табл. I). Из табл. I видно, что толщи Вильянди и Пайсту (нижняя часть  $a_2$ ) фаунистически тесно связаны, имея наряду со свойственными только им формами и общую фауну. Кроме того, возможно, что толщу Хярма надо будет в будущем подразделить еще на две части (пачки), так как фауны обнажений Каркси и Хярма, первое из которых находится на более низком стратиграфическом уровне, чем второе, отличаются. Общими для этих обнажений являются *Tartuosteus maximus* sp. n. и *Homostius* sp. В гауйском горизонте А. Верте выделяет две толщи, из которых только верхняя фаунистически охарактеризована. Из групп фауны наиболее полно изученными являются псаммостеиды и артродиры; другие группы, особенно кистеперые, гораздо меньше разработаны. Для того чтобы в дальнейшем уточнить стратиграфию тартуского и

Горизонт	Толща Пачка	Обнажения с фауной рыб	Фауна рыб	
Подне- тогорский D <sub>3</sub> <sup>1a4</sup>		Вастселийна Река Пезтри	<i>Psammolepis undulata</i> Ag. <i>Psammosteus tessellatus</i> (Preobr.) <i>Asterolepis radiata</i> Rohon <i>Panderichthys rhombolepis</i> Gross <i>Laccognathus panderi</i> Gross	
Гауйский D <sub>3</sub> <sup>1a3</sup>	Печоры	Йькси	<i>Psammolepis venyukovi</i> (Obr.) " <i>alata</i> (Obr.) " <i>paradoxa</i> Ag. " <i>heteraster</i> Gross <i>Plourdosteus livonicus</i> (Eastm.) <i>Asterolepis ornata</i> Eichw. <i>Glyptolepis baltica</i> Gross <i>Laccognathus panderi</i> Gross	
	Пиуза			
D <sub>2</sub> <sup>2a2</sup> часть а <sub>2</sub> <sup>2</sup>	Выханду	Сымер- палу	<i>Pycnosteus tuberculatus</i> (Rohon) <i>Ganosteus stellatus</i> Rohon <i>Asterolepis dellei</i> Gross <i>Osteolepis</i> sp.	
		Вы- ханду	Леэваку	<i>Homostius</i> sp. <i>Osteolepis</i> sp.
		Коор- кюла— Пыльва		
	Хельме— Таеваская	Хельме Суур-Таеваская		<i>Pycnosteus tuberculatus</i> (Rohon) <i>Homostius</i> sp. <i>Asterolepis dellei</i> Gross <i>Glyptolepis</i> sp.

Верхняя	Хярма	Хярма	<i>Pycnosteus cf. tuberculatus</i> <i>Holonema härmae</i> Mark <i>Dipterus</i> sp.	
	Хярма	Каркси	<i>Psammolepis</i> sp. <i>Yoglinia bergi</i> Obr. <i>Pycnosteus tuberculatus</i> (Rohon) <i>Ganosteus stellatus</i> Rohon <i>Actinolepis</i> sp. <i>Coccosteus markae</i> Obrutsheva <i>Heterostius</i> sp.	<i>Tartuosteus maximus</i> sp. n. <i>Homostius</i> sp. <i>Glyptolepis</i> sp. sp. <i>Osteolepis</i> sp.
Нижняя часть а <sup>1</sup> <sub>2</sub>	Тарвасту	Тарвасту Суйслепа Вапрамяэ	<i>Tartuosteus giganteus</i> (Gross) " <i>maximus?</i> <i>Ganosteus stellatus</i> Rohon <i>Homostius</i> sp. <i>Coccosteus grossi</i> Obrutsheva <i>Asterolepis</i> sp. <i>Glyptolepis</i> sp. <i>Osteolepis</i> sp.	
	Пайсту	Пайсту Тамме Ропка Хааслава	<i>Tartuosteus luhai</i> sp. n. <i>Pycnosteus pauli</i> sp. n. <i>Ganosteus obtusus</i> sp. n. <i>Homacanthus gracilis</i> (Eichw.) <i>Nodocosta pauli</i> Gross <i>Homostius</i> sp. <i>Porolepis posnaniensis</i> Kade	<i>Tartuosteus giganteus</i> (Gross) <i>Psammolepis proia</i> sp. n. <i>Ganosteus artus</i> sp. n. <i>Haplacanthus marginalis</i> Ag. <i>Devononchus concinnus</i> Gross <i>Actinolepis tuberculata</i> Ag. <i>Holonema obrutshevi</i> Mark <i>Heterostius</i> sp. sp.
	Вильянди	Вильянди Обнажения около г. Тарту Калласте Кавильда	<i>Pycnosteus palaeformis</i> Preobr. " <i>imperfectus</i> (Preobr.) <i>Homostius sulcatus</i> (Kutorga). " <i>formosissimus</i> Asmuss " <i>latus</i> Asmuss	<i>Coccosteus grossi</i> Obrutsheva <i>Asterolepis estonica</i> Gross <i>Byssacanthus dilatatus</i> Eichw. <i>Glyptolepis</i> sp. sp. <i>Osteolepis</i> sp. sp. <i>Dipterus</i> sp. sp.

гауйского горизонтов, несомненно надо изучать все группы фауны, собирая материал из всех частей разреза и из большего количества обнажений.

Вертикальное распространение псаммостеид в тартуском и гауйском горизонтах ограничено, а их горизонтальное распространение довольно широкое. Поэтому эта группа является весьма ценной для стратиграфических целей. Отдельные виды псаммостеид встречаются обычно в одной или двух толщах, исключение представляют три вида: *Tartuosteus giganteus*, *Pycnosteus tuberculatus* и *Ganosteus stellatus*, из которых первый характеризует нижнюю, а остальные верхнюю часть тартуского горизонта. Ряд видов (*Tartuosteus luhai*, *Pycnosteus imperfectus* и другие) найден только в одном обнажении и поэтому их вертикальное и горизонтальное распространение требует дальнейшего изучения.

В табл. II показано распространение псаммостеид в отдельных толщах горизонтов  $a_2$  и  $a_3$  на территории Эстонской ССР. (Их распространение вне нашей республики указано отдельно при описании видов.) Одним из самых распространенных видов в нижней части  $a_2$  (средний девон) является *Tartuosteus giganteus*, который встречается во всех 3 толщах (Вильянди, Пайсту, Тарвасту) и найден в 7 обнажениях. Из нижней части  $a_2$  известен и другой вид *Tartuosteus* — *T. luhai*, найденный, как выше отмечено, только в одном обнажении. Для толщи Хярма (верхняя часть  $a_2$ ) характерен *T. maximus*, появляющийся, может быть, уже в толще Тарвасту. *Psammolepis proia* представляет собой самый ранний вид рода *Psammolepis*. Он встречается в толщах Вильянди и Пайсту ( $a_2^1$ ) и найден в 2 обнажениях. В  $a_2^2$  известен только один еще не определенный вид *Psammolepis*, найденный в обнажении Каркси. Из толщ Хельме—Таеваской и Выханду ( $a_2^2$ ) представители рода *Psammolepis* пока еще не известны. Они снова появляются в верхнем девоне, в верхней толще гауйского горизонта (толща Печоры). Фауна этого горизонта найдена только в одном обнажении — Йыкси, откуда происходят и все псаммостеиды: *Psammolepis venyukovi*, *Psl. alata* и *Psl. heteraster*. Встречается ли в этом местонахождении *Psl. paradoxa*, еще точно не установлено, но этот вид найден в одной буровой скважине около поселка Вастселийна. Единственный представитель рода *Yoglinia* — *Y. bergi*, который встречается в толще Хярма ( $a_2^2$ ), найден только в обнажении Каркси. Виды *Pycnosteus* весьма характерны для тартуского горизонта. Все они, кроме *P. imperfectus*, имеют довольно широкое распространение. *P. palaeformis* встречается, как и вышеназванный вид, в толще Вильянди, *P. pauli* — в толще Пайсту, а *P. tuberculatus* —



Таблица II

Названия видов	Тартуский горизонт D <sub>2</sub> <sup>2</sup> a <sub>2</sub>					Гауйский горизонт D <sub>3</sub> <sup>1</sup> a <sub>3</sub>		
	нижняя часть a <sub>2</sub> <sup>1</sup>		верхняя часть a <sub>2</sub> <sup>2</sup>					
	Т о л щ а							
	Виль-янди	Пайсту	Тарвасту	Хярма	Хельме-Таеваскоя	Выханду	Пиуза	Печоры
<i>Tartuosteus giganteus</i> (Gross)	—	—	—					
„ <i>luhai</i> sp. n.	—	—						
„ <i>maximus</i> sp. n.	—	—	— ? —	—				
<i>Psammolepis proia</i> sp. n.	—	—						
„ sp.	—	—		—				
„ <i>venyukovi</i> (Obr.)	—	—						—
„ <i>alata</i> (Obr.)	—	—						—
„ <i>heteraster</i> Gross	—	—						—
„ <i>paradoxa</i> Ag.	—	—						—
<i>Yogliinia bergi</i> Obr.	—	—		—				
<i>Pycnosteus imperfectus</i> (Preobr.)	—	—						
„ <i>palaeformis</i> Preobr.	—	—						
„ <i>pauli</i> sp. n.	—	—						
„ <i>tuberculatus</i> (Rohon)	—	—						
<i>Ganosteus artus</i> sp. n.	—	—						
„ <i>obtusus</i> sp. n.	—	—						
„ <i>stellatus</i> Rohon	—	—	—	—		—		

во всех толщах верхней части тартуского горизонта. Представители рода *Ganosteus*, так же как и виды *Pycnosteus*, очень характерны для тартуского горизонта. Из них *G. artus* найден в нескольких обнажениях толщи Вильянди и Пайсту, а *G. obtusus* в одном обнажении последней толщи. *G. stellatus* появляется в толще Тарвасту, а выше встречается в толщах Хярма и Выханду (из толщи Хельме—Таеваской он еще не известен). Возможно, что *Ganosteus* из толщи Тарвасту ( $a_2^1$ ) может принадлежать другому виду, чем *G. stellatus*, но этот вопрос еще не разрешен из-за недостаточности материала. Кроме того, надо отметить, что скульптура обломков *G. stellatus*, найденных в обнажении Сымерпалу весьма сходна со скульптурой *G. stellatus* из нижней части гауйского горизонта Латвийской ССР (обнажение Лейей на реке Абава). На основании этого можно полагать, что верхняя часть толщи Выханду (пачка Сымерпалу) соответствует нижней части гауйского горизонта, но материал для такого вывода еще недостаточен.

В заключение надо обратить внимание на то, что подразделение тартуского горизонта ( $a_2$ ) на две «части» (В. Гросс, Д. Обручев) является исторически сложившимся. Так называемые части горизонта в будущем, несомненно, придется заменить настоящими названиями стратиграфических единиц (например, подгоризонтами). Это имел в виду П. Лиепиньш (1953), который салацкую свиту (то есть тартуский горизонт) разделил на две подсвиты: нижнесалацкую ( $a_2^1$ ) и верхнесалацкую ( $a_2^2$ ). Вполне возможно, что при накоплении более полного материала в тартуском горизонте придется выделить два самостоятельных горизонта, так как фауна обеих «частей» горизонта довольно сильно отличается. Такое мнение было высказано уже и раньше Д. Обручевым, П. Лиепиньшем и А. Верге.

#### IV

Четвертая часть диссертации содержит некоторые выводы относительно филогенетических связей и эволюции псаммостеид.

Самым примитивным представителем семейства *Psammosteidea* является нижнедевонский *Drepanaspis* из Рейнской области. К нему очень близок *Schizosteus*, который встречается в среднем девоне, в живетском ярусе Главного девонского поля (в пярнуском, наровском и тартуском горизонтах). Более поздние псаммостеиды — *Tartuosteus*, *Psammolepis*, *Pycnosteus* и *Ganosteus*, появляющиеся в тартуском горизонте, тесно связаны между собой, а также с *Drepanaspis* и *Schizosteus*.

Первый из перечисленных родов — *Tartuosteus* — имеет ряд общих признаков с *Drepanaspis* и *Schizosteus*. У него брюшной щит с глубокой вырезкой и без тессер, бранхиальная пластинка длинная, хотя и широкая, кожные зубы, как правило, мелкие, тесно посаженные, с короткими зубчиками. Узкие и длинные бранхиальные пластинки молодых стадий *T. luhai* и *T. maximus* имеют форму, близкую к бранхиальным пластинкам *Drepanaspis* и *Schizosteus*. Несмотря на указанное сходство, *Tartuosteus* довольно значительно отличается от *Drepanaspis* и *Schizosteus*, приближаясь в некоторых отношениях к другим псаммостеидам. Размеры его щитов гораздо крупнее и толщина в общем больше, брюшной щит выпуклее, а задняя вырезка уже, спинной щит частично покрыт тессерами, как у *Psammosteius*.

В пределах рода *Tartuosteus* эволюция происходила, вероятно, следующим путем (рис. 1). Первым представителем рода является *T. giganteus*, появляющийся в низах тартуского горизонта. От него произошел, вероятно, другой, относительно близкий вид — *T. maximus*, который известен из верхней части того же горизонта. При этом не исключена возможность, что *T. maximus* мог ответвиться от *T. giganteus* уже раньше, как показывают некоторые находки из толщи Тарвасту (верхи  $a_2^1$ ). *T. maximus* достиг еще более крупных размеров, чем *T. giganteus*. Одна из его бранхиальных пластинок, шириной в 57 см, является самой крупной бранхиальной пластинкой псаммостеид. Бранхиальная пластинка *T. maximus* шире, чем у *T. giganteus*. Брюшной щит имеет более равномерную ширину и снизу меньше стерт. Если у *T. giganteus* процесс зарастания задней вырезки только начинается, то у более поздних представителей *T. maximus* эта вырезка существовала только в начале развития, а потом совсем заросла. *T. luhai*, остатки которого найдены в толще Пайсту (средняя часть  $a_2^1$ ), развился, может быть, тоже из *T. giganteus* или из общего корня с этим видом. Последний взгляд является, пожалуй, более вероятным, так как *T. luhai* имеет в сравнении с *T. giganteus* достаточно существенные отличия. Задняя часть его спинного щита уже, а боковые края прямые и напоминают спинной щит *Drepanaspis gemundenensis*. Тессеры мельче. Кожные зубы с длинными зубчиками и на бранхиальной пластинке образуют короткие ребрышки. Бранхиальная пластинка относительно широкая и короткая, а ее края более изогнутые. На вентральной стороне пластинки поверхность без скульптуры довольно широкая. Последние признаки несколько приближают *T. luhai* к видам *Psammosteius*, появляющимся в верхнем девоне, в подснетогорском горизонте, и наводят также на

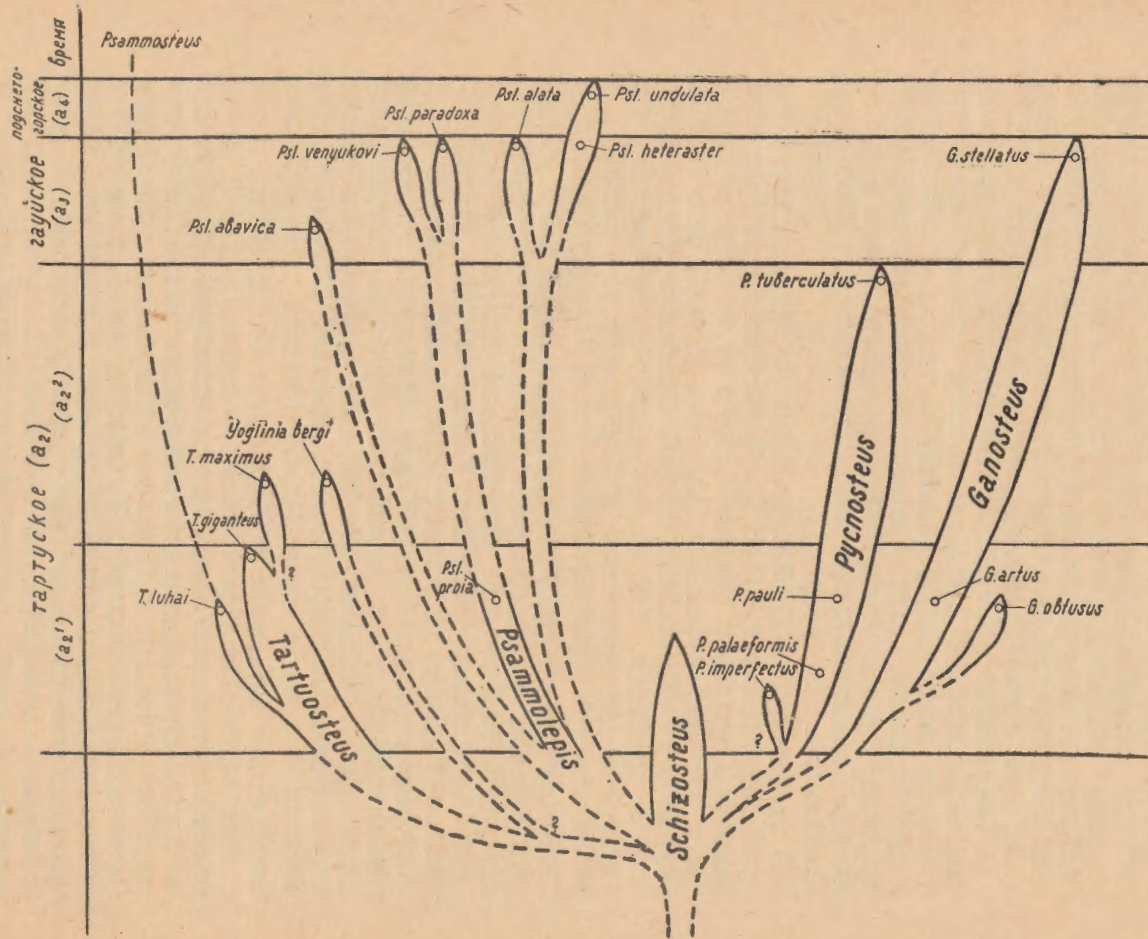


Рис. 1. Схема филогенетических отношений псаммостенд.

мысль, что именно *T. luhai* является той ветвью, из которой развился род *Psammosteus*.

Об экологии *Tartuosteus* имеется мало данных, потому что его строение недостаточно известно. Несмотря на это, можно, исходя из формы его щитов, сказать, что *Tartuosteus* — настоящая бентонная форма, которая преобладающую часть времени проводила на дне, и, вероятно, была илоедом, как *Drepanaspis*. Об этом свидетельствует его брюшной щит, который очень интенсивно стерт и почти по всей длине покрыт массивной губчатой тканью. Род *Tartuosteus* представляет собой группу псаммостейд, представители которой достигли очень крупных размеров и исчезли, вероятно, в конце тартуского времени, то есть в конце среднего девона.

Род *Psammolepis* появляется, так же как и *Tartuosteus*, в низах тартуского горизонта, но его находки из этого горизонта довольно редки. Он получает более широкое распространение в начале верхнего девона, в гауйском горизонте, откуда известно большинство видов *Psammolepis*. В подснегорском горизонте количество видов опять уменьшается, а еще выше *Psammolepis* не найден. Хотя *Psammolepis* в своем развитии отошел значительно дальше от *Drepanaspis* и *Schizosteus*, он имеет с ними еще некоторые общие признаки, указывающие на его близкие отношения с этими родами. Если у первых представителей *Tartuosteus*, *Pycnosteus* и *Ganosteus* бранхиальные пластинки, несмотря на относительно большую длину, гораздо шире, чем у *Drepanaspis* и *Schizosteus*, то бранхиальная пластинка у *Psammolepis* сохранила довольно узкую форму, хотя ее ширина и больше, чем у последних родов. Спинной и брюшной щиты у *Psammolepis* относительно плоские и на чешуях имеется бахрома из удлиненных кожных зубов, как у *Drepanaspis* и *Schizosteus*. Виды *Psammolepis* меньше по размерам, чем виды *Tartuosteus* и *Pycnosteus*. У них оба средних щита — спинной и брюшной — покрыты тессерами. По последнему признаку *Psammolepis* отличается от всех других родов псаммостейд и стоит близко к *Psammosteus*. При этом у большинства видов спинной щит покрыт тессерами не целиком, как у *Psammosteus*, а только частично (центральная часть щита лишена тессер). Исключение представляет *Psl. undulata* из подснегорского горизонта, у которого весь щит покрыт тессерами. Около центра окостенения брюшного щита имеется также область без тессер, тогда как у *Psammosteus* этот щит полностью покрыт тессерами. Тессеры *Psammolepis* близки по форме к тессерам *Tartuosteus*, только у *Psl. connectens* Обг. из верхов гауйского горизонта они больше напоминают тессеры *Psammosteus*. В отношении редукции задней вырезки брюшного щита *Psammolepis* подви-

нулся еще дальше, чем *Tartuosteus*. У него эта вырезка существовала, вероятно, уже с самого начала эволюции только на молодых стадиях развития.

Развитие внутри рода *Psammolepis* остается еще во многих отношениях неясным, так как строение преобладающей части видов недостаточно известно. Самый ранний вид, *Psl. proia* (из низов тартуского горизонта), который имеет довольно много общего с *Psl. paradoxa* (из верхней части гауйского горизонта), является, вероятно, предком последнего. На его брюшном щите, около центра окостенения, имеется такая же область без тессер, как у *Psl. paradoxa*, но у последнего вырезка на брюшном щите молодых стадий была короче, чем у *Psl. proia*. Это показывает, как вырезка в пределах рода *Psammolepis* постепенно исчезает. У *Psammosteus* задняя вырезка на брюшном щите уже совсем отсутствует. Область без тессер около центра окостенения брюшного щита *Psl. proia* весьма сходна по очертаниям с брюшным щитом *Schizosteus striatus*, который распространен в наровском горизонте ( $a_1^2$ ), а также в низах тартуского горизонта. Возможно, что *Sch. striatus* является предком *Psl. proia*. Корнуальная пластинка *Psl. proia* имеет форму, довольно близкую к некоторым образцам этой же пластинки *Drepanaspis gemundenensis*. Последний факт, а также близость в очертаниях брюшного щита *Sch. striatus* и молодых стадий *Psl. proia* еще раз указывают на тесные родственные связи между *Psammolepis*, *Drepanaspis* и *Schizosteus*. *Psl. venyukovi* (из гауйского горизонта) очень близок по форме спинного щита и тессер, а особенно бранхиальной пластинки, к *Psl. paradoxa*. Их главное отличие состоит в том, что у *Psl. venyukovi* брюшной щит, повидимому, без тессер. *Psl. abavica* и *Psl. alata*, встречающиеся тоже в гауйском горизонте, которые значительно больше, чем *Psl. paradoxa*, отличаются от *Psl. proia*, развились, вероятно, не прямо из последнего, а из общего корня с этим видом. *Psl. abavica*, известный из нижней части гауйского горизонта, стоит по форме бранхиальной пластинки ближе к *Drepanaspis* и *Schizosteus*, чем другие виды *Psammolepis*. Его кожные зубы весьма похожи на кожные зубы *Tartuosteus maximus*. *Psl. alata* — довольно мелкий вид, который по форме бранхиальной пластинки, а особенно брюшного щита и тессер отличается довольно сильно от *Psl. proia* и *Psl. paradoxa*. Он образует, вероятно, с *Psl. heteraster*, который тоже встречается в гауйском горизонте, отдельную ветвь, так как последний вид стоит по величине и форме бранхиальной пластинки сравнительно близко к *Psl. alata*. От *Psl. heteraster* развился, повидимому, подснегорский вид *Psl. undulata*, так как бранхиальная пластинка и скульптура этих видов

имеют много общего. О *Psammolepis* sp. из верхней части тартуского горизонта имеется слишком мало данных, чтобы делать какие-либо выводы относительно его связей с другими видами *Psammolepis*. То же самое можно сказать и об остальных видах *Psammolepis*, найденных в низах верхнего девона Ленинградской области и Тимана.

*Psammolepis* и *Drepanaspis*, несмотря на все отличия в их строении, представляют собой близкие формы, которые могли иметь более или менее одинаковый образ жизни.

Представители рода *Pycnosteus* впервые встречаются в низах тартуского горизонта. Они очень характерны для всего тартуского горизонта. Из более высоких слоев их находки неизвестны. *Pycnosteus* имеет весьма своеобразное строение и отличается сильнее, чем *Tartuosteus* и *Psammolepis*, от *Drepanaspis* и *Schizosteus*. Несмотря на это, данные об онтогенезе видов *Pycnosteus* показывают, что между последними родами и *Pycnosteus* существуют тесные родственные связи. Так, например, бранхиальная пластинка у молодых стадий *P. tuberculatus* весьма сходна с бранхиальными пластинками *Drepanaspis* и *Schizosteus*. Брюшной щит на начальных стадиях онтогенеза *P. palaeformis* имеет почти такую же форму, как брюшной щит *Sch. asatkini*.

Виды *Pycnosteus*: *P. palaeformis*, *P. pauli*, *P. tuberculatus* и *P. cf. tuberculatus* образуют довольно ясный эволюционный ряд. Первые два вида встречаются в нижней части, остальные в верхней части тартуского горизонта. Отношение *P. imperfectus*, который, как и *P. palaeformis*, найден в низах  $a_2$ , к этому ряду из-за неполноты материала еще не выяснено. Как уже было отмечено, брюшной щит молодых стадий *P. palaeformis* весьма сходен с брюшным щитом *Sch. asatkini*. Так как *Sch. asatkini* и *P. palaeformis* оба встречаются в нижней части тартуского горизонта, то они могли иметь общих предков. Размеры пластинок увеличиваются от *P. palaeformis* к *P. tuberculatus*. Брюшной щит становится постепенно все более высоким. В сравнении не только с другими псаммо-стендами, но и другими представителями *Heterostraci* у *Pycnosteus* самый выпуклый брюшной щит. Весьма своеобразно развитие средней части брюшного щита. На внутренней поверхности его постепенно расширялась полоса со скульптурой, параллельная краю вырезки, приобретая при этом отвесное положение. В связи с этим пластинка, закрывавшая вырезку, поднималась все выше и выше над субстратом. На плоском спинном щите *Pycnosteus* тессеры отсутствуют, как у *Drepanaspis* и *Schizosteus*. Глазное отверстие у *P. tuberculatus* имеет такие же размеры, как у *Drepanaspis gemundenensis* и *Psammolepis paradoxa*. Исходя из того, что *D. gemundenensis*

и *P. tuberculatus* значительно отличаются по размерам, форме тела и условиям жизни, совпадение размеров этого отверстия весьма интересно. В развитии бранхиальной пластинки *Pycnosteus* проявляется особенно ярко закономерность, присущая и другим псаммостеидам (*Tartuosteus*, *Psammolepis*, *Psammosteus* и *Ganosteus*) и уже отмеченная В. Гроссом и Д. Обручевым, то есть пластинка становится в течение развития все более широкой и короткой. Развитие переднего и заднего краев бранхиальной пластинки происходит своеобразным путем. В отличие от всех других псаммостеид, передний край превращается постепенно из выпуклого в вогнутый. Задний край в начале развития прямой, а позже — выпуклый. Скульптура в ряде *P. imperfectus* — *P. palaeformis* — *P. pauli* — *P. tuberculatus* усложняется. Величина кожных зубов и количество их зубчиков постепенно растут, причем зубчики у более поздних представителей больше дихотомизируют. У *P. tuberculatus* между крупными кожными зубами довольно часто встречаются мелкие простые кожные зубы. На бранхиальных пластинках *P. tuberculatus* и *P. cf. tuberculatus* кожные зубы слились в короткие ребрышки — у первого только на дорсальной, а у второго и на вентральной стороне. В этом отношении *P. tuberculatus* приближается к *Psammosteus*. На треугольных чешуях *P. tuberculatus* имеется бахрома удлинненных кожных зубов, как и у *Drepanaspis*, *Schizosteus* и *Psammolepis*. Строение *Pycnosteus* сильно отличается от строения других псаммостеид. Особенно своеобразно строение брюшного щита и бранхиальной пластинки. Часть признаков (эврибазальная бранхиальная пластинка у первых представителей рода, спинной щит без тессер, бахрома на чешуях, форма брюшного щита и бранхиальной пластинки на молодых стадиях) приближает *Pycnosteus* к более ранним родам — *Drepanaspis* и *Schizosteus*, указывая на его родственные связи с этими родами. По другим признакам (стенобазальная форма бранхиальной пластинки и появление ребрышек на ней у *P. tuberculatus*) он сближается уже с *Psammosteus*.

*Pycnosteus* представляет собой отдельную ветвь крупных псаммостеид, которая произошла, повидимому, от какого-то вида *Schizosteus* или же появилась еще раньше. *Pycnosteus* не являлся, вероятно, илоедом, как *Drepanaspis*, так как у него очень высокий брюшной щит, передняя часть которого не стерта. Возможно, что он питался планктоном, хотя тоже был, подобно *Drepanaspis*, настоящей бентонной формой.

Данные об эволюции рода *Ganosteus* довольно скудные, так как строение его видов гораздо меньше известно, чем строение других псаммостеид. Род *Ganosteus* появляется так же, как и *Pycnosteus*, в низах тартуского горизонта и стоит довольно



близко к этому роду. Но бранхиальная пластинка уже у первого представителя рода — *G. artus* шире, чем у *P. palaeformis*, и скульптура более дифференцирована. Брюшной щит у *G. artus* имел в сравнении с *P. palaeformis* более широкую и короткую и менее высокую форму. О родственных связях между *Ganosteus* и *Schizosteus* говорит то, что на переднем крае брюшного щита молодых стадий *G. artus* имеется такая же вырезка, как у *Schizosteus striatus*. Другой вид — *G. stellatus* произошел, по всей вероятности, от *G. artus*. Его кожные зубы имеют более сложную форму в сравнении с последним видом. При этом скульптура у остатков *G. stellatus*, найденных из разных стратиграфических уровней, начиная от верхов тартуского горизонта и кончая верхней частью гауйского горизонта, все более усложняется и имеет некоторые отличия. Последний факт дает основание думать, что названные остатки могут принадлежать разным видам, которые образуют общий эволюционный ряд. Первым членом этого ряда является, по видимому, *G. artus* с более простой, но очень близкой к *G. stellatus* скульптурой. В развитии бранхиальных пластинок *G. artus* и *G. stellatus* можно наметить такое же направление, как у других псаммостеид, то есть пластинка становится в течение эволюции все более широкой и короткой, приобретая, в конце концов, стенобазальную форму. Третий вид — *G. obtusus*, который встречается в толще Пайсту ( $a_2^1$ ), отличается сильнее по форме бранхиальной пластинки и по скульптуре от *G. artus* и *G. stellatus*. Возможно, что он развился из *G. artus* или из общего корня с этим видом.

О родственных связях *Yoglinia*, которая встречается в верхней части тартуского горизонта, трудно что-либо сказать, так как от нее до сих пор найдена только бранхиальная пластинка. Последняя дорсально вогнута и этим сильно отличается от бранхиальных пластинок всех других псаммостеид. По стенобазальной форме и по скульптуре, состоящей из ребрышек, она напоминает больше всего бранхиальные пластинки *Psammosteus*.