

EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA GEOLOOGIA INSTITUUDI UURIMUSED  
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ АКАДЕМИИ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР

XIII

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ  
И СТРАТИГРАФИЯ  
ПАЛЕОЗОЯ ПРИБАЛТИКИ

ТАЛЛИН 1963 TALLINN

## О СПИНАЛЬНОЙ КОСТИ (SPINALE) СРЕДНЕДЕВОНСКОЙ АРТРОДИРЫ *HOMOSTIUS*

Э. Ю. МАРК

В настоящее время в литературе существуют две противоположные точки зрения на классификацию Euarthrodira. По обычной, принятой большинством исследователей (В. Гросс, А. Гейнц, Д. В. Обручев, С. Т. Вестолл, Р. Х. Денисон и др.) системе представители отряда Dolichothoraci (Arctolepiformes), встречающиеся в основном в раннедевонских отложениях, являются более примитивными по сравнению с главным образом средне- и позднедевонскими артродирами отряда Brachythoraci (Coccosteiformes). Представители отряда Dolichothoraci имеют длинный туловищный панцирь и хорошо развитые спинальные кости (spinale). Туловищный панцирь артродир отряда Brachythoraci укорочен (особенно в боковой части), а spinalia частично или полностью редуцированы.

Взгляды Э. Стеншё (Stensiö, 1959) на систему Euarthrodira коренным образом отличаются от вышеприведенных. В его классификации, которая основывается на строении плечевого пояса и грудного плавника, большая часть представителей Brachythoraci, не имевших спинальной кости, выделена в отдельный надотряд Aspinothoracidi и в один отряд Pachyosteorphi. В этот надотряд, к которому относятся самые примитивные, по Э. Стеншё, артродиры, помещены многие средне- и особенно позднедевонские роды, в том числе и известные вильдунгенские артродиры. Часть Brachythoraci (отряд Coccosteomorphi) и Dolichothoraci, а также Acanthothoraci и другие группы артродир, представители которых имеют спинальную кость, составляют надотряд Spinothoracidi. Таким образом, по Э. Стеншё, ранне- и среднедевонские, а также силурийские роды артродир отрядов Coccosteomorphi, Dolichothoraci и Acanthothoraci являются более высокоорганизованными по сравнению со многими позднедевонскими формами. Из многочисленных представителей Aspinothoracidi только у одной формы — позднедевонского рода *Dunkleosteus* (= *Dinichthys partim*; см. Lehman, 1956) — описана спинальная кость. Но поскольку эта кость не имеет внутренней полости, заполненной эндоскелетом, Э. Стеншё называет ее препекторальной, или псевдоспинальной, костью и предполагает, что она имеет иное происхождение.

При таких противоположных классификациях Euarthrodira, в которых (особенно в системе Э. Стеншё) наличие и строение spinale играет значительную роль, обнаружение спинальной кости еще у одного пред-

ставителя надотряда *Aspinothoracidi* — *Homostius* представляет, несомненно, большой интерес.

В коллекциях Геологического музея Академии наук Эстонской ССР (ГМ АНЭ) имеются две спинальные кости (*spinale*, *Sp*) — правая (ГМ АНЭ, Pi 624) и левая (Pi 623), которые принадлежат еще не описанному виду *Homostius*. Обе кости найдены в Южной Эстонии в местонахождении Каркси (верхи среднего девона, буртнекский горизонт, D<sub>2</sub>br) и имеют примерно одинаковые величину, форму и сохранность (верхние и нижние внешние углы у них немного обломаны). На основании главным образом экземпляра Pi 624 дается следующее описание.

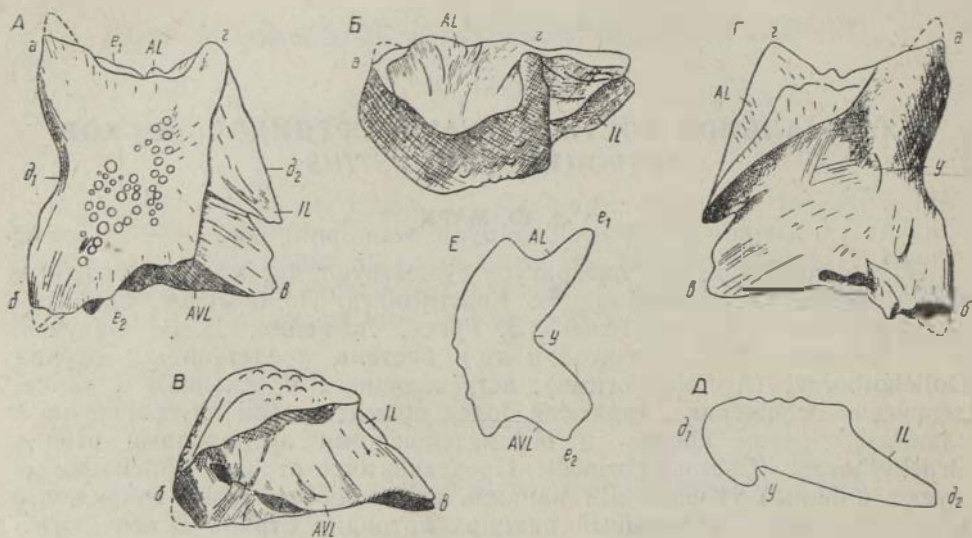


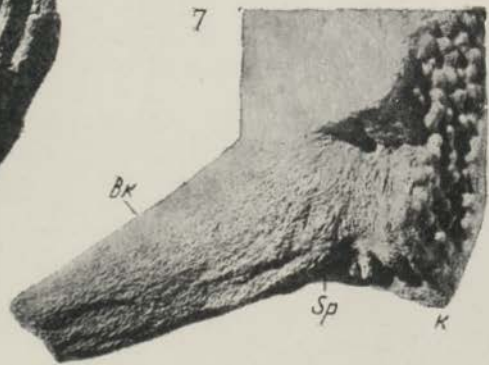
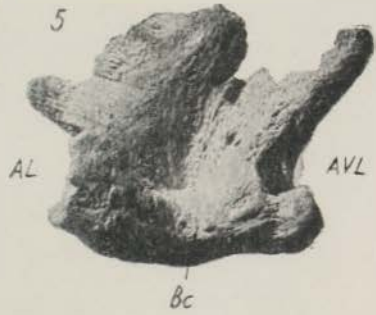
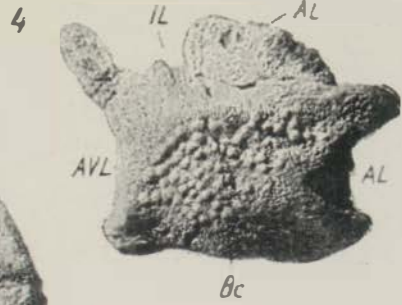
Рис. 1. Правое *spinale* (*Sp*) *Homostius* sp. (Pi 624),  $\times 1$ .

А — с внешней стороны. Б — сверху, В — снизу. Г — с внутренней стороны, Д — поперечный разрез. Е — продольный разрез. AL, AVL, IL — шовные поверхности для anterior laterale, anterior ventrolaterale и interlaterale.

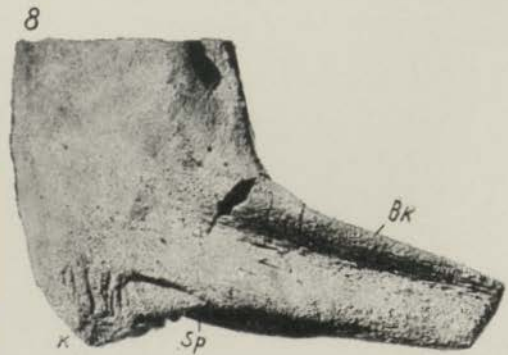
Спинальная кость *Homostius* (рис. 1, 3, 4, 7; табл. I, фиг. 1—5) — небольшая, но довольно толстая косточка асимметричной трапециевидной формы, которая с первого взгляда немного напоминает шиповидные *spinalia* артродир отряда *Dolichothogaci* и некоторых представителей *Brachythogaci*. Максимальная длина кости вдоль внешнего свободного края (рис. 1а—б) — 3,5 см. Реставрация верхнего и нижнего внешних углов при помощи шовных поверхностей соседних костей — передней боковой и передней вентрально-боковой (AL и AVL) — позволяет предполагать, что длина свободного края могла быть больше — около 4 см.

#### ТАБЛИЦА I

- Фиг. 1—3. Правое *spinale* *Homostius* sp. (ГМ АНЭ Pi 624). Местонахождение Каркси Эстонской ССР, буртнекский горизонт (D<sub>2</sub> br).  $\times 1$ . 1 — с внешней стороны; 2 — с внутренней стороны; 3 — сбоку. y — углубление.
- Фиг. 4—5. Левое *spinale* *Homostius* sp. (Pi 623). Каркси (D<sub>2</sub> br).  $\times 1$ . 4 — с внешней стороны; 5 — с внутренней стороны; *vc* — выступ свободного края *Sp*.
- Фиг. 6. Передний внешний угол правого anterior ventro-laterale *Homostius* с внешней стороны. Каркси (D<sub>2</sub> br).  $\times 1$ .
- Фиг. 7—8. Левое anterior laterale *Homostius* sp. (Pi 502). Тамме Эстонской ССР, арукюлаский горизонт (D<sub>2</sub> ar).  $\times 1$ . 7 — спереди; 8 — сзади; *к* — передний конец AL, *вк* — внутреннее крыло AL.



6





Наибольшая ширина 3,2 см, толщина до 1,6 см (в нижней части внешнего края; рис. 4B; табл. I, фиг. 3). Верхняя и нижняя части спинальной кости образуют вдоль этого края угол в  $100^\circ$  (рис. 4B). У экземпляра Pi 623 соответствующий угол равен  $105^\circ$ . Свободный край правой спинальной кости (Pi 624, рис. 1a—б) слегка вогнутый, а левой (Pi 623) — в середине чуть выпуклый. Слабо выраженный выступ на свободном крае экземпляра Pi 623 (табл. I, фиг. 4, 5, вc) соответствует, вероятно, спинальному отростку других артродр. Внешняя выпуклая поверхность кости покрыта в центральной части характерной для *Homostius* скульптурой. Кость имеет три шовные поверхности. Верхняя из них (рис. 1 A, Б, AL) довольно короткая и широкая (длина ее 1,2, ширина 1,8 см), в разрезе вогнутая и покрытая грубыми валиками и бороздками (рис. 1E). Передняя боковая кость AL (рис. 2: табл. I, фиг. 7,

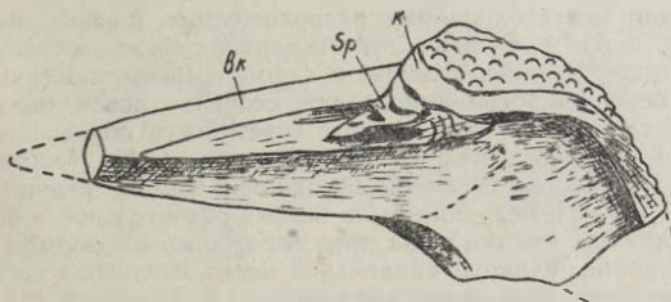


Рис. 2. Левое anterior laterale (AL) *Homostius* sp (Pi 502) снизу,  $\times 10$

к — передний конец кости, vk — внутреннее крыло, Sp — шовная поверхность для spinale.

8; k) своим передним выпуклым концом входила в широкий верхний край спинальной кости. Валики и борозды на шовных поверхностях Sp и AL служили для более прочного контакта между обеими костями (рис. 2; табл. I, фиг. 7, 8; Sp). Контакт между Sp и AL продолжался еще и по верхнему внутреннему краю спинальной кости (рис. 1 A; z—o), которая в верхней части соприкасалась с так называемым внутренним крылом передней боковой кости (рис. 2; табл. I, фиг. 7, 8, vk). Судя по экземплярам Pi 624 и 623, возможны два варианта контакта Sp и внутреннего крыла AL. В первом случае Sp передним внутренним углом частично покрывала внутреннее крыло AL (у Pi 624). В связи с этим на внутренней стороне спинальной кости имеется шовная поверхность (рис. 1 Г; табл. I, фиг. 2; AL). У Pi 623 внутреннее крыло AL, наоборот, покрывало внутренний край спинальной кости (табл. I, фиг. 4, AL). Шовная поверхность для IL (рис. 1 A, Б, Д) имеет форму плоского треугольника. Длина поверхности достигает 3,2 см, ширина 1,4 см. Поверхность для IL более длинная и гладкая, чем шовные поверхности для передней боковой (AL) и передней вентрально-боковой (AVL) костей. Нижняя шовная поверхность спинальной кости (рис. 1 A, B; AVL), которая соприкасалась с передним внешним углом AVL (табл. I, фиг. 6, Sp), так же, как и шовная поверхность для AL, покрыта грубыми валиками. Длина шовной поверхности для AVL 1,3, ширина 2,9 см. В разрезе эта поверхность несколько менее вогнута, чем поверхность для AL (рис. 1 E; AVL).

Внутренняя поверхность спинальной кости в общем гладкая, но примерно в середине кости, недалеко (на 0,8 см) от внешнего края, имеет мелкое углубление (рис. 1 Г, Д, E; табл. I, фиг. 2; y).

Спинальную кость *Homostius* интересно сравнить со spinale *Plourdosteus livonicus* (Eastm.), который принадлежит к надотряду Spinothoracidi (пользуясь терминологией Э. Стеншё) и имеет, как и другие кокостейды, относительно небольшую спинальную кость. Spinale названного вида *Plourdosteus* детально изображена и описана В. Гроссом (Gross, 1938). Для более удобного сравнения этих костей *Sp Homostius* на рис. 3 ориентирована несколько иначе, чем на рис. 1. Основными отличиями спинальной кости *Homostius* от spinale *Plourdosteus* являются ее относительно меньшие размеры, более короткая, широкая и плоская форма, слегка вогнутый или немного выпуклый свободный край (вместо сильно выпуклого, снабженного шиповидным углом) и отсутствие внутренней полости (вместо которой имеется лишь мелкое углубление). Несмотря на перечисленные отличия в форме, а также в относительной величине, спинальные кости *Homostius* и *Plourdosteus* имеют одни и те же, более или менее одинаково расположенные шовные поверхности (для *AL*, *IL* и *AVL*). Отличия этих поверхностей заключаются прежде всего в их относительной величине и форме. Шовные поверхности *Sp у Homostius* более широкие и короткие, особенно поверхность для *AL*. Небольшая длина последней шовной поверхности обусловлена, несомненно, узкой формой передней боковой кости (*AL*) *Homostius*. Как известно, у *Homostius* туловищный панцирь сильно редуцирован [см. Heintz, 1933 (1934)]. Редукция была весьма значительной в боковой части этого панциря, что особенно ярко отразилось на форме и величине спинальной кости. Функция спинальной кости *Homostius* состоит лишь в укреплении связи между костями спинного и брюшного отделов туловищного панциря. Однако не исключена возможность, что спинальная кость *Homostius* покрывала несколько и эндоскелет плечевого пояса (scapulo-coracoideum), который, вероятно, доходил по ее внутренней поверхности до углубления возле внешнего края (рис. 1 Г; 3 Б; у). Это углубление соответствует полости спинальной кости *Plourdosteus* и других артродир.

Как видно, сравнение спинальных костей *Homostius* и *Plourdosteus* не представляет особых затруднений. Благодаря ему мы можем довольно легко узнать в спинальной кости *Homostius* настоящую, хотя и сильно редуцированную spinale Euarthodira. Исходя из строения плечевого пояса, *Homostius* в системе Э. Стеншё 1959 года следует переместить из надотряда Aspinothoracidi в отряд Coccosteomorphi надотряда Spinothoracidi. Интересно отметить, что в последнее время, судя по данным Э. Ярвика (Jarvik, 1961), сам Э. Стеншё тоже склоняется к тому, чтобы поместить *Homostius* в отряд Coccosteomorphi. Но, к сожалению, его соображения по этому поводу нам не известны.

Большой интерес представляет сравнение спинальных костей *Homostius* и *Dunkleosteus* (= *Dinichthys partim*), одного из типичных представителей надотряда Aspinothoracidi. *Dunkleosteus*, как уже отмечалось, является единственной формой среди Aspinothoracidi, которая имеет спинальную кость. Но Э. Стеншё (1959) не считает эту кость настоящей спинальной костью, и, по его мнению, так называемая pseudospinale *Dunkleosteus* имеет другое происхождение. По Э. Стеншё, который исходит из теории плавниковых складок, pseudospinale *Dunkleosteus* образовалась из первичного экзоскелета передней части грудного плавника голосоматического типа, т. е. наиболее примитивного типа грудного плавника артродир. Спинальные кости представителей надотряда Spinothoracidi возникли в результате изменения чешуй, покрывающих переднюю часть плавника такого же типа. Тем более любопытно отметить, что при сравнении spinale *Homostius* со pseudospinale *Dunkleosteus*,

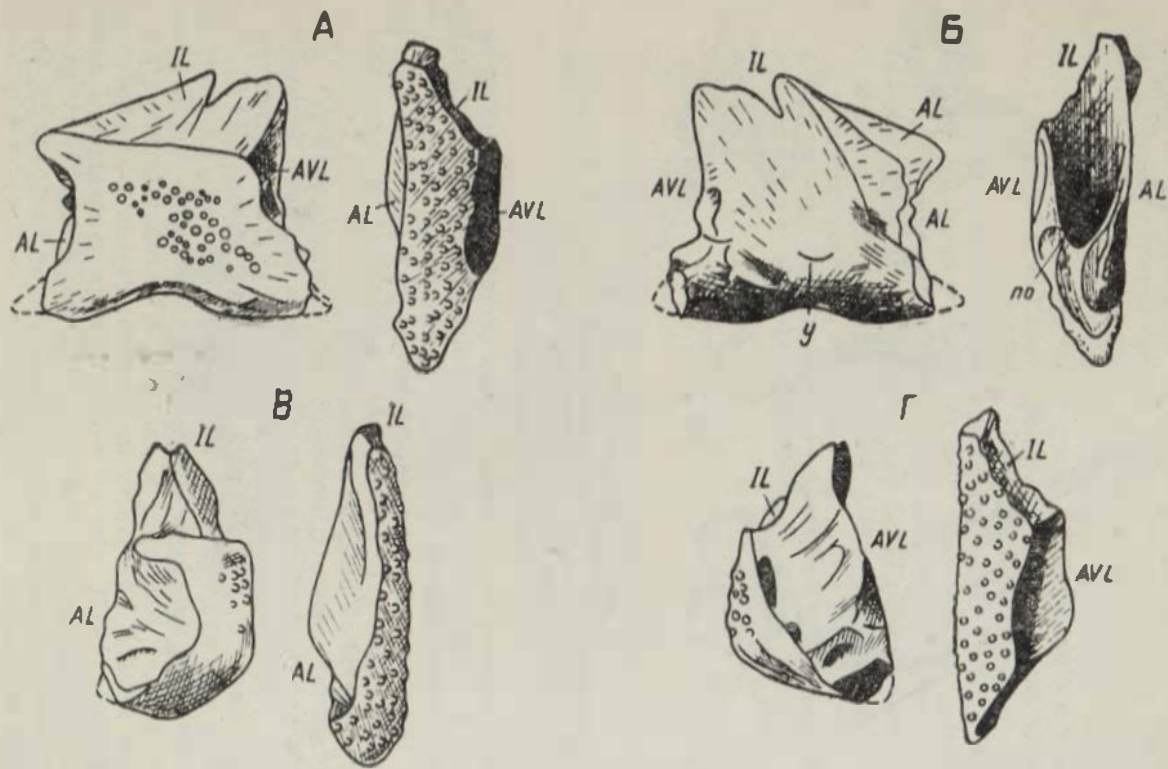


Рис. 3. Правые spinalia (*Sp*) *Homostius* sp. и *Plourdosteus livonicus* (Lacstr.) (Gross, 1938, табл. XIII, фиг. A—D).  $\times 1$

A — с внешней стороны, B — с внутренней стороны, B — сверху, Г — снизу; y — углубление, no — полость.



описанной А. Гейнцем в известной монографии о *Dinichthys* (Heintz, 1932), бросается в глаза довольно большое сходство этих костей как в отношении положения в скелете, величины, так и формы (особенно сбоку) (рис. 4, В, Г). Однако это сходство в некоторой мере уменьшается

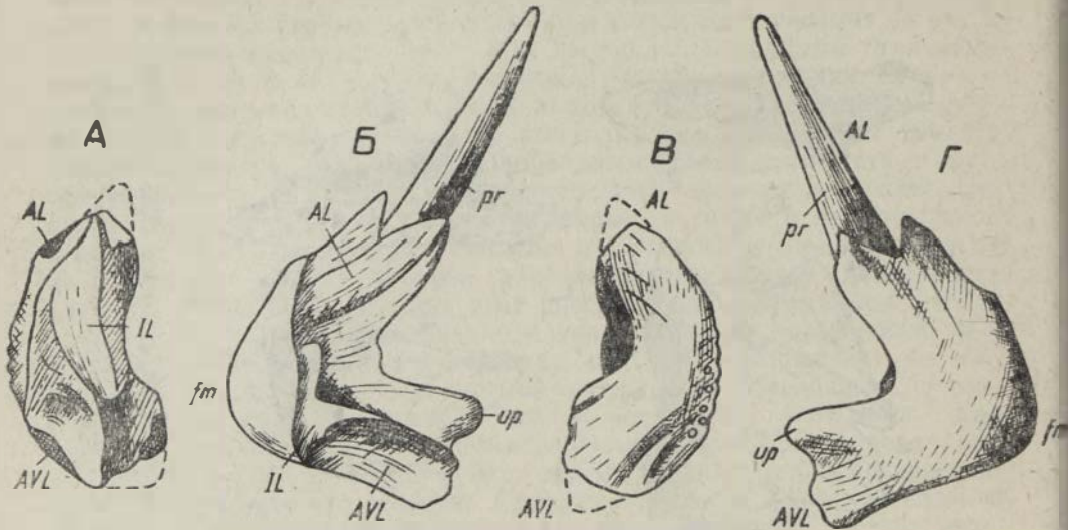


Рис. 4. Правые spinalia (*Sp*) *Homostius* (А, В) и *Dunkleosteus* (= *Dinichthys partim*) (В, Г) (Heintz, 1932; рис. 65).

А, Б — с внешней стороны, В, Г — с внутренней (боковой) стороны; *pr* — отросток в верхней части *Sp Dunkleosteus*, *up* — отросток возле шовной поверхности *AVL* на *Sp Dunkleosteus*. *fm* — выпуклость переднего края *Sp Dunkleosteus*.

при сравнении шовных поверхностей обеих костей. Как видно из рис. 65 в монографии А. Гейнца, верхняя шовная поверхность *spinalia Dunkleosteus* (согласно терминологии А. Гейнца) принадлежит передней боковой кости (*AL*). Но остальные поверхности имеют иное расположение. Шовная поверхность для *AVL* относительно небольшая и располагается выше узкой удлиненной шовной поверхности для *IL*. При таком расположении последних шовных поверхностей нижний край *IL* должен сильно загнуться вниз и назад и окружать весь передний боковой отросток передней вентрально-боковой кости (*AVL*). Отсюда следует, что контакт спинальной (*Sp*) и передней вентрально-боковой (*AVL*) костей не может быть виден с брюшной стороны. Кроме того, на внутренней поверхности межбоковой кости (*IL*) шовная поверхность для *Sp* должна быть больше шовной поверхности для *AVL* и находиться ниже последней. Но как можно убедиться, на соответствующих иллюстрациях А. Гейнца (Heintz, 1932), как на реконструкции туловищного панциря *Dunkleosteus* с брюшной стороны (рис. 89), так и на рисунке внутренней поверхности *IL* (рис. 62), ничего подобного не изображено. Отсюда можно сделать вывод, что при описании спинальной кости этой формы А. Гейнцем была допущена ошибка, и в действительности шовные поверхности ее у *Dunkleosteus* расположены так же, как и у других артроидов, в том числе и *Homostius*. При обозначении шовных поверхностей спинальной кости *Dunkleosteus* на рис. 4 сделаны соответствующие поправки. Некоторое сомнение вызывает положение *Sp* на реконструкциях туловищного панциря *Dunkleosteus*. Нижний угол кости, который соприкасался с *AVL*, был вряд ли направлен так резко вниз, как показано на рис. 67, 68 и др. в работе А. Гейнца (Heintz, 1932). Так как у автора

настоящей статьи не было возможности ознакомиться с оригинальным материалом *Dunkleosteus* и проверить положение *Sp* относительно соседних костей, реконструкция туловищного панциря этой формы (рис. 7 Б) приводится по А. Гейнцу без изменений. Что касается относительной величины и формы шовных поверхностей спинальных костей *Dunkleosteus* и *Homostius*, то их отличия связаны с различной формой соседних со *spinale* костей экзоскелета плечевого пояса (*AL*, *IL*, *AVL*).

Основные отличия спинальных костей *Dunkleosteus* и *Homostius* следующие. Так как *Dunkleosteus* имеет сильно развитую переднюю боковую кость (*AL*), то шовная поверхность *AL* на *spinale* также резко выражена. В верхней части спинальной кости *Dunkleosteus* имеется острый длинный отросток (рис. 4, *pr*), при помощи которого укреплялась связь между *AL* и *Sp*. Кстати, как отмечает А. Гейнц (Heintz, 1932), этот отросток обнаружен только на двух экземплярах спинальной кости *Dunkleosteus*. У других экземпляров он может быть обломан или даже отсутствовать. Шовная поверхность для *IL* *spinale* *Dunkleosteus*, наоборот, значительно меньше по размерам, а поверхность для *AVL* длиннее и уже соответствующей поверхности на спинальной кости *Homostius*. Угол между верхней и нижней частями *spinale* *Dunkleosteus* примерно  $60^\circ$ , у *Homostius* этот угол  $100-105^\circ$ .

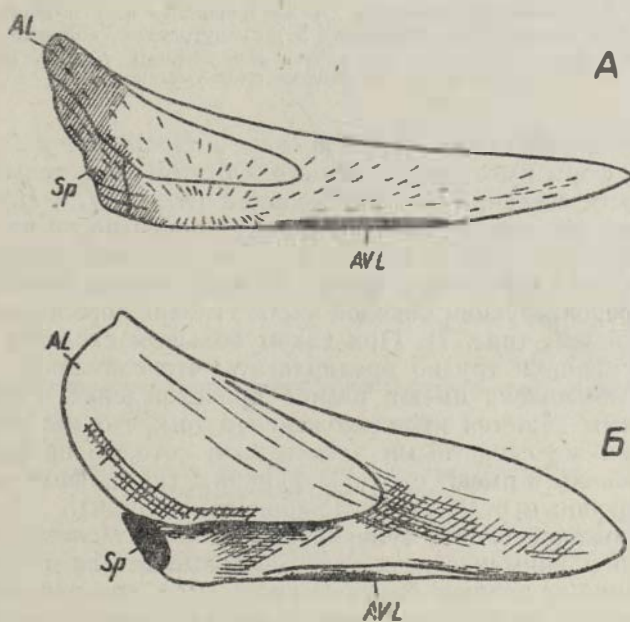


Рис. 5. *Interlateralia* (*IL*) *Homostius* (А) и *Dunkleosteus* (Б) (Heintz, 1932; рис. 62 В) с внутренней стороны.  
*AL* — шовная поверхность для внутреннего крыла *AL*

Сравнение спинальных костей *Homostius* и *Dunkleosteus* приводит к мысли, что спинальному отростку артродир на спинальной кости *Dunkleosteus* не соответствует отросток возле шовной поверхности для *AVL* (*IL* по Гейнцу; *pr* на рис. 65 в работе А. Гейнца 1932 г. и на рис. 4 настоящей статьи). Скорее всего ему должна соответствовать выпуклость на переднем крае *spinale*, расположенная против шовной поверхности *IL* (Heintz, 1932, рис. 65; рис. 4, *fm* нашей статьи).

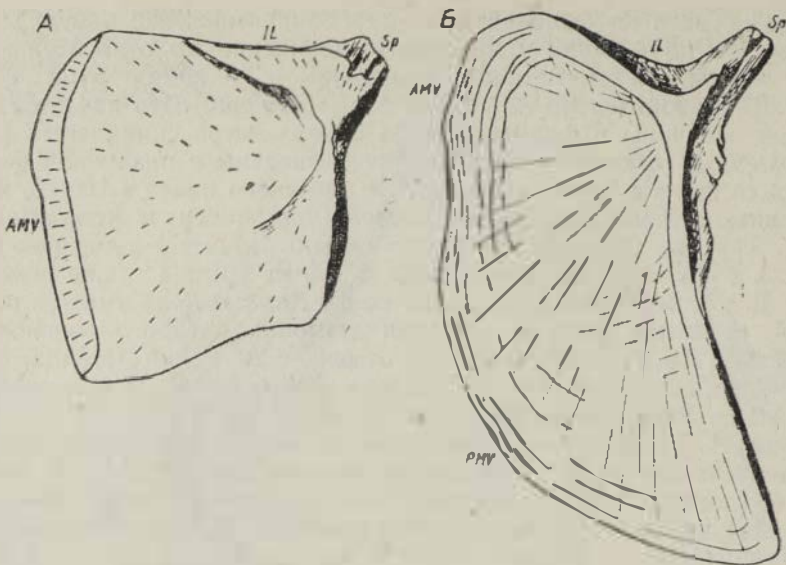


Рис. 6. Anterior ventro-lateralia (AVL) *Homostius* (A) и *Dunkleosteus* (B) (Heintz, 1932: рис. 56) с внутренней стороны.

AMV — шовная поверхность для anterior medio-ventrale, PMV — шовная поверхность для posterior medio-ventrale.

Что касается положения spinale в скелете *Homostius* и *Dunkleosteus*, то оно у этих форм имеет много общего. Об этом свидетельствуют шовные поверхности соседних со spinale костей (AL, AVL и IL) *Homostius* и *Dunkleosteus*. На рис. 5 показаны шовные поверхности на внутренней стороне межбоковых (IL) и на рис. 6 — на передних вентрально-боковых костях (AVL) названных форм. В этом можно также убедиться при помощи реконструкции боковой части туловищного панциря *Homostius* и *Dunkleosteus* (рис. 7). При таком большом сходстве в строении туловищного панциря трудно предполагать, что спинальные кости *Homostius* и *Dunkleosteus* имеют разное происхождение. Гораздо более правдоподобным кажется предположение о том, что мы имеем дело с одними и теми же скелетными элементами, которые примерно одинаково редуцированы и имеют сходную функцию (укрепление связи между спинным и брюшным отделами туловищного панциря).

В связи с реконструкцией туловищного панциря *Homostius* (рис. 7A) следует обратить внимание на некоторые новые детали в строении этой формы, а именно на заднюю боковую кость (PL), которая, как и spinale *Homostius*, раньше не была описана. Задняя боковая кость была обнаружена среди материала из Каркси (D<sub>2</sub>br), а также в виде обломков на передних спинно-боковых костях (ADL), найденных в Эстонии в классическом местонахождении *Homostius* — Арукюла, около г. Тарту [арукюлааский горизонт (D<sub>2</sub>ar)]. Более подробное описание PL *Homostius* будет дано в дальнейшем.

В заключение можно сказать, что различия в строении экзоскелета плечевого пояса *Homostius*, *Plourdosteus* и *Dunkleosteus*, по-видимому, не настолько велики, чтобы отнести эти роды в разные надотряды и отряды. В строении боковой части их туловищного панциря принимают участие одни и те же кости, в том числе и спинальные, которые лишь в большей или меньшей степени редуцированы (у *Plourdosteus* меньше, чем у *Dunkleosteus* и *Homostius*).

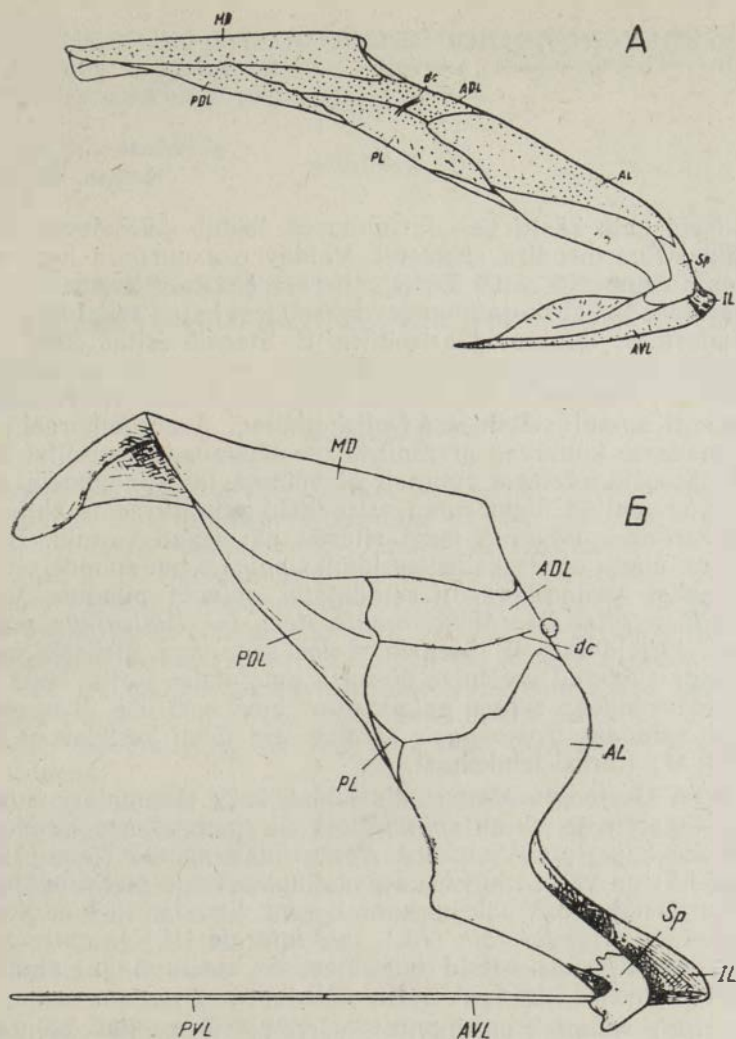


Рис. 7. Реконструкции туловищного панциря *Homostius* (А) и *Dunkleosteus* (Б) сбоку.

AL — anterior laterale, ADL — anterior dorso-laterale, AVL — anterior ventro-laterale, IL — interlaterale, MD — medio-dorsale, PDL — posterior dorso-laterale, PL — posterior laterale, PVL — posterior ventro-laterale, Sp — spinale, dc — canalis dorsalis.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Gross, W. 1938. Über das Spinale und die angrenzenden Knochen der Brachythoraci. Neues Jahrb. Mineral., Geol. u. Paläontol. Beil. Bd. 79, Abt. B.
- Heintz, A. 1932. The structure of Dinichthys. A contribution to our knowledge of the Arthrodira. The Bashford Dean Mem. Vol. Archaic Fishes. Art. 4. New York.
- Heintz, A. 1933 (1934). Revision of the Estonian Arthrodira 1. Family Homostiidae Jaekel. Eesti Loodusteaduste Arhiiv, Seeria 1, kd. 10; Geol. Inst. Toim, nr. 38.
- Jarvik, E. 1961. Devonian vertebrates. Geology Arctic, vol. 1.
- Lehman, J.-P. 1956. Les Arthrodires du Dévonien supérieur du Tafilalet (Sud Marocain). Rabat. Service Geol. Maroc. Notes et Mémoires, no. 129.
- Stensiö, E. 1959. On the pectoral fin and shoulder girdle of the Arthrodires. Kgl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., 4 ser., Bd. 8, Nr. 1.

Институт геологии  
Академии наук Эстонской ССР

# KESKDEVONI ARTRODIIRI *HOMOSTIUS'E SPINALE'ST*

E. MARK

## Resümee

Fossiilseid kalu käsitlevas kirjanduses leidub käesoleval ajal kaks vastandlikku Euarthrodira süsteemi. Valdav osa uurijaid loeb peamiselt alamdevonis esinevaid seltsi *Dolicho thoraci* (*Arctolepiformes*) esindajaid primitiivsemaks kui kesk- ja ülemdevoni setetest leitud seltsi *Brachy thoraci* (*Coccosteiformes*) kuuluvaid artrodiire. E. Stensiö esitas 1959. a. põhiliselt erineva süsteemi, mille järgi osa seltsi *Brachy thoraci* esindajaid on paigutatud eri ülemseltsi *Aspino thoracidi*. Ülejäänud artrodiirid seltsist *Brachy thoraci*, samuti seltsidesse *Dolicho thoraci*, *Acantho thoraci* ning teistesse rühmadesse kuuluvad artrodiirid moodustavad ülemseltsi *Spino thoracidi*. E. Stensiö süsteem tugineb õlavöötme ja rinnauimete ehitusele. Selle järgi on paljud ülemdevoni artrodiirid primitiivsema ehitusega kui alam- ja keskdevonist ning isegi silurist pärinevad vormid. E. Stensiö süsteemis on üheks oluliseks kriteeriumiks *spinale* puudumine või olemasolu. Ülemseltsi *Aspino thoracidi* esindajatel *spinale* puudub. Vaid ühel nimetatud ülemseltsi artrodiiril *Dunkleosteus* (= *Dinichthys, partim*) on vastav luu kirjeldatud. E. Stensiö ei loe seda aga tõeliseks *spinale*'ks endoskeletiga täidetud seesmise õõnsuse puudumise tõttu. Mainitud vastandlike süsteemidega seoses pakub suurt huvi veel ühe ülemseltsi *Aspino thoracidi* esindaja *Homostius'e spinale* leid Eesti keskdevoni burtnieki lademe (D<sub>2</sub> br) Karksi leiukohast.

ENSV TA Geoloogia Muuseumis leidub kaks eksemplari *Homostius'e spinale*'t — parem ja vasak *spinale*, mis on enam-vähem võrdse suuruse ning sarnase kuju ja säilivusega. *Homostius'e spinale* (joon. 1, 3, 4, 7; tahvel I, 1—5) on väike ning üsna paks luuke. Tema maksimaalne pikkus on 3,5, suurim laius 3,2, paksus kuni 1,6 sm. *Spinale* oli kontaktis kolme naaberluu — *anterior laterale* (AL), *interlaterale* (IL) ja *anterior ventrolaterale*'ga (AVL), mis katsid luu ülemist, seesmist ja alumist äärt (joon. 1, 3; tahvel I, 1—5; AL, IL, AVL).

*Homostius'e spinale*'t on huvitav võrrelda ülemseltsi *Spino thoracidi* kuuluva artrodiiri *Plourdosteus livonicus*'e (Eastm.) vastava luuga, mis on samuti suhteliselt väikeste mõõdetega (vt. joon. 3). Võrdlus näitab, et *Homostius'e spinale* on tõeline artrodiiri *spinale*, millel esinevad AL, IL ja AVL poolt kaetavad pinnad. *Plourdosteus'e spinale* tõmbi oga taolisele välimisele nurgale vastab *Homostius'e spinale* välisäärel väike kühmuke, seesmisele õõnsusele aga lolik luu sisepinnal. Erinevused mõlema artrodiiri *spinale* ehituses on tingitud erinevustest *Homostius'e* ja *Plourdosteus'e* keharüü ehituses. *Homostius'e* keharüü (joon. 7A), eriti tema külgmise osa, on tugevalt redutseerunud. Vastavalt on ka *spinale* suhteliselt väike. Selle funktsiooniks oli vaid kontakti tugevdamine keharüü selgmise ja kõhtmise osa luude (AL, IL, AVL) vahel. Seoses uute andmetega *Homostius'e* keharüü ehituse kohta tuleks see perekond E. Stensiö süsteemis paigutada ülemseltsi *Spino thoracidi*. Eriolist huvi pakub *Homostius'e spinale* võrdlemine *Dunkleosteus'e* vastava luuga (joon. 4). Nende artrodiiride *spinale*'d on peaaegu ühesugusel määral redutseerunud ning nende funktsioon on samasugune (keharüü luude vahelise kontakti tugevdamine). Erinevused *Homostius'e*, *Plourdosteus'e* ja *Dunkleosteus'e* õlavöötme väliskeleti ehituses pole nähtavasti küllalt suured selleks, et paigutada need perekonnad erinevatesse seltsidesse ja ülemseltsidesse. Nende artrodiiride

keharüü külgmine osa koosneb ühesugustest luudest, nende hulgas ka *spinale*. Viimane on redutseerunud vähemal (*Plourdosteus*'el) või suuremal määral (*Homostius*'el ja *Dunkleosteus*'el).

Eesti NSV Teaduste Akadeemia  
Geoloogia Instituut

## ON THE SPINAL PLATE OF THE MIDDLE DEVONIAN ARTHRODIRE *HOMOSTIUS*

E. MARK

### *Summary*

At present we can find in literature two rather different views on the classification of Euarthrodira. According to the general classification supported by many authors (W. Gross, A. Heintz, D. V. Obruchev, S. T. Westoll, R. H. Denison, and others) the representatives of the order Dolichothoraci (Arctolepiformes) mainly distributed in the Early Devonian are more primitive in comparison with arthrodiras of the order Brachythoraci (Coccosteiformes), mostly found in the Middle and Late Devonian deposits. The Dolichothoraci have a long trunk shield and usually large spinals. The trunk shield of the arthrodiras of the order Brachythoraci is rather short, especially in the side part, and the spinals are partly or entirely reduced.

The classification of E. Stensiö (1959) differs in many respects from the classification mentioned above. By his classification based mostly on the structure of the shoulder girdle and pectoral fin, the majority of Brachythoraci which have no spinals are attributed to a special superorder Aspinothoraci and the order Pachyosteomorphi. The rest of Brachythoraci (the order Coccosteomorphi) as well as orders Dolichothoraci, Acanthothoraci and other groups whose representatives have spinals belong to the superorder Spinothoracidi. In that way, according to E. Stensiö, the Early and Middle Devonian as well as Silurian arthrodiras of the orders Coccosteomorphi, Dolichothoraci and Acanthothoraci are higher developed than many Late Devonian forms. The only representative of the superorder Aspinothoracidi whose spinal has been described is the Late Devonian *Dunkleosteus* (= *Dinichthys* partim) (see Lehman, 1956). According to E. Stensiö's opinion (1959), it is not a real pectoral spine with an internal cavity filled by endoskeleton, but has been formed in another way than spinals of the Spinothoracidi.

In view of these opposed classifications the discovery of the spinals of another representative of the superorder Aspinothoracidi — the Middle Devonian arthrodire *Homostius* — is of great interest.

In the collections of the Geological Museum of the Estonian Academy of Sciences, there are two specimens of the spinal plate of *Homostius* — the right (Pi 624) and the left (Pi 623) one. The spinals have been found in the locality Karksi (Burtnieki stage, D<sub>2</sub> br).

The spinal plate of *Homostius* (text-figs. 1, 3, 4, 7; pl. I, figs. 1—5) is a rather small but heavy bone of an asymmetrical trapeziform shape. At first glance the spinal of *Homostius* resembles but insignificantly the thornlike spinals of Dolichothoraci and some Brachythoraci. The maximum length of the spinal (Pi 624) along the outside margin (text-fig. 1a-b)

is 3.5 cm. As the upper and lower outer corners are broken, this length might be in reality about 4 cm. The maximum width is 3.2 cm and the thickness attains 1.6 cm. The upper and lower parts of the spinal Pi 624 form an angle of  $100^\circ$  (text-fig. 4 B, pl. I, fig. 3). This angle in Pi 623 is  $105^\circ$ . The spinal had a contact with three plates — anterior lateral (AL), interlateral (IL) and anterior ventro-lateral (AVL), which covered its upper, inner and lower margins (text-figs. 1, 3; pl. I, figs. 1—5; AL, IL, AVL). On the inside of the spinal near the outer edge there is a small depression (text-fig. 1 Г, E, Д; pl. I, fig. 2, y).

It is very interesting to compare the spinals of *Homostius* and the Late Devonian arthrodire *Plourdosteus livonicus* (Eastm.). The spinal of the latter, which has been described by W. Gross (1938), has also rather small dimensions. A comparison shows that the spinal of *Homostius* is a real spinal of an arthrodire, having overlap areas with AL, IL and AVL. A small projection on the outside margin of the spinal of *Homostius* (Pi 623, pl. I, figs. 4, 5; *sc*) corresponds to the outer blunt-tipped corner of the spinal of *Plourdosteus*, as the depression on the inside of the Sp *Homostius* conforms to the internal cavity of the spinal of *Plourdosteus* (text-figs. 1, Г, 3 Б; pl. I, fig. 2, y). The differences between the spinals of these two arthrodires depends on the differences in the structure of their trunk shields. The trunk shield of *Homostius* (text-fig. 7 A; see also Heintz, 1933 (1934)) is greatly reduced, especially in the side part. Accordingly, the spinal has rather small dimensions. The function of this plate was only the strengthening of the contact between the plates of the dorsal and ventral parts of the trunk shield (AL, IL, AVL). According to the new facts, *Homostius* must be placed in the superorder Spinothoracidi in the classification of E. Stensiö.

The comparison of the spinals of *Homostius* and *Dunkleosteus* is of great interest. The spinal of the latter, described in the monograph of A. Heintz (1932), is formed according to E. Stensiö in another way than the spinals of Spinothoracidi. The spinals of *Homostius* and *Dunkleosteus* have the same equally situated overlap areas for AL, IL and AVL, and thus the same position in the exoskeleton of the shoulder girdle (fig. 7; see also figs. 5 and 6). The spinals of the forms mentioned above are nearly equally reduced and have the same function (the strengthening of the contact between the plates of the trunk shield).

It seems that the differences in the structure of the exoskeleton of the shoulder girdle of *Homostius*, *Plourdosteus* and *Dunkleosteus* being not so great, we must place these genera in different orders and superorders. In the side part of the trunk shield of these arthrodires occur the same plates, including the spinals. The latter are reduced to a smaller (in *Plourdosteus*) or a greater degree (in *Homostius* and *Dunkleosteus*).