

Er 5.12

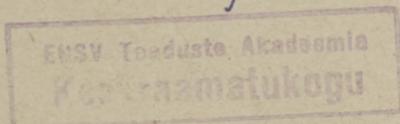
EESTI NSV TEADUSTE AKADEEMIA
АКАДЕМИЯ НАУК ЭСТОНСКОЙ ССР

GEOLOGIA INSTITUUDI
UURIMUSED

ТРУДЫ
ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ

I .

P27113



EESTI RIIKLIK KIRJASTUS
TALLINN 1956

О РОДЕ *RYCNOSTEUS* (PSAMMOSTEIDAE, AGNATHA)

Э. Ю. МАРК

Род *Pycnosteus* (сем. *Psammosteidae*) известен из тартуского горизонта (a₂) среднего девона Эстонской ССР, Латвийской ССР и Ленинградской области, а также обнаружен в разрезе буровой скважины, пройденной у станции Шарья Северной ж. д. (Д. В. Обручев, 1940, стр. 768; Э. Ю. Марк, 1953, стр. 823). Представители этого рода — одни из наиболее характерных ископаемых названного горизонта. Несмотря на то, что обломки пластинок *Pycnosteus* весьма часто встречаются в обнажениях горизонта a₂, морфология и эволюция этого рода до сих пор мало известны.

Род *Pycnosteus* состоит из следующих видов: *Pycnosteus imperfectus* (Ргеобр.), *P. palaeformis* Ргеобр., *P. pauli* sp. n. и *P. tuberculatus* (Rohon). Первые 3 вида найдены в нижней части тартуского горизонта, а *P. tuberculatus* — в верхней части того же горизонта.

Описания *P. palaeformis* и *P. imperfectus* были даны впервые И. А. Преображенским в 1911 году. Позже их описывали В. Гросс (1930, 1933 и 1935) и Д. В. Обручев (1940, 1943 а). *P. tuberculatus* был впервые описан Рогоном (1901), но отнесен к роду *Ganosteus*, затем В. Гроссом (1930, 1933 и 1935) и после Д. Обручевым (1940 и 1943), включившим его в род *Pycnosteus*.

Новые материалы по роду *Pycnosteus*, находящиеся в коллекциях Геологического музея Института геологии АН ЭССР (ГМ АНЭ), собраны В. Паулем в 1936—1940 гг. и автором в 1949—1954 гг. Эти материалы дают возможность выделить новый вид *P. pauli*. Среди них имеется также ряд пластинок, еще не найденных у старых видов. Особенно пополнились наши знания о *P. tuberculatus*, который был выделен и описан до сих пор исключительно по фрагментам. При помощи этого нового материала можно дополнить диагнозы отдельных видов, данные Д. В. Обручевым в 1943 г., и уточнить морфологию, онтогенез и эволюцию *Pycnosteus*.

Ниже приводятся диагнозы, а также некоторые новые данные о ранее описанных видах *Pycnosteus*.

Pycnosteus imperfectus (Ргеобр.)

Рис. 1а, 2а

Диагноз. Размеры брюшного щита довольно крупные. Массивная губчатая ткань около задней вырезки слабо развита. Кожные зубы мелкие, имеют средний диаметр 0,6 мм; по форме они плоские, и число их зубчиков в среднем 5.

От *P. imperfectus* известен только брюшной щит (И. А. Преображенский, 1911, табл. 1, фиг. 6), который был найден в обнажении Тарту, в тех же слоях, что и *P. palaeformis*. Ширина бока щита 16 см. Он, по всей вероятности, образовывал с горизонтальной поверхностью, т. е. с субстра-

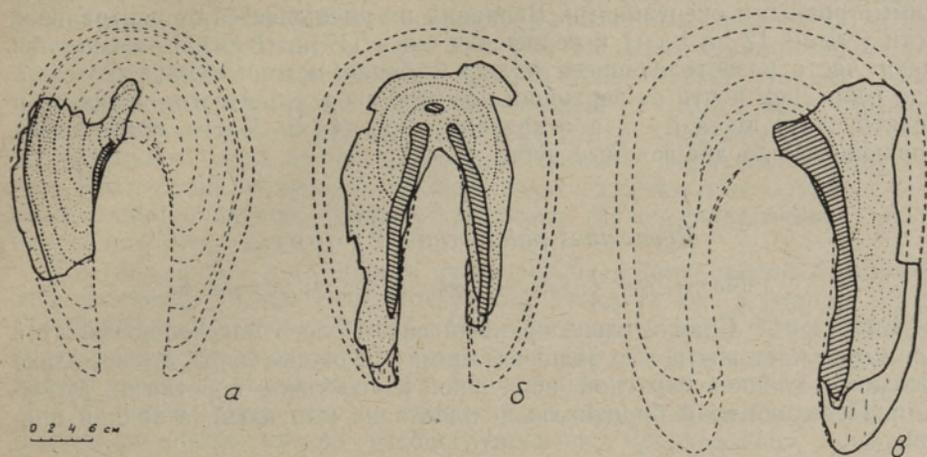


Рис. 1. Брюшные щиты (снизу): а — *Pycnosteus imperfectus* (Preobr.), б — *Pycnosteus palaeformis* Preobr., в — *Pycnosteus pauli* sp. n. (На рис. 1 и на всех остальных рисунках штриховкой обозначена массивная губчатая ткань, а пунктиром — линии нарастания.)



Рис. 2. Брюшные щиты (сбоку): а — *Pycnosteus imperfectus* (Preobr.), б — *Pycnosteus palaeformis* Preobr.

том, угол в 55° . Около задней вырезки пластинки (рис. 1а) имеется тонкая и короткая полоска массивной губчатой ткани, показывающая, что щит при жизни животного стирался сравнительно мало. На пластинке видны хорошо выраженные линии нарастания (рис. 1а и 2а; И. А. Пре-

ображенский, 1911, табл. I, фиг. 6). На основании последних можно полагать, что брюшной щит у молодых экземпляров был довольно коротким, плоским и с широкой вырезкой.

Кожные зубы на брюшном щите мелкие, плоские, с круглыми или асимметричными очертаниями. Величина их уменьшается от центральной части (где их 12 на 1 см) к периферии щита (17 на 1 см). Кожные зубы имеют часто разветвляющиеся надвое зубчики, которые начинаются в виде ребрышек почти от верхушки кожного зуба. Количество зубчиков в средней части щита 5—6, а в краевой части 4—5. Часто встречаются сливающиеся по два кожные зубы.

Pycnosteus palaeformis Преобр.

Табл. I, фиг. 1; табл. II, фиг. 1; рис. 16, 26, 3а, 8е

Д и а г н о з. Сравнительно крупный вид. Полоса массивной губчатой ткани окружает почти всю заднюю вырезку. Кожные зубы относительно высокие, с гладкой округлой верхушкой и простыми короткими зубчиками. Передний край брахиальной пластинки выпуклый, а задний прямой.

Брюшной щит (рис. 16 и 26) имеет, по И. А. Преображенскому (1911, стр. 22), следующие размеры: ширина 20 см, длина 31 см и высота 12 см. Так как верхний край щита обломан, размеры его могли быть на 3—4 см больше. (К сожалению, часть кусков переднего края оригинала потеряна

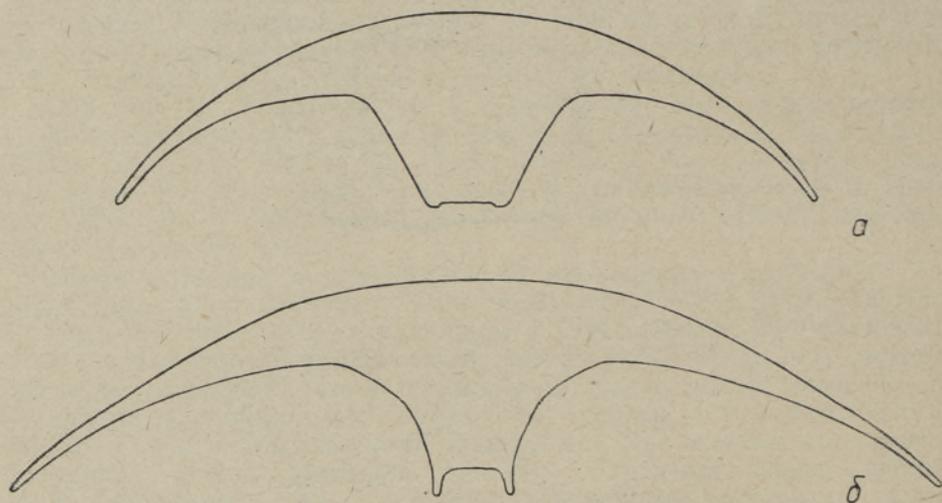


Рис. 3. Поперечные разрезы через туловище: а — *Pycnosteus palaeformis* (Преобр.), б — *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon).

и их можно видеть только на фотоснимках И. А. Преображенского, 1911, табл. I, фиг. 1—3.) Бока щита образуют с горизонтальной поверхностью угол в 60°; в передней части они немного вогнутые (рис. 26). Недалеко от центра окостенения, который находится в передней части щита, начинается вырезка шириной до 6 см и длиной 23 см. Последняя занимает $\frac{2}{3}$ всей длины щита. Вырезка, по В. Гроссу (1933, стр. 13), покрыта отдельной пластинкой. На краю вырезки имеется скульптура. Дальше

следует полоска массивной губчатой ткани, окружающая вырезку почти по всей ее длине. Покрытый скульптурой край вырезки расположен в передней части более или менее горизонтально, а в задней части наклонен под углом в 35—40° по отношению к поверхности полоски массивной губчатой ткани. В зависимости от этого и пластинка в вырезке была чуть приподнята над субстратом (рис. 3а). Как показывают линии нарастания (рис. 1б), форма брюшного щита была в более ранних стадиях онтогенеза круглая и плоская, с широкой вырезкой на заднем крае. Кожные зубы довольно мелкие (12 на 1 см около центра окостенения и 17—18 в периферийной части щита), сравнительно высокие, верхушки их округленные. Количество зубчиков 5—6. Последние короткие и не особенно часто разветвляются надвое. Реже встречаются также сливающиеся по два вместе кожные зубы.

На табл. I, фиг. 1 изображен кусок передней части правой бронхиальной пластинки. Длина этого выпуклого куска 11 см, а ширина 18 см. По Д. Обручеву, почти полная ширина пластинки равна 30 см. Толщина в середине 1 см, около краев куска 4—5 мм. У фрагмента сохранился только передний выпуклый край. Дистальный угол пластинки закруглен. Д. Обручевым была описана задняя часть бронхиальной пластинки. На основании обоих кусков реконструирована бронхиальная пластинка (рис. 8е), которая отличается от реконструкции Д. Обручева (1940, фиг. 3) меньшей длиной. Скульптура пластинки такая же, как на брюшном щите, только у наружного угла встречаются более крупные кожные зубы (10 на 1 см).

Найдена только одна килевая чешуя (табл. II, фиг. 1). Передний край и левая сторона ее обломаны. Чешуя довольно выпуклая. Ее длина 5,6 см. Поверхность чешуи покрыта удлиненными кожными зубами, количество которых поперек чешуи 8—9 на 1 см. Задний кончик чешуи состоит из массивной губчатой ткани, и поэтому она, вероятно, помещалась на брюшном ребре хвоста.

Pycnosteus tuberculatus (Rohon)

Табл. I, фиг. 2—6; табл. II, фиг. 2—3;
табл. III, фиг. 1—3; рис. 3б, 4, 5а, 6

Диагноз. Крупный вид. На внутренней поверхности брюшного щита имеется широкая полоса со скульптурой, параллельная нижнему краю. Кожные зубы довольно крупные с частыми, длинными зубчиками, разветвляющимися 2—3 раза надвое. Бронхиальная пластинка стенобазальная, с вогнутым передним и выпуклым задним краем. На дорсальной стороне пластинки кожные зубы слились в короткие ребрышки. Орбитальная пластинка выпуклая с вогнутой латеральной стороной и маленьким глазным отверстием. Около латерального края отверстия имеется утолщение. На заднем крае чешуи — бахрома удлиненных кожных зубов.

Наш материал по *P. tuberculatus* собран главным образом в обнажении Карксы — низах верхней части тартуского горизонта (а₂²).

От брюшного щита найдена неполная правая половина (табл. III, фиг. 1; рис. 4а). Длина куска щита вдоль нижнего края 24 см, а ширина до 16,4 см. Бок щита в передней части вогнут (по кривой линии — рис. 4а, А—А) и образует с горизонтальной поверхностью угол в 43°. В задней части щита этот угол равен 70°. Нижний край состоит из массивной губчатой ткани. Толщина пластинки около нижнего края щита 8 мм, выше она доходит до 3,5 см (на 1,8 см от этого края), а потом уменьшается до 3—4 мм (около верхнего края). На верхнем крае кожные зубы частично отсутствуют. Диагональные линии нарастания выражены

на пластинке в виде чередующихся полосок более крупных и более мелких кожных зубов. На внутренней поверхности щита (табл. III, фиг. 1) имеется широкая (2,5 см) полоса кожных зубов, которая смята в плоские, косые складки. Скульптура щита состоит из чередующихся полосок более крупных (5—6 на 1 см) и более мелких (7—8 на 1 см) кожных зубов.

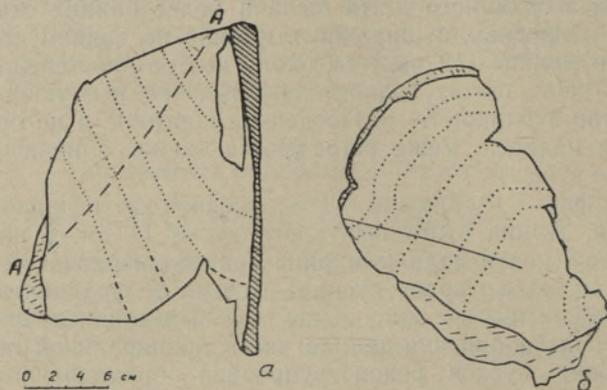


Рис. 4. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon): а — правая половина брюшного щита, б — передняя часть левой половины спинного щита.

Форма их, как отмечает Д. В. Обручев, круглая, ромбическая или неправильно 4—6-угольная. Количество зубчиков, которые начинаются почти от верхушки зуба и 2—3 раза разветвляются надвое, — 7—12. Между крупными кожными зубами встречаются еще маленькие простые кожные зубы.

Изображенный на табл. III, фиг. 2 и рис. 4б кусок пластинки представляет собой, вероятно, переднюю часть левой половины спинного щита. Длина куска 22 см. Только левый край его, который несет узкую каемку без кожных зубов, более или менее целый. Длина этого края 14 см. Кусок щита почти совсем плоский. Толщина щита 2—4 мм. Около правого угла находится центр оскостенения. Позади него пластинка немного выпукла. Линии нарастания на пластинке имеют около центра дугобразные очертания, дальше они несколько угловаты (в передней части), а затем опять более или менее плавные. По их очертаниям можно получить некоторое представление о форме спинного щита на разных стадиях онтогенеза. Около заднего края куска имеется состоящий из кожных зубов тонкий радиальный валик. Скульптура не отличается от скульптуры брюшного щита. Внутренняя поверхность пластинки гладкая.

Бранхиальная пластинка (табл. I, фиг. 2, рис. 5а) имеет ширину 34,8 см, причем наружный угол ее обломан. Длина пластинки 18 см. Толщина у дистального излома 1,2 см, около переднего и заднего края 0,5—0,6 см, внутренний край имеет толщину 0,3—0,7 см. Пластинка по форме стенобазальная*. Она почти совсем плоская. Наружный угол ее закруглен, что показывает один из фрагментов пластинки. Передний край вогнутый, задний выпуклый. Угол между этими краями 32°. Оба края

* Такое название дано Д. В. Обручевым вытянутым в ширину и имеющим короткое основание бранхиальным пластинкам псаммостеид типа *Ganosteus* и *Psammosteus*. Бранхиальные пластинки с длинным основанием типа *Drepanaspis*, *Schizosteus*, *Psammolepis* и *Tartuosteus* названы эврибазальными.

состоят из массивной губчатой ткани — задняя меньше, чем передняя. Граница между медиальной бороздчатой и латеральной, покрытой скульптурой частями волнистая и делает большой изгиб в сторону наружного угла. Скульптура состоит на дорсальной стороне из коротких

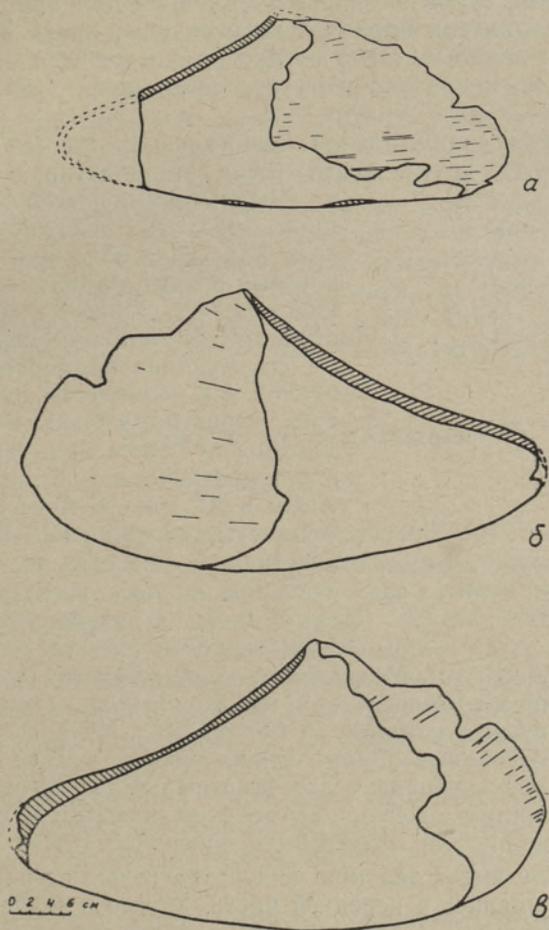


Рис. 5. Бранхиальные пластинки: а — *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon), дорсальная сторона, б — *Pycnosteus* cf. *tuberculatus*, дорсальная сторона, в — то же, вентральная сторона.

ребрышек (длиной до 9 мм), концы которых чередуются. Число ребрышек на 1 см 7—10. Проксимальная сторона их более плоская и имеет более длинные зубчики, чем дистальная. Ребрышки ориентированы косо к переднему краю. В середине пластинки они делают такой же изгиб в сторону наружного угла, как и проксимальный край скульптуры. Около заднего края встречаются отдельные крупные кожные зубы (5—8 на 1 см). На вентральной стороне ребрышки отсутствуют и здесь кожные зубы образуют волнистые ряды.

На табл. I, фиг. 3 изображена бранхиальная пластинка молодого экземпляра. По форме она эврибазальная. Передний угол и проксимальная часть ее обломаны. Длина куска 4,5 см, ширина 2,1 см, толщина

2—2,5 мм. Угол между чуть-чуть выпуклым передним и прямым задним краем 52° . На переднем крае имеется очень мало массивной губчатой ткани. Наружный угол закруглен. Дорсальная поверхность куска частично лишена кожных зубов, вентральная целиком ими покрыта. Количество кожных зубов на спинной стороне 8—11 на 1 см. Форма их округлая или вытянутая параллельно переднему краю. Зубчики кожных зубов довольно длинные, тесно посаженные и делятся на 2 и 3 ветви. Около заднего края кожные зубы веерообразные, с направленными в сторону наружного угла верхушками.

Найдена левая орбитальная пластинка *P. tuberculatus* (табл. III, фиг. 3; рис. 6). Из других псаммостеид эта пластинка описана только

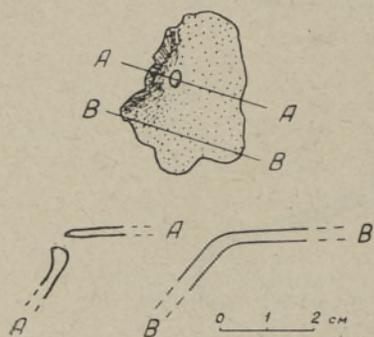


Рис. 6. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon), левая орбитальная пластинка.

у *Drepanaspis gemundenensis* (R. Traquair, 1903; Д. В. Обручев, 1943а, б). Все края пластинки обломаны, кроме заднего, который в своей латеральной части сохранился целым. Максимальная длина пластинки 3,5 см, ширина около заднего края 3,1 см, толщина примерно 4 мм. Она выпуклая. Ее медиальная половина находилась, вероятно, в более или менее горизонтальном положении, так как латеральная в средней части была наклонена под углом в 60° (рис. 6 А—А) и в 54° в задней части пластинки (В—В). Поверхность пластинки в средней части латеральной половины немного вогнута. На расстоянии 1,4 см от заднего края находится почти круглое глазное отверстие длиной 4 мм и шириной 3,5 мм. Медиальный край отверстия весьма тонкий — 0,5 мм, латеральный утолщен — 4 мм. Кожные зубы одинаковы с кожными зубами других пластинок *P. tuberculatus*. На правой стороне пластинки они более крупные (7 на 1 см), на левой — мельче (9—10 на 1 см). Кожные зубы ориентированы в еле заметные ряды, которые направлены к главному отверстию. Центр околестения находится, вероятно, около орбиты (направо от нее). Внутренняя поверхность гладкая.

P. tuberculatus имеет два типа чешуй: треугольные и ромбические. Первые из них помещались в передней части, другие в задней части хвоста, как и у *Drepanaspis* (Д. В. Обручев, 1943а, б, рис. 1—2; R. Traquair, 1903, табл. V). Из треугольных чешуй одна (табл. I, фиг. 4) имеет высоту 3 см и длину (неполную) 2,8 см. Толщина ее 0,5—1 мм. Передний край лишен кожных зубов, остальная поверхность покрыта удлиненными кожными зубами. Последние имеют направленные назад верхушки. Зубчики, начинающиеся в виде ребрышек от нее, имеются только по бокам и спереди зуба. Около верхнего заднего края сохранились более длинные кожные зубы, образующие как бы бахрому (как у чешуи *Drepanaspis*, *Schizosteus* и *Psammolepis*, Д. В. Обручев, 1943а, б; J. Rohon, 1901, табл. I, фиг. 5). Другая чешуя такого же типа более высокая и короткая. Высота ее сохранившейся половины 3 см.

Чешуя второго типа (табл. I, фиг. 5) имеет более или менее ромбическую форму. Длина и высота ее почти одинаковы — около 2 см.

Изображенный на табл. I, фиг. 6 экземпляр представляет собой, вероятно, одну из многоугольных пластинок, которые имелись у *Pycnosteus*, как и у *Drepanaspis*, между большими пластинками. Эта пластинка неправильной четырехугольной формы имеет максимальную длину 2,4 см. Толщина ее до 3 см. Покрыта она круглыми или немного асим-

метричными и удлиненными кожными зубами, количество которых 9—10 на 1 см. Около одного угла кожные зубы отсутствуют. На внутренней поверхности около двух краев имеются швы.

Найденные нами килевые чешуи *P. tuberculatus* имеют разнообразную форму. Все они принадлежали к брюшной стороне, так как их концы стертые и состоят из массивной губчатой ткани. Первая из килевых чешуй (табл. II, фиг. 2) длинная, сравнительно узкая и плоская. Длина ее, без обломанной передней части, — 8,4 см. Внешняя поверхность покрыта сильно вытянутыми кожными зубами, длина которых до 2,5 мм. Между ними встречаются еще маленькие (диаметром в 0,2—0,3 мм) бугорки. На внутренней поверхности кожные зубы короче. Другая килевая чешуя имеет длину 7,8 см (передняя часть, а также правая сторона ее обломаны). Она сильно выпукла. Угол между боками чешуи мог быть примерно в 80° . Килевая чешуя, изображенная на табл. II, фиг. 3, более широкая и короткая. Передняя часть ее обломана. Длина и ширина почти одинаковые, около 4 см. В поперечном разрезе чешуя выпуклая.

Pycnosteus cf. tuberculatus

Рис. 5б, в

Из более высоких слоев тартуского горизонта (a_2^2), чем те, в которых встречается *P. tuberculatus* (из обнажения Хярма около г. Тырва), найдена очень хорошо сохранившаяся бранхиальная пластинка стенобазальной формы. Ширина ее по прямой линии 50,3 см, длина 26,5. Толщина у переднего и заднего края 4—6 мм, в середине пластинки она немного больше, а к внутреннему краю уменьшается до 1—3 мм. Дистальная часть пластинки плоская, проксимальная в поперечном направлении несколько вогнута. Наружный угол тупой. Угол между передним и задним краем 34° . Передний край вогнут и состоит из массивной губчатой ткани. На выпуклом заднем крае этой ткани нет. Граница медиальной и латеральной частей на дорсальной стороне делает умеренный изгиб в сторону наружного угла. На вентральной стороне проксимальный край кожных зубов извилист.

Скульптура на дорсальной стороне пластинки состоит главным образом из тонких (7—8 на 1 см), часто прерывающихся, извилистых ребрышек, только около заднего края встречаются отдельные кожные зубы. На вентральной стороне отдельные кожные зубы встречаются чаще.

Хотя эта пластинка в общем напоминает бранхиальную пластинку *P. tuberculatus*, она имеет и целый ряд отличий. Так, например, описываемая пластинка, несмотря на более крупные размеры, немного тоньше, чем пластинка *P. tuberculatus*. Передний и задний края ее более изогнуты. Массивная губчатая ткань на переднем крае сильнее развита, тогда как на заднем крае она совсем отсутствует. Граница между медиальной и латеральной частями делает значительно меньший изгиб, чем у *P. tuberculatus*. Скульптура по сравнению с последним видом более изящная и ребрышки распространены на обеих поверхностях пластинки.

Так как описанная выше пластинка найдена в более высоких слоях и имеет ряд ясных отличий от *P. tuberculatus*, она может принадлежать другому виду, но мы не имеем достаточно материала для установления нового типа и поэтому пластинка описана нами под названием *P. cf. tuberculatus*.

Pycnosteus pauli sp. n.

Табл. II, фиг. 4—5, табл. III, фиг. 4; рис. 1в, 7, 8а—д, 9

Происхождение названия. По фамилии В. Пауля, собравшего весь материал нового вида.

Голотип. Левая половина брюшного щита, ГМ АНЭ № Рi 105 (рис. 1в, 7).

Диагноз. Крупный вид. На нижнем крае брюшного щита массивная губчатая ткань сильно развита. Кожные зубы довольно плоские, с длинными, разветвляющимися часто на 2 и 3 зубчиками, которые начинаются в виде ребрышек почти от верхушки зуба. Бранхиальная пластинка со слегка вогнутым передним и выпуклым задним краем.

Около внутреннего края на вентральной стороне пластинки располагается зона крупных многоугольных тессер асимметричной формы.

Типичное место нахождения. Обнажение Тамме у озера Вуртсьярв. Нижняя часть тартуского горизонта (a_2^1). Обнажение Тамме принадлежит к более высоким слоям a_2^1 , чем те слои, в которых найден *P. imperfectus* и *P. palaeformis*.

Описание. От брюшного щита (рис. 1в и 7) имеется только неполная левая половина. Длина вдоль нижнего края 32 см, ширина у переднего излома 17 см. В разрезе фрагмент в передней части вогнут (рис. 7 А-А), в задней — прямой. Вероятно, передняя часть бока образовывала с горизонтальной поверхностью угол в 53° , а задняя часть — в 63° . Длина задней вырезки около 28 см. Вырезка окаймлена полосой массивной губчатой ткани. Наибольшая ширина этой полосы у переднего излома 4 см. Внутренний край вырезки покрыт кожными зубами и образует с поверхностью полосы массивной губчатой ткани прямой

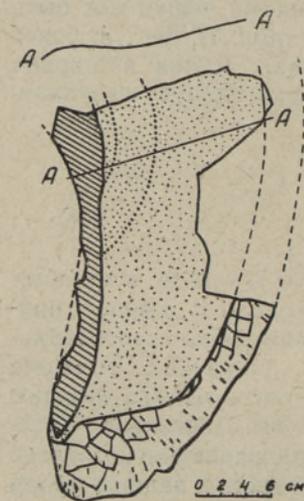


Рис. 7. *Pycnosteus pauli* sp. n., левая половина брюшного щита (голотип).

угол. Толщина пластинки увеличивается от верхнего края (1—2 мм) в сторону нижнего края (1,3 см). Линии нарастания на пластинке выступают довольно хорошо. В задней части пластинки, около верхнего края, поверхность лишена кожных зубов. На этой поверхности находятся перекрещивающиеся невысокие валики (рис. 7). Они показывают, что щит в данном месте должен был быть покрыт тессерами. Форма тессер была асимметричная или ромбическая и диаметр их 0,5—2,6 см. Тессеры были, вероятно, тонкие и легко отпадали. Такие следы тессер встречаются в периферийной части средних щитов *Psammosteus megalopteryx* (Д. В. Обручев, 1943а). Около нижнего края щита кожные зубы довольно крупные (9 на 1 см), с 8—9 разветвляющимися надвое зубчиками. К верхнему краю размеры кожных зубов уменьшаются до 11—12 на 1 см. Кожные зубы довольно плоские, круглые или немного вытянутые, особенно около верхнего края щита, их зубчики начинаются в виде ребрышек почти от верхушки зуба.

В коллекции имеется два куска спинного щита *P. pauli*, вероятно передние части правой стороны щита. Длина первого куска (табл. II, фиг. 4) 15,2 см, ширина 14,2 см, толщина 0,5—3 мм. Передний край лишен кожных зубов и слегка вогнут. Вырезка на этом крае была, вероятно, неглубокая. Кожные зубы частично отсутствуют также на выпуклом

правом крае. Кусок щита почти совсем плоский, только внешние края его слегка загибаются вниз. Слабо заметное концентрическое расположение кожных зубов показывает, что примерно у заднего левого угла помещался центр окостенения. Здесь пластинка немного вогнута и отсюда к верхнему правому углу проходят 3 неглубокие борозды. На внутренней поверхности в этом месте имеются валики (табл. II, фиг. 5). По наружной поверхности также проходит валик от центра окостенения к боковому краю. Кожные зубы такие же, как на брюшном щите. Около центра окостенения они крупнее (7—8 на 1 см), к краю мельче (12 на 1 см). Другой кусок спинного щита имеет более или менее одинаковую длину и ширину — 16,5 см. Он почти совершенно плоский. Передний край слегка вогнутый. В середине куска имеются 2 неглубокие борозды, направленные к переднему правому углу. Кроме них, от заднего обломанного края к боковому краю проходят тонкие радиальные валики, два налево и два направо от упомянутых борозд. Эти валики такие же, как валик на первом куске. На внутренней поверхности в середине куска имеются 2 радиальных валика, под бороздами внешней стороны. Около более крупного из них расположены на бугорках выходы сосудов. В середине щита находится еще один валик. Он может соответствовать центральному утолщению других псаммостеид (*Tartuosteus*, *Psammolepis*, а также *Aspidosteus* — Д. В. Обручев, 1941, стр. 17). Боковые валики внутренней поверхности других псаммостеид еще не описаны.

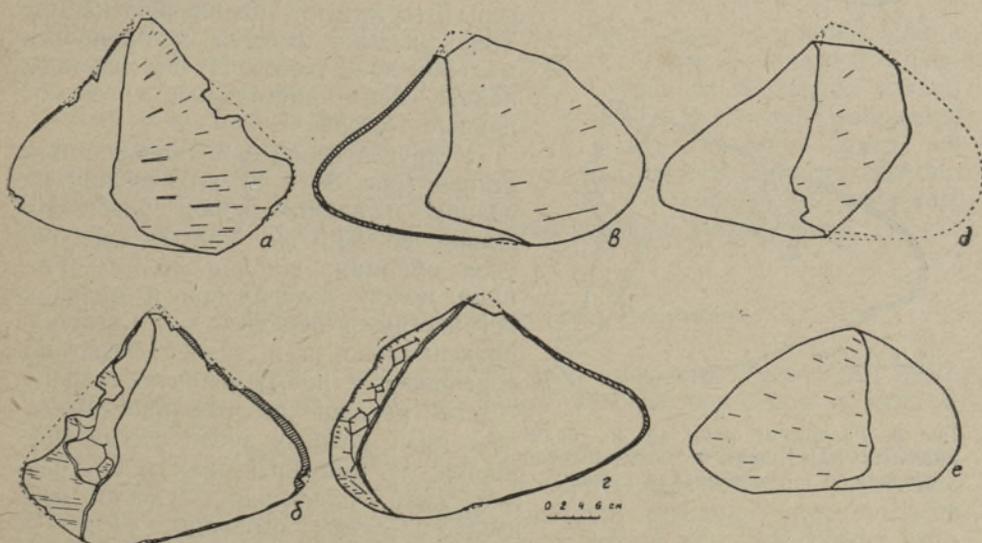


Рис. 8. Бранхиальные пластинки: а—д — *Pycnosteus pauli* sp. n., е — *Pycnosteus palaeformis* Preobr.

По бранхиальным пластинкам *P. pauli* имеется довольно богатый материал (рис. 8 и 9). Левая бранхиальная пластинка (рис. 8а и б) имеет длину 27,2, ширину 32 см. Толщина переднего края 4—6 мм, заднего 2—5 мм, внутреннего 1—3 мм. Самое толстое место (до 1—2 см) находится около границы между покрытой и непокрытой скульптурой поверхностями в передней части пластинки. Между обеими поверхностями имеется заметная ступенька, высотой 7 мм. Пластинка в поперечном направлении дорсально выпукла. Наружный угол ее закругленный. Угол между передним и задним краем равен 59°. Передний край немного вогнут и состоит из

массивной губчатой ткани. На слегка выпуклом заднем крае полоска массивной губчатой ткани уже. На дорсальной стороне (рис. 8а) поверхность без скульптуры широкая (до 20 см) и грубо бороздчатая. На вентральной стороне (рис. 8б) такая поверхность уже, шириной до 8,5 см. Часть этой поверхности штриховата, на остальной части лежат крупные тессеры, вытянутые в поперечном направлении (табл. III, фиг. 4). Тессеры на бранхиальных пластинках псаммостеид были раньше описаны только у *Psammosteus* (Д. В. Обручев, 1943 а). Ясно видны только две тессеры, третья отпала. Тессеры асимметричной, многоугольной формы. Более крупная из них имеет длину 4,4 см и ширину 3,6 см. Кольца более крупных кожных зубов на тессерах показывают, что центры окостенения находятся ближе к их дистальному краю. В сравнении с тессерами брюшного щита, тессеры бранхиальной пластинки крупнее. Ближе к переднему углу невозможно провести границы между отдельными тессерами, но на существование их указывают кольца более крупных кожных зубов. Проксимальный край покрытой кожными зубами поверхности несет в своей задней части, где тессеры отсутствуют, неширокую каемку. Такая каемка имеется и на проксимальном крае тессер. На нее накладываются своим дистальным краем отпавшие тессеры.

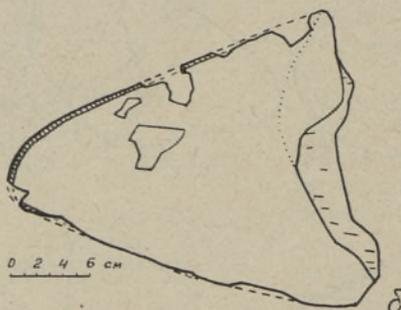
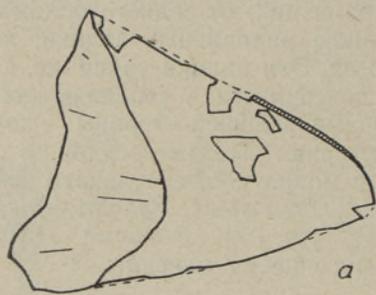


Рис. 9. *Pycnosteus pauli* sp. n., бранхиальная пластинка. а — дорсальная сторона, б — вентральная сторона.

У другой левой бранхиальной пластинки (рис. 8в и г) угол между передним и задним краем равен 50° . Длина ее 23,5 см, причем передний угол обломан; ширина 36,7 см. Граница между латеральной и медиальной частями в передней части выпукла проксимально, а в задней резко поворачивает в проксимальную сторону. На вентральной стороне проксимальный край кожных зубов слегка волнистый и выпуклый, как и внутренний край пластинки. Около него имеются следы отпавших тессер в виде сетчатого рисунка. Ширина полосы тессер до 3,2 см.

На рис. 8д изображена еще одна левая бранхиальная пластинка. Ее главное отличие в форме границы между латеральной и медиальной частями пластинки, которая образует в своей задней части несколько бухточек.

У правой бранхиальной пластинки (рис. 9) угол между передним и задним краем меньше — 45° . Проксимальный край области кожных зубов как на дорсальной, так и на вентральной стороне вогнутый. Около переднего угла на вентральной стороне часть пластинки (на рис. 9б отделена пунктиром) покрыта крупными кожными зубами и частично выше остальной поверхности. Возможно, что здесь имеются слившиеся вместе тессеры, как у первой описанной пластинки. Кроме того, на свободной от кожных зубов поверхности заметны слабые следы отпавших тессер.

У этой пластинки различие в ширине латеральной части на спинной и на брюшной поверхности сравнительно мало — всего 4,5 см.

Величина кожных зубов изменяется, как обычно на бранхиальных пластинках псаммостейд: около дистального угла они более крупные (10 на 1 см), к внутреннему краю размер их уменьшается (11—12 на 1 см), около переднего и заднего краев увеличивается (6—8 на 1 см).

Как видно из вышеизложенного, пределы индивидуальной изменчивости бранхиальных пластинок *P. pauli* довольно широкие. Форма их может достаточно сильно отличаться. Если первая из описанных пластинок имеет почти одинаковую длину и ширину, то другие представляют более короткий и широкий тип. Угол между передним и задним краями у первой пластинки 59° , у остальных — 50 и даже 45° . Граница между латеральной и медиальной частями на дорсальной стороне (рис. 8) достаточно изменчива. На вентральной стороне она может быть выпуклая, более или менее прямая или также вогнутая, а полоса тессер имеет различную ширину. Как уже отмечено, последняя из описанных пластинок выделяется еще тем, что ширина покрытой кожными зубами латеральной части на спинной и на брюшной поверхностях сравнительно мало отличается. Эта черта сближает ее с *Psammosteus*. У последнего намечается параллельно с ростом пластинки в ширину и укорочением ее основания расширение на брюшной поверхности полосы без скульптуры, пока она не делается равной такой же зоне спинной поверхности. (Д. В. Обручев, 1943 а).

У килевой чешуи *P. pauli* передний и задний концы обломаны. Длина куска 5,9 см, ширина впереди 4,2 см, толщина 3 мм. В поперечном разрезе она довольно выпуклая. Скульптура состоит из ребрышек длиной 1—2 мм в средней части и 2—3 мм около краев. В середине ребрышки расположены параллельно к длинной оси чешуи, а около краев они ориентированы косо к ней. Около левого края имеется полоска обыкновенных круглых кожных зубов (9 на 1 см). Они появились, вероятно, вместо ребрышек после какого-то прижизненного повреждения.

Эволюция и отношения рода *Pycnosteus*

Прежде чем перейти к вопросу об эволюции рода *Pycnosteus*, необходимо обратить внимание на те данные, которые мы имеем об онтогенезе *Pycnosteus*.

Линии нарастания на брюшном щите *P. imperfectus*, *P. palaeformis* и *P. pauli* (рис. 1 и 2) показывают, что этот щит в начале онтогенеза был круглый, плоский и с широкой вырезкой. Брюшной щит молодой стадии *P. palaeformis* весьма похож на брюшной щит *Schizosteus asatkini* Обр. (рис. 10). Так как *S. asatkini* и *P. palaeformis* оба встречаются в нижней части тартуского горизонта, они могли иметь общих предков. По мере роста брюшной щит у *Pycnosteus* становился более длинным и высоким, значительно отличаясь от щита молодых экземпляров. У *P. imperfectus* и *P. palaeformis* полоска массивной губчатой ткани не доходит до центра окостенения щита. Можно полагать, что брюшной щит стал интенсивно стираться только у более взрослых индивидов.

Бранхиальная пластинка у *P. tuberculatus* на начальных стадиях онтогенеза эврибазальная и более узкая, чем бранхиальная пластинка *P. palaeformis* и *P. pauli*. Она больше походит на бранхиальные пластинки *Drepanaspis* и *Schizosteus*. Сравнение бранхиальной пластинки молодого и взрослого экземпляра *P. tuberculatus* показывает, что пластинка росла более интенсивно в ширину. Первоначальный тонкий

угол ее стирался и становился тупым. Наконец, бранхиальная пластинка приобрела стенобазальную форму. Об изменении формы других пластинок *Pycnosteus* в течение роста трудно что-либо сказать.

На основании имеющегося материала можно сделать некоторые выводы относительно эволюции рода *Pycnosteus*, *P. palaeformis*, *P. pauli*,

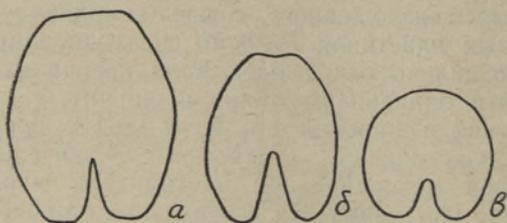


Рис. 10. Брюшные щиты: а — *Drepanaspis gemündenensis*, б — *Schizosteus striatus*, в — *Schizosteus asatkini* (по Д. В. Обручеву, 1940)

P. tuberculatus *P. cf. tuberculatus* образуют довольно ясный эволюционный ряд. Отношение *P. imperfectus* к этому ряду из-за неполного материала еще не выяснено.

Размеры пластинок увеличиваются от *P. palaeformis* к *P. tuberculatus*. Брюшной щит *Pycnosteus* становится постепенно все более высоким. В сравнении не только с другими псаммостеидами, но и с другими представителями *Heterostraci*, у него самый выпуклый брюшной щит (Д. В. Обручев, 1943а). К *Pycnosteus* ближе всего в этом отношении *Tartuosteus giganteus* (Gross), у которого бока образуют с нижней поверхностью щита угол до 56° . Вырезка брюшного щита у *Pycnosteus* окаймлена полосой массивной губчатой ткани, которая доходит почти до задних концов пластинки. Весьма вероятно, что когда животное лежало на дне, то брюшной щит опирался на него всем нижним краем и находился примерно в таком положении, как показано на рис. 2. При этом верхний край щита в передней части был поднят высоко, а хвост касался дна. В пользу такого вывода говорят килевые чешуи со сильно стертými задними концами, найденные у *Pycnosteus* (особенно у *P. tuberculatus*). Весьма своеобразно развитие нижней части брюшного щита. На внутренней поверхности его постепенно расширялась полоса со скульптурой, параллельная нижнему краю, приобретая при этом отвесное положение. В связи с этим пластинка, закрывавшая вырезку, поднималась все выше и выше над субстратом (рис. 3).

Спинальный щит, найденный у *P. pauli* и *P. tuberculatus*, почти совсем плоский и, вероятно, был шире брюшного. Тессеры на нем отсутствуют, как у *Drepanaspis* и *Schizosteus*.

Орбитальную пластинку *P. tuberculatus* можно сравнить только с *Drepanaspis gemündenensis* (R. Traquair, 1903, табл. 1, фиг. 2, 3; Д. В. Обручев, 1943б, рис. 1—2). У других псаммостеид она еще не описана. Интересно, что величина глазного отверстия у этих видов точно совпадает, хотя они по размерам, форме тела и условиям жизни значительно отличаются. Строение орбитальной пластинки показывает, что глаза у *P. tuberculatus* не смотрели более или менее вверх, как у *Drepanaspis*, а в стороны. Это связано, повидимому, с более высокой формой тела.

В течение эволюции длина бранхиальной пластинки *Pycnosteus*

уменьшается, а ширина увеличивается. Развитие переднего и заднего краев пластинки происходит своеобразным путем. В отличие от всех других псаммостеид, передний край превращается из выпуклого (*P. palaeformis*) в вогнутый (*P. tuberculatus*), причем он состоит из массивной губчатой ткани. По Д. В. Обручеву (1943а), эта очень твердая и плотная ткань появлялась на тех местах панциря псаммостеид, которые постоянно соприкасались с субстратом (центральная часть брюшного щита, наружный край и угол бранхиальной пластинки). Функцией массивной губчатой ткани было выдерживать сильное трение и защищать организм от повреждений. Однако трудно представить себе, что бранхиальная пластинка *Pycnosteus* при вогнутом переднем крае имела бы непосредственный контакт с дном и вследствие этого стиралась. Передний край пластинки не мог соприкоснуться с субстратом, и из-за высоты брюшного щита бранхиальная пластинка *Pycnosteus* касалась дна, вероятно, только своим наружным углом. Кроме того, массивная губчатая ткань развита и на заднем крае бранхиальных пластинок *P. pauli* и *P. tuberculatus*. Из всего этого можно заключить, что массивная губчатая ткань не всегда обязательно образовывалась при стирании кости о субстрат. Она могла возникнуть и по каким-то другим причинам, которые еще не выяснены. Задний край бранхиальной пластинки вначале (*P. palaeformis*) прямой, а позже (*P. pauli*, *P. tuberculatus* и *P. cf. tuberculatus*) выпуклый.

Скульптура в ряду *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 дихотомируют. У *P. tuberculatus* скульптура наиболее дифференцирована. У него между крупными кожными зубами на брюшном и на спинном щите, на килевой чешуе, а также на заднем крае одной из бранхиальных пластинок встречаются маленькие простые кожные зубы. Такая дифференциация кожных зубов, но еще более развитая, известна у *Ganosteus*. На пластинках последнего крупные и сложные кожные зубы окружены кольцами мелких (Д. В. Обручев, 1940). Однако *Pycnosteus* не является предком *Ganosteus*, как можно заключить, потому что первые представители рода *Ganosteus* с менее сложной скульптурой появляются уже в низах тартуского горизонта ($a\frac{1}{2}$). У обоих родов произошло просто сходное развитие скульптуры. 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 уже к более позднему роду — *Psammosteus*. У последнего на бранхиальных пластинках стенобазальной формы довольно часто встречаются ребрышки (Д. В. Обручев, 1947).

На треугольных чешуях *P. tuberculatus* имеется бахрома удлиненных кожных зубов, как и у *Drepanaspis*, *Schizosteus* и *Psammolepis* (Д. В. Обручев, 1943а, б; J. Rohon, 1901, табл. I, фиг. 5).

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 псаммостеид — *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 приближается уже к *Psammosteus*. *Pycnosteus* представляет отдельную ветвь

крупных псаммостеид, которая произошла, повидимому, от какого-то вида *Schizosteus* или же появилась еще раньше.

В заключение надо сказать еще несколько слов о биологии *Pycnosteus*. Хотя строение его весьма своеобразно, он все же представляет собой настоящую бентонную форму. Он не был, повидимому, илоедом, как *Drepanaspis* (Д. В. Обручев 1943а). Этому противоречит тот факт, что брюшной щит у *Pycnosteus* в передней части высокий и стерт только снизу. При рытье дна этот щит стирался бы и спереди. Возможно, что *Pycnosteus* питался планктоном.

Институт геологии Академии наук Эстонской ССР

ЛИТЕРАТУРА

- Марк Э. Ю. Новые данные о роде *Holopema* (Arthrodira). Доклады АН СССР, т. 92, № 4, 1953.
- Обручев Д. В. О некоторых псаммостеидах Ленинградского и Прибалтийского среднего девона. Доклады АН СССР, т. 28, № 8, 1940.
- Обручев Д. В. Остатки *Aspidosteus* gen. nov. (Heterostraci) из верхнего девона р. Ловати. Тр. Палеонт. института АН СССР, т. 8, вып. 4, 1941.
- Обручев Д. В. Псаммостеиды (*Psammosteiformes*) девона СССР и Шпицбергена и эволюция бесчелюстных. Диссертация, Палеонт. инст. АН СССР, Москва, 1943а.
- Обручев Д. В. Новая реконструкция *Drepanaspis*. Доклады АН СССР, т. 41, № 6, 1943б.
- Обручев Д. В. О роде *Psammosteus* (Heterostaci). Доклады АН СССР, т. 56, № 5, 1947.
- Преображенский И. А. О некоторых представителях сем. *Psammosteidae* Ag. Протоколы Общ. естествоисп. при Имп. Юрьевском университете. т. XIX, 3, 4 1911.
- Gross, W. Die Fische des mittleren Old Red Süd-Livlands. Geol. u. Pal. Abh., Bd. 22 (N. F. 18), H. 2, 1930.
- Gross, W. Die Fische des baltischen Devons. Palaeontographica, Bd. 79, Abt. A, 1933.
- Gross, W. Histologische Studien am Aussenskelett fossiler Agnathen und Fische. Palaeontographica, Bd. 83, Abt. A, 1935.
- Rohon, J. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Psammosteiden. Sitzungsberichte der Königlichen böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften. Math.-Naturw. Classe, XVI, 1901.
- Traquair, R. The Lower Devonian Fishes of Gemünden. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 40, part 4, 1903.

ТАБЛИЦА I

- Фиг. 1. *Pycnosteus palaeformis* Преобр. Передняя часть правой бранхиальной пластинки, дорсальная сторона, $\times 1/2$.
- Фиг. 2—6. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon). 2 — бранхиальная пластинка, дорсальная сторона, $\times 1/3$; 3 — бранхиальная пластинка молодого экземпляра, дорсальная сторона, нат. вел.; 4—5 чешуи, нат. вел.; 6 — многоугольная пластинка, нат. вел.

ТАБЛИЦА II

- Фиг. 1. *Pycnosteus palaeformis* Преобр. Килевая чешуя, нат. вел.
- Фиг. 2, 3. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon). Килевая чешуя, нат. вел.
- Фиг. 4, 5. *Pycnosteus pauli* sp. n. Передняя часть правой стороны спинного щита, $\times 1/2$. 4 — внешняя сторона; 5 — внутренняя сторона.

ТАБЛИЦА III

- Фиг. 1—3. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon). 1 — правая половина брюшного щита, внутренняя сторона, $\times 1/2$; 2 — передняя часть левой половины спинного щита, $\times 1/3$; 3 — левая орбитальная пластинка, нат. вел.
- Фиг. 4. *Pycnosteus pauli* sp. n. Бранхиальная пластинка, проксимальная часть с тесерами, вентральная сторона, $\times 1/2$.

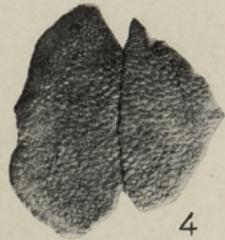
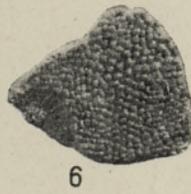
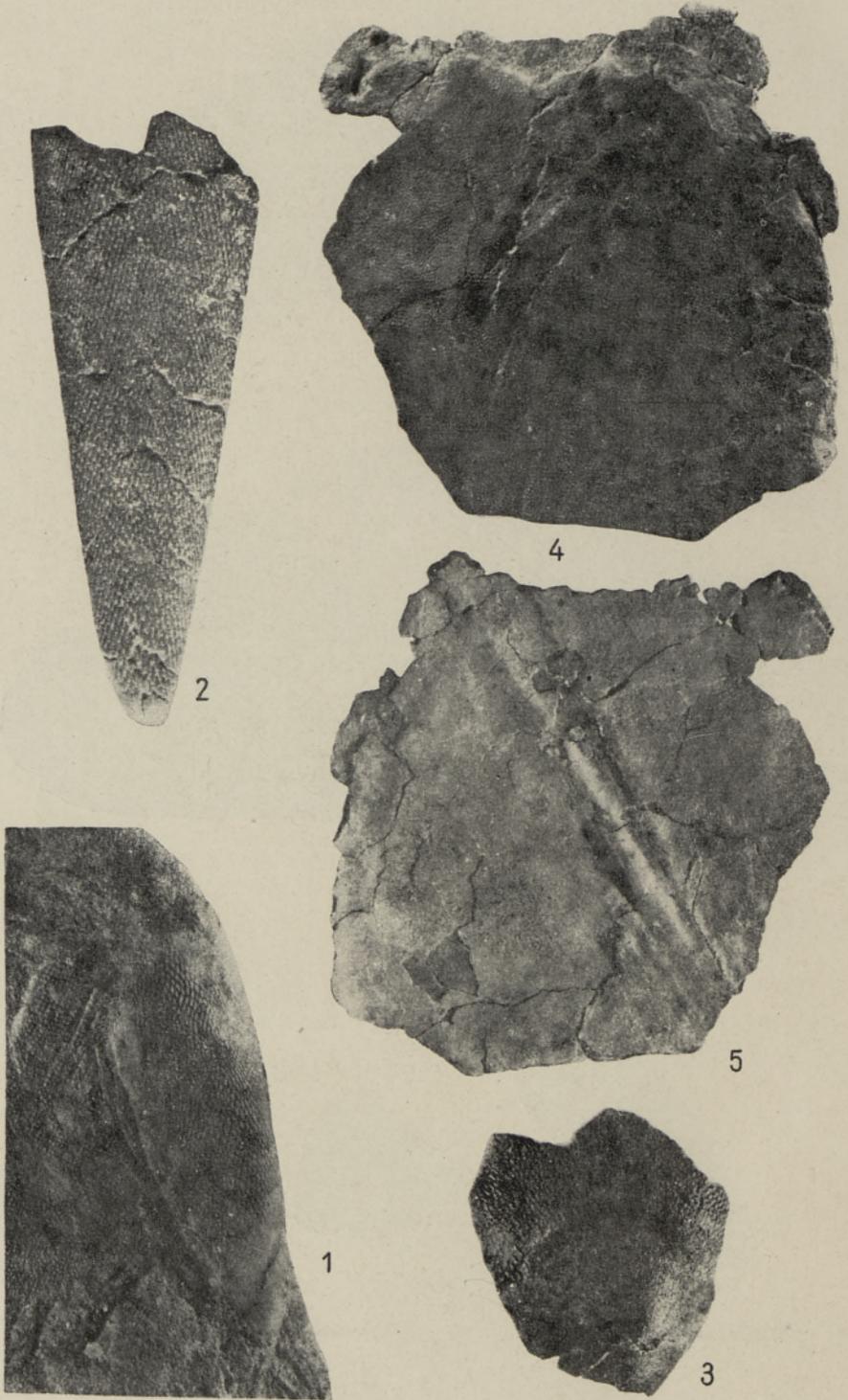
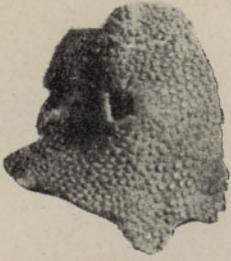
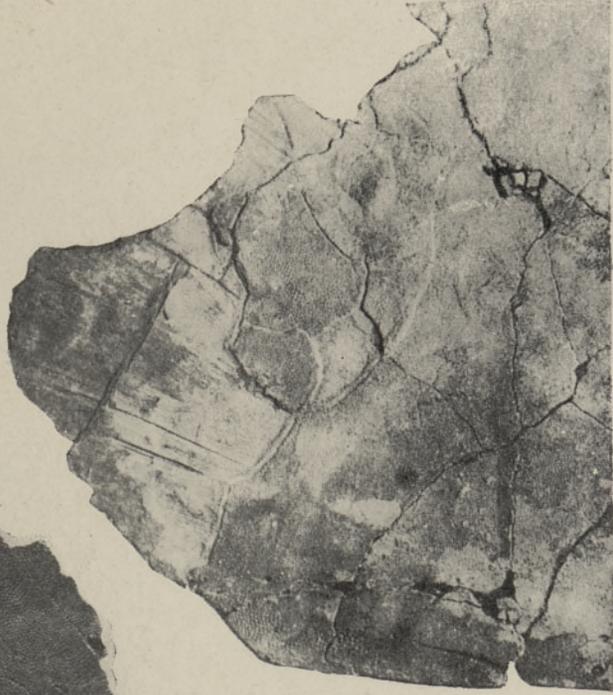


ТАБЛИЦА II





3



4



2



1