

БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ И ДРЕВНИЕ РЫБЫ



*Посвящается
профессору
Дмитрию Владимировичу
Обручеву –
основателю школы
отечественной палеоихтиологии*



ACADEMY OF SCIENCES OF RUSSIA

PALAEONTOLOGICAL INSTITUTE

FOSSIL VERTEBRATES OF RUSSIA
AND ADJACENT COUNTRIES

AGNATHANS
AND
EARLY FISHES

The reference book
for palaeontologists, biologists and geologists

Editor-in-Chief

L.I. Novitskaya

Vice-Editor-in-Chief

O.B. Afanassieva

MOSCOW

GEOS

2004

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ИСКОПАЕМЫЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ РОССИИ
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

**БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ
И
ДРЕВНИЕ РЫБЫ**

**Справочник
для палеонтологов, биологов и геологов**

Ответственный редактор тома
Л.И. Новицкая

Заместитель ответственного редактора тома
О.Б. Афанасьева

МОСКВА
ГЕОС
2004

ББК 26.323

И 86

УДК 551.7

**Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. – М.: ГЕОС, 2004. – 436 с. + 100 с. прил.
ISBN 5-89118-368-7**

Том "Бесчелюстные и древние рыбы" справочника монографического типа "Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран" содержит информацию, отражающую современный уровень знаний о строении и системе древнейших позвоночных - бесчелюстных (телодонтов, гетеростраков, остеостраков) и рыб (кистеперых, двоякодышащих). Используются коллекционные материалы из отложений палеозоя и мезозоя России, а также Азербайджана, Киргизии, Латвии, Литвы, Монголии, Украины, Эстонии. Исследована морфология указанных групп, приведены сведения о строении и изменчивости экзоскелета, реконструированы системы внутренних органов, рассмотрены древнейшие адаптации первичноводных позвоночных к питанию, защите, движению. Описан метод, позволяющий реконструировать тип онтогенеза в ископаемых группах по их дефинитивной морфологии. Рассмотрены результаты исследований проблем происхождения челюстноротых позвоночных и тетрапод. В ревизиях систематического состава даны диагнозы всех рангов, включая видовой.

Книга рассчитана на палеонтологов, ихтиологов, биологов широкого профиля, студентов и лиц, желающих получить современную информацию о важнейших этапах ранней истории становления позвоночных животных. 536 с., 315 рис., 46 фототаблиц.

Публикуется при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-62069).



Редакционная коллегия:

Академик *Л.П. Татарин* (главный редактор),
член-корр. *Э.И. Воробьева* (зам. главного редактора)
доктор биол. наук *Е.Н. Курочкин*

Ответственный редактор тома:

доктор биол. наук *Л.И. Новицкая*

Зам. ответственного редактора тома:

кандидат биол. наук *О.Б. Афанасьева*

ББК 26.323

И 86

ISBN 5-89118-368-7

© Авторский коллектив, 2004

© Российская академия наук, 2004

© ГЕОС, 2004

**Учреждения, принимавшие участие
в составлении тома:**

Палеонтологический институт Российской академии наук (Москва)

**Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук
(Москва)**

Институт геологии и географии (Литва, Вильнюс)

Институт геологии Таллинского технического университета (Эстония, Таллин)

Введение

Том "Бесчелюстные и древние рыбы" справочника "Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран" содержит краткий анализ известной к настоящему времени информации о древнейших бесчелюстных позвоночных, кистеперых и двоякодышащих рыбах. Почти 40 лет отделяют его от тома "Бесчелюстные, рыбы", изданного в 1964 г. в составе "Основ палеонтологии". За эти годы существенно продвинулись вперед и в некоторых отношениях радикально изменились представления о морфологии, эволюции, филогенетических связях, систематическом составе многих, в том числе "классических", групп. В современной филогенетике широко обсуждаются проблемы, ранее не ставившиеся в палеоихтиологии. Всё это естественным образом связано со многими обстоятельствами, в том числе с открытием в различных странах мира (России, Китае, Австралии, Канаде, Боливии и др.) новых таксонов и фаун, с использованием новых подходов к исследованию как открываемых, так и известных материалов, и с радикальным, в сущности революционным, обновлением технической базы научных исследований.

Принципиально новым в томе "Бесчелюстные и древние рыбы", сравнительно с предшествующим изданием "Основ палеонтологии", является введение в общую морфологическую характеристику одной из наиболее крупных групп бесчелюстных (гетеростраков) анализа их внутреннего строения – обонятельного аппарата, головного мозга, краниальных нервов, висцеральной системы. Эти данные, так же как и результаты определения типа онтогенеза, впервые полученные на основе изучения внутренней морфологии дефинитивных гетеростраков (лаборатория рыб и бесчелюстных ПИН РАН), имеют фундаментальное значение для исследования главных направлений филогенеза первичноводных позвоночных в палеозое. Интерпретируются внутреннее строение и тип онтогенеза у телодонтов (бесчелюстные). Обоснованы родственные связи телодонтов с гетеростраками и челюстноротыми позвоночными (раздел "Heterostraci"). Морфологическая характеристика экзоскелета остеостраков, исследованного в сканирующем электронном микроскопе, дополнена данными о тонких структурах. На основе использования комплекса признаков, отражающих особенности макро- и микростроения наружного скелета, уточнены филогенетические связи внутри этой группы бесчелюстных. В значительной мере пересмотрены представления о филогенезе кистеперых рыб. Представления о строении и филогенезе ископаемых дипной получили свое дальнейшее развитие в связи с появлением материалов о ювенильных стадиях онтогенеза па-

леозойских форм. Последнее позволило впервые реконструировать зубную систему малька девонской дипной. Существенные изменения и дополнения внесены в систематическую часть каждой из групп, рассматриваемых в этой книге.

Том "Бесчелюстные и древние рыбы" содержит следующие разделы по бесчелюстным (Agnatha): телодонтам (Thelodonti) – авторы В.Н. Каратаютеева, Талимаа (Институт геологии и географии, Вильнюс, Литва) и Т.И. Мярсс (Институт геологии Таллинского технического университета, Таллин, Эстония), гетеростракам (Heterostraci) – автор Л.И. Новицкая (Палеонтологический институт РАН, Москва, Россия), остеостракам (Osteostraci) – автор О.Б. Афанасьева (Палеонтологический институт РАН); по рыбам: кистеперым (Crossopterygii) – автор Э.И. Воробьева (Институт проблем эволюции и экологии РАН, Москва, Россия), двоякодышащим (Dipnoi) – автор Н.И. Крупина (Палеонтологический институт РАН). Исследования названных групп основаны, главным образом, на материалах, сосредоточенных в Палеонтологическом институте РАН. Исключения составляют две группы – телодонты, материалы по которым хранятся в геологических институтах Литвы и Эстонии, а также псаммостеиды (гетеростраки), значительная часть которых находится в Эстонии. Ревизии систематического состава перечисленных выше групп бесчелюстных и рыб основаны на результатах собственных исследований авторов тома, учитывавших также публикации, известные к моменту его сдачи в печать. Наиболее поздние цитированные литературные источники датируются 2001–2002 гг.

Несколько неожиданное, с первого взгляда, включение бесчелюстных, кистеперых и дипной в один том становится более ясным, если иметь в виду совершенно особое значение этих групп в эволюции позвоночных. В этом аспекте роль бесчелюстных состоит в том, что их некоторые группы (гетеростраки, телодонты) дают представление о внутреннем строении, обеспечившем возможность формирования принципиально нового, продвинутого уровня организации позвоночных (Gnathostomata). Преобразование недифференцированных передних жаберных дуг бесчелюстных в челюсти сопровождалось в филогенезе комплексом сопутствующих прогрессивных перестроек в висцеральной системе, в скелето-мышечной системе органов движения и др., что позволило челюстноротым позвоночным в целом не только выжить, но и успешно освоить, помимо водной, другие среды обитания.

Еще сравнительно недавно проблема происхождения челюстноротых позвоночных практически не

исследовалась. Показателем состояния, в котором она находилась, может быть фраза из ставшего настольной книгой палеоихтиологов тома "Бесчелюстные, рыбы", опубликованного под редакцией Д.В. Обручева в справочнике "Основы палеонтологии". О происхождении челюстноротых (рыб) там говорится следующее: "Ведут ли они свое начало от бесчелюстных, и от какой их группы, пока неясно" [Обручев, 1964, с. 25]. То есть, сама возможность происхождения челюстноротых от бесчелюстных ставилась под сомнение, и эта точка зрения разделялась многими ведущими палеонтологами. Появление крайне схематичной реконструкции раздвинутых парных носовых мешков у гетеростраков [Tarlo, 1964] не вызвало сколько-нибудь заметного интереса у филогенетиков. Проблема происхождения гнатостом стала привлекать внимание исследователей многих стран только после опубликования детальных реконструкций внутреннего строения гетеростраков и сравнения этих реконструкций со строением современных акул и миксин [Новицкая, 1974, 1983; Novitskaya, 1975, 1981]. Оказалось, что внутренняя организация гетеростраков принципиально сходна с таковой челюстноротых (акул). Полученные результаты, а также сделанные на этой основе выводы о типе онтогенеза, являются фундаментальными доказательствами принадлежности гетеростраков и близких к ним телодонтов к направлению развития позвоночных, давшему челюстноротых (раздел "Heterostraci" этого тома).

Другим чрезвычайно значимым событием в эволюции позвоночных, резко расширившим возможность их экспансии, является выход на сушу. Освоение совершенно новых для первичноводных животных экологических условий сопровождалось радикальными морфологическими перестройками, особенно яркими в опорно-двигательной и дыхательной системах. В процессе длительной дискуссии о возможных предках тетрапод была показана существенная роль процессов ювенилизации (педоморфоза) в формировании мозаики примитивных и специфических тетраподных признаков в эволюции кистеперых (Rhipidistia). Выявлены основные преобразования в морфологии (черепе, скелете грудного пояса и плавников, позвоночнике) у палеозойских рипидистий, связанные с формированием особенностей организации тетраподного типа. Результаты современных исследований дают основания считать тетрапод потомками Rhipidistia, допуская вместе с тем, что выход на сушу совершился в обеих названных группах позвоночных (раздел "Crossopterygii" данного тома).

В структурной организации тома "Бесчелюстные и древние рыбы" авторы придерживались следующей схемы. Разделы по *Thelodonti*, *Heterostraci*, *Osteostraci*, *Crossopterygii*, *Dipnoi* открываются главами о морфологии каждой из групп, филогенетических связях, принципах систематики и проблемах, решение которых в значительной мере зависит от изученности соответствующей группы. В систе-

ме бесчелюстных и рыб, принятой в этом томе, названия "Agnatha" и "Gnathostomata" даны без указания их таксономических рангов. Это вызвано тем, что, в сущности, и *Agnatha*, и *Gnathostomata* представляют не таксоны в их традиционном понимании, а этапы эволюции позвоночных в целом. Следует отметить, что отказ от применения таксономических рангов к *Agnatha* и *Gnathostomata* имеет место в некоторых крупных работах, в том числе справочниках, опубликованных в последние десятилетия [Stensiö, 1964: "Traité de Paléontologie"; Jarvik, 1980: "Basic Structure and Evolution of Vertebrates"; и др.]. В томе даны краткие характеристики "Agnatha" и "Gnathostomata". В характеристику гнатостом нами включены те признаки, по которым они могут быть сопоставлены с агнатами. В известных публикациях *Agnatha* иногда разделяются на *Diplorhina* и *Monorhina*, которые рассматриваются в ранге классов, объединяющих, главным образом, палеозойских бесчелюстных [Обручев, 1964: "Основы палеонтологии"; Halstead, 1973a]. Мы используем такую же таксономическую схему, исходя из ее удобства для практического построения системы. Вместе с тем следует подчеркнуть, что основные признаки диплорин и монорин (во внутренней организации и типе онтогенеза) свойственны не только вымершим палеозойским группам. Сохраняя определенную стабильность на протяжении сотен миллионов лет, эти признаки являются показателем принадлежности к одному из главных направлений в дивергентной эволюции позвоночных (см. раздел "Heterostraci"). В относящемся к челюстноротым надклассе "Pisces" указаны крупнейшие группы ("классы") полностью вымерших рыб, а также существующих ныне. К числу последних относятся *Crossopterygii* и *Dipnoi*, рассматриваемые в качестве подклассов класса *Sarcopterygii*.

В систематическую часть тома, впервые для палеонтологического справочного издания, основанного главным образом на российских материалах, включены таксоны видового ранга, для которых даны рубрики, предусмотренные Международным кодексом зоологической номенклатуры.

Значительный текстовый объем тома, содержащего в общей сложности характеристики более 330 видов, вынудил авторов сократить число иллюстраций. В тех случаях, когда достаточно хорошо выполненные изображения видов помещены в предшествующих публикациях, в томе даются ссылки на них. Например, это сделано в разделе о псаммостеидах (*Heterostraci*), хранящихся, в основном, в Таллине. Фотоматериалы по этой группе опубликованы в монографии Д.В. Обручева и Э.Ю. Марк-Курик [1965], включающей 94 фототаблицы. Объяснения буквенных обозначений на рисунках даны списком в конце разделов (*Thelodonti*, *Osteostraci*, *Crossopterygii*) или, в разделах, включающих рисунки с большой буквенной нагрузкой (*Heterostraci*, *Dipnoi*), непосредственно в подрисуночных подписях. Списки сокращений и аббревиа-

тур организаций, упоминающихся в тексте, даны в конце тома.

Книга рассчитана на широкий круг читателей – как специалистов – биологов, занимающихся конкретными древними группами или проблемами эволюции, так и студентов, а также всех лиц, интересующихся палеонтологией.

Финансирование работ по подготовке тома осуществлялось из бюджета, фонда Др. Х. Раусинга и грантов РФФИ № 00-47-49607, № 02-04-49292, № 00-15-97761, № 03-04-62069, НШ-1808.2003.4. Авторы благодарны директору Палеонтологического института РАН члену-корреспонденту РАН, профессору А.Ю. Розанову и доктору Х. Раусингу за поддержку работ по созданию этой палеоихтиологической сводки. Мы глубоко признательны членам редсовета ПИН РАН – заслуженному деятелю науки РФ, профессору Л.А. Невесской, доктору

биологических наук А.А. Шевыреву, кандидату геолого-минералогических наук А.В. Лопатину за ценные замечания, сделанные по тексту рукописи в процессе ее подготовки к печати. Мы также признательны профессору А.К. Агаджаняну и доктору биологических наук М.Ф. Ивахненко, принявшим участие в обсуждении некоторых разделов рукописи, и всем лицам, способствовавшим завершению работы над томом. Отдельной благодарностью следует отметить Г.В. Захаренко за большую техническую помощь в подготовке и оформлении тома, а также С.И. Политову за выполнение работ по ксерокопированию иллюстраций. Авторы тома глубоко признательны М.К. Емельяновой за подготовку компьютерной версии фототаблиц и Г.С. Раутиан за помощь с английским переводом.

Л.И. Новицкая

Agnatha. Бесчелюстные

Краткая характеристика (Л.И. Новицкая)

Древнейшие, известные из геологической летописи, первичноводные позвоночные животные. Передние висцеральные дуги не преобразованы в челюсти. Жаберные дуги не дифференцированы, сливаются с эндокранием, расположены снаружи по отношению к жаберным мешкам, имеющим смешанное экто-энтодермальное происхождение. Дыхание осуществляется с помощью жаберных мешков. Эндокраний и жаберный скелет образованы хрящом, в эндокрании могут присутствовать перихондральные окостенения. Во внутреннем ухе известны два вертикальных полукружных канала. Носовые мешки парные или имелся один внешне непарный носовой мешок. Ольфакторные стебельки развиты или отсутствуют. Общий назогипофизный ход отсутствует или присутствует. Общее наружное назогипофизное отверстие отсутствует или имеется. Обонятельный орган не связан с гипофизом (*Diplorhina*) или связан (*Monorhina*). Структурный план головы формировался онтогенезом тако-

го типа как у примитивных челюстноротых позвоночных (акул), или онтогенезом такого типа как у круглоротых (миног). Экзоскелет или в виде чешуй, или головуловищный отдел покрыт пластинками различной величины. Крупные пластинки наружного скелета обычно образуют панцирь, защищавший прекаудальную часть тела. Экзоскелет состоял из дентина и аспидина (древней скелетообразующей ткани, первично не имевшей костных клеток) или из дентина и костной ткани, содержащей остециты. Парные плавники отсутствуют или имеются только грудные. Хвостовые плавники разнообразной формы. Жизненный цикл полностью связан с водой. В основном придонные животные.

В целом, не обладая челюстями и имея весьма несовершенные адаптации к движению, бесчелюстные дают представление о строении позвоночных на прегнатостомном эволюционном уровне. Кембрий – девон. Классы: *Diplorhina*, *Monorhina*.

Класс *Diplorhina*. Парноноздревые

Краткая характеристика (Л.И. Новицкая)

Носовые мешки парные, не связаны с гипофизом. Ноздри парные. Имелись первичные ольфакторные стебельки. Общий назогипофизный ход и наружное назогипофизное отверстие отсутствуют. Структурный план головы формировался по схеме онтогенеза, сходной, в главных чертах, со схемой онтогенеза у челюстноротых позвоночных (акул: *Elasmobranchii*). Экзоскелет представлен только чешуями (*Thelodonti*) или различным числом пла-

стинок, образующих панцирь, и чешуями (*Heterostraci*). Экзоскелет состоял из дентина и аспидина. В эндоскелете отсутствуют перихондральные окостенения. Кембрий – верхний девон. Подклассы: *Thelodonti* и *Heterostraci*. Под вопросом остаются некоторые менее изученные группы (*Galeaspida?*). Признаки палеозойских диплорин сохраняются у ископаемых и современных челюстноротых позвоночных.

Подкласс *Thelodonti*. Телодонты

В. Каратаюте-Талимаа, Т. Мярсс

Морфология

Краткая общая характеристика. Телодонты представляют бесчелюстных позвоночных, размеры которых колеблются от очень небольших (длиной до 5 см) до средних (до 20 см) и относительно крупных (до 40 см и более). Тело дорсовентрально уплощено в его головуловизионной части (*Turinia*) (рис. 1) или приблизительно веретеновидное (*Phlebolepis*), было покрыто мелкими чешуями разной конфигурации и величины. Время существования средний(?) – верхний ордовик – верхний девон.

До настоящего времени во всем мире известны следующие таксоны телодонтов, представленные более или менее целыми чешуйными покровами.

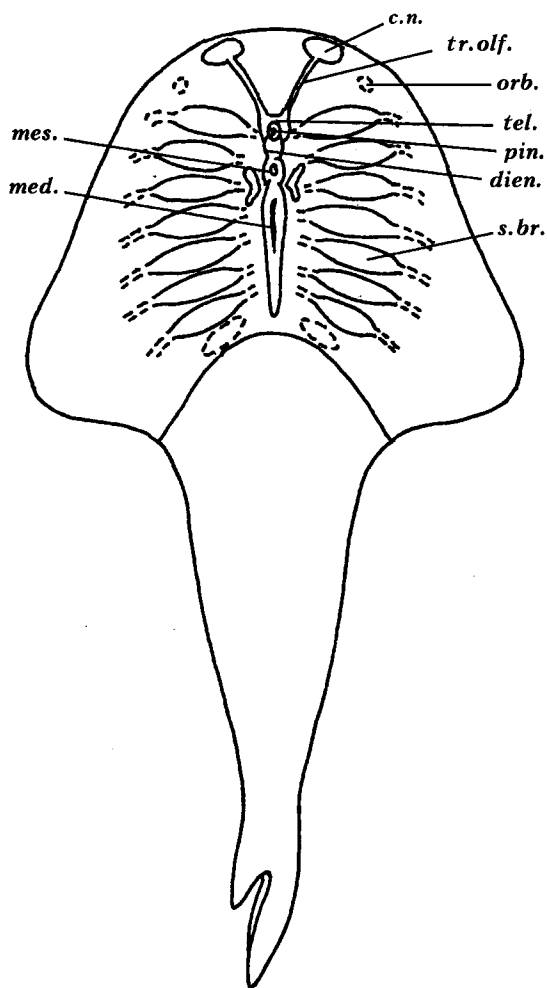


Рис. 1. *Turinia pagei* (Powrie). Обобщенная реконструкция общей формы и мягких органов цефалоторакса [Novitskaya, Turner, 1998, fig. 2A].

Из нижнего силура Шотландии описаны пять видов, принадлежащих трем родам: *Loganellia scotica* (Traquair), *Lanarkia horrida* Traquair, *L. spinulosa* Traquair, *L. lanceolata* Märss и *Shielia taiti* (Stetson). В нижнем девоне Шотландии найден один экземпляр *Turinia pagei* (Powrie), а в нижнем девоне Англии – второй экземпляр этого вида, а также отпечаток *Nikolivia milesi* Turner.

Целые экземпляры *Phlebolepis elegans* Pander, наиболее многочисленные среди всех найденных до сих пор телодонтов, обнаружены в верхнем силуре Эстонии (сборы А. Луха 1929 г. из местонахождения Химмисте-Куйгу). Линза, содержащая целые экземпляры, полностью разработана.

Наружные скелеты (экзоскелеты) весьма своеобразных телодонтов найдены в отложениях верхнего силура и нижнего девона Северо-Западной территории Канады. По этим материалам описаны шесть видов, относящихся к пяти родам: *Furcacauda heintzae* (Dineley et Loeffler), *F. fredholmae* Wilson et Caldwell, *Sphenonectris turnerae* Wilson et Caldwell, *Pezopallichthys ritchiei* Wilson et Caldwell, *Drepanolepis maerssae* Wilson et Caldwell и *Cometicercus talimaae* Wilson et Caldwell. Большой фрагмент (300 x 250 мм) относительно крупного вида *Thelodus macintoshi* Stetson найден в отложениях Нью-Брансвика Канады. При его описании было высказано мнение [Turner, 1986a] о его принадлежности *Thelodus parvidens* Agassiz, а возраст определен как поздний силур (на основании находок чешуй *Paralogania ludlowiensis* (Gross) и др.). С такой интерпретацией можно вполне согласиться. Одиннадцать новых видов, относящихся к разным родам и семействам телодонтов, представленных целыми чешуйными покровами или чаще большими их фрагментами, найдены в нижнем силуре островов Бейлли-Гамильтон и Корнуоллис Канадской Арктики.

Один чешуйный покров телодонта из нижнего силура Рингерике (Норвегия), найденный И. Киером в 1924 г., до сих пор не описан. Согласно А. Ричи [Ritchie (устное сообщение)], эта форма может быть сравнима с *Shielia taiti* (Stetson) из Шотландии.

Раннеордовикские и силурийские формы телодонтов обитали в мелководных морских бассейнах, в их прибрежной и более глубокой склоновой частях [Мярсс, Эйнасто, 1978]. Раннедевонские формы также следует считать обитателями морского мелководья, но некоторые из них, например, представители рода *Turinia*, достигавшие более внушительных размеров, вполне возможно могли заплывать и в устьевые части рек.

Мелкие формы телодонтов с веретеновидным телом длиной 5–10 см скорее всего жили группами

особей, небольшими косяками. Пример такого совместного обитания – местонахождение Химмисте в Эстонии (лудлов, S₂), где целые экзоскелеты *Phlebolepis elegans* Pander одинакового размера захоронены на поверхности слоя (около 100 особей на площади 1 м²).

Более крупные представители (*Loganellia*), длина тела которых достигала 20 см, обычно с более широкой передней частью, сплюсненной дорсовентрально, и сжатой с боков задней частью тела, могли обитать у дна и в придонной части морских бассейнов.

Можно предположить, что телодонты питались фито- и зоопланктоном, а также мелкими мягкотелыми беспозвоночными, обитавшими в иле.

В зависимости от положения на теле, выделяют ростральные, цефало-пекторальные, постпекторальные, прекаудальные и пиннальные чешуи [Мярсс, 1986]. Обычно при описании дискретных чешуй и составлении морфологических наборов используются термины "головные", "переходные" и "туловищные" чешуи. В рото-глотке телодонтов помещались очень мелкие дентикли (измененные чешуи), которые на внутренних дугообразных структурах бранхиального аппарата соединялись на общей базальной пластинке. Всего могло быть 7(?), 8–9 бранхиальных отверстий, между которыми находились дугообразные структуры с дентиклями. Бранхиальные отверстия располагались вентрально в ряд, близко к пекторальным плавникам. У фуркакаудид (*Furcasaudiformes*) они помещались латерально (на боковых сторонах тела), за глазами – косыми рядами. Рот – терминальный, поперечный. Глаза размещались в передне-боковых углах головы. Система боковых чувствительных каналов установлена у *Phlebolepis elegans*. Каналы образуют в основном продольные и поперечные линии, сопоставимы с сенсорными каналами гетеростраков [Мярсс, 1979], а также с каналами архаичных челюстноротых [Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986]. Чешуи с порами каналов известны у *Turinia*, *Helenolepis*, *Loganellia*, *Boothialepis* и *Sphenonectris*.

Экзоскелет. Морфология чешуй. Чешуи телодонтов состоят из кроны, основания и разделяющей их шейки, иногда имеющей вид борозды (*Loganellia* и др.), пульпарного углубления или пульпарной полости, а также пульпарного канала, не развитого в чешуях некоторых родов.

Формирование чешуй начиналось с заложения в коже, на границе эктодермы и мезодермы, вокруг сосудистой петли, поверхностного тонкого дентинового слоя кроны и частично стенок шейки. В зависимости от положения на теле закладывалась крона определенной величины и формы со всеми присущими ей элементами скульптуры.

Чешуя телодонта – пример нерастущего монодонтодиума с базальным отверстием, через которое сосудистая петля входила в полость чешуи и выходила. У простейших монодонтодиумов эласмобранхий (род *Elegestolepis*) развиты два отверстия – базальное и шейное.

При дальнейшем формировании нерастущей чешуи телодонта внешний вид и размеры кроны не менялись, а утолщение стенок кроны происходило центростремительно за счет заполнения пульпарной полости или пульпарного канала.

Для чешуй из области головы характерна круглая или овальная более высокая крона, часто зазубренная или расчлененная по краям глубокими выемками. У родов *Thelodus*, *Turinia*, *Nikolivia* и *Amaltheolepis* крона нередко конусовидная или шиповидная. Форма головных чешуй обеспечивала мозаичное соединение крон между собой – меньшую подвижность и более прочную защиту области головы.

Крона переходных чешуй чаще всего удлинено-овальная или ромбовидная, с гладкими, слегка или сильно зазубренными краями в форме "дубового листа". У большого числа родов она имеет две глубокие выемки в передней части. Обычно у переходных чешуй уже развит задний отдел кроны, выступающий за пределы основания.

Крона туловищных чешуй более низкая, удлиненная, ромбовидная или овальная, иногда листовидная (роды *Apalolepis*, *Skamolepis*), с вытянутой назад задней частью, налегавшей на позади расположенные чешуи. Поверхность кроны обычно подразделена на центральный и боковые отделы. Задний конец заостренный-одновершинный или состоит из нескольких, реже многих (род *Valiukia*) вершин, выступающих за пределы основания. На нижней поверхности заднего отдела кроны могут быть развиты продольные гребешки и борозды.

Для чешуй отряда *Thelodontiformes* характерна отчетливая, иногда высокая шейка. На чешуях *Phlebolepidiformes* шейка обычно выделяется только как более или менее отчетливая борозда. На заднебоковых стенках шейки могут быть развиты вертикальные ребрышки (род *Thelodus*).

Развитые на кронах туловищных и части переходных чешуй продольные ребра и борозды выполняли гидродинамические функции. Форма чешуй обеспечивала подвижное соединение элементов чешуйного покрова позади головы.

Основание молодых чешуй еще не развито. У чешуй представителей отряда *Thelodontiformes* основание нарастало одновременно на всем валике шейки, и только у части туловищных чешуй более интенсивный рост происходил в передней части. Основание полностью сформировавшихся чешуй большинства родов – выпуклое и высокое, иногда с утолщениями или шпоровидным отростком в передней части. У головных и переходных чешуй могут быть развиты сосковидные вертикальные утолщения. У чешуй рода *Apalolepis* основание кольцевидное, низкое.

У чешуй представителей *Phlebolepidiformes* и части *Loganelliiformes* базальный слой выстилает не только окружающий пульпарное углубление валик, но и всю поверхность углубления. Основание чешуй может быть низким, плоским или слегка выпуклым (роды *Katoporodus*, *Phlebolepis*, *Helenolepis*

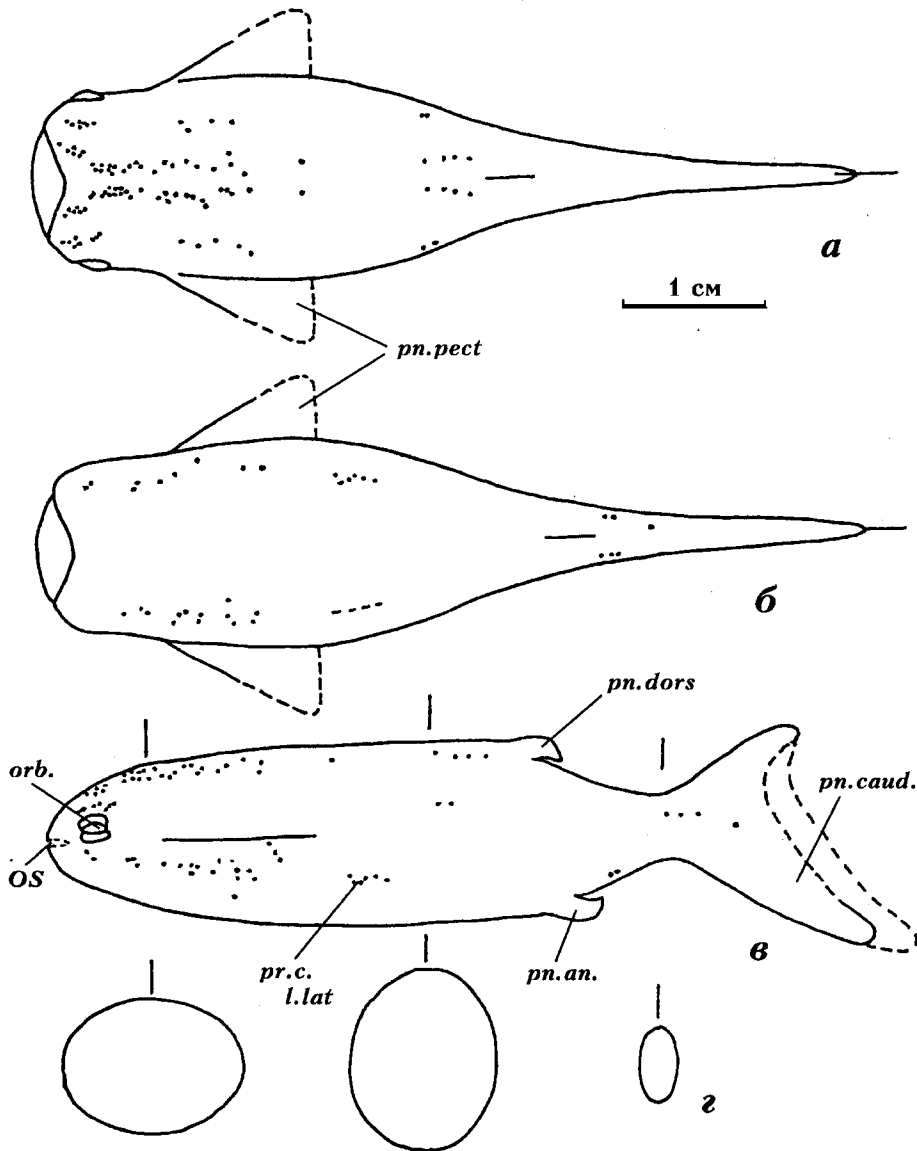


Рис. 2. *Phlebolepis elegans* Pander. Реконструкция общей формы и системы боковой линии: а – дорсальная сторона; б – вентральная сторона; в – вид сбоку; г – поперечные разрезы тела [Мярсс, 1979, рис. 2]

(*H. multicosata* Karatajūtė-Talimaa), более выпуклым, с утолщенной передней частью (например, роды *Goniporus*, *Loganellia*, *Helenolepis*), сильно выпуклым, с вертикальным выступом в передней части чешуи (*Loganellia? kadvoiensis* Karatajūtė-Talimaa, *Helenolepis obruchevi* Karatajūtė-Talimaa, *H. navicularis* Karatajūtė-Talimaa) или со шпоровидным отростком (*Shielia*). У туловищных чешуй рода *Sandivia* утолщение, или вертикальный выступ, может быть развито на месте задней стенки основания.

Пульпарное отверстие, ведущее у телодонтиформных чешуй в пульпарную полость, расположено в центре основания или смещено назад. При формировании основания оно постепенно зарастало и могло полностью закрыться (роды *Thelodus*, *Turinia*).

Для флеболепидоформных чешуй и части шиеллиформных чешуй (роды *Katorodus*, *Goniporus*, *Shielia*, *Valiukia*, *Helenolepis*) характерно пульпарное углубление, в котором у туловищных чешуй развиты продольные борозды (центральная и 1–2 пары боковых), где размещены отверстия дентиновых каналов. Если крона чешуй монолитная, эти отверстия располагаются равномерно.

В задней части кроны обычно развит относительно короткий пульпарный канал – один (роды *Shielia*, *Paralogania*, часть видов *Loganellia*, *Phlebolepis*, *Helenolepis*) или несколько, в зависимости от числа задних участков или шпоровидных отростков кроны (роды *Katorodus*, *Goniporus*, *Valiukia*, *Shielia*).

У так называемых "аханолепидных" телодонтов (роды *Sandivia*, *Angaralepis*, *Stroinolepis*, частично

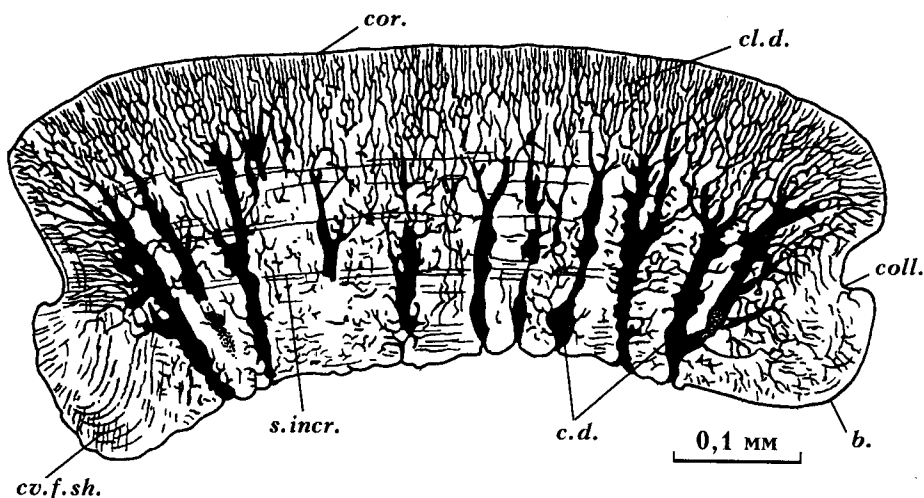


Рис. 3. *Katoporodus timanicus* (Karatajūtė-Talimaa), вертикальный поперечный срез туловищной чешуи [Каратайте-Талимаа, 1978, рис. 5, фиг. 2]. Обн. 28, р. Великая, Северный Тиман, Россия; пржидол, верхний силур

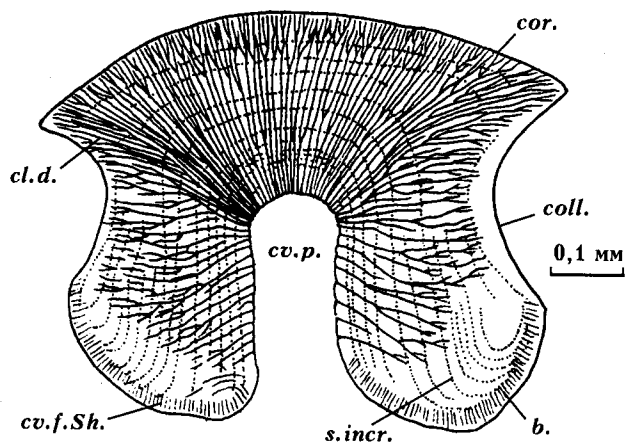


Рис. 4. *Thelodus parvidens* Agassiz, вертикальный поперечный срез туловищной чешуи [Gross, 1967, Abb. 1 П]

Loganellia) пульпарный канал отсутствует. На его месте расположены более толстые удлиненные дентиновые каналы.

Сейсмочувствительные каналы у телодонтов, по-видимому, помещались в коже под чешуйным покровом. Наружу они открывались рядами пор (рис. 2). Поры пронизывали чешуи (*Phlebolepis*, *Helenolepis*) или помещались между ними (*Turinia polita* Karatajūtė-Talimaa, *Loganellia*, *Boothialepis*).

Гистологические типы чешуй. Изучая внутреннее строение дискретных чешуй телодонтов, В. Гросс [Gross, 1967] выделил два основных гистологических типа, которые легли в основу его "Schuppersystem" – тип "*Katoporus*" и тип "*Thelodus*" (= *Katoporodus*) (рис. 3, 4).

С учетом результатов последующих исследований [Ørvig, 1968; Каратайте-Талимаа, 1978; Vieth, 1980; Мярсс, 1986; Каратайте-Талимаа, 1997, 1998;

Märss, Ritchie, 1998; Turner, 1991 и др.] целесообразно выделить еще несколько гистологических типов чешуй.

Тип *Sandivia* (рис. 5) – корона чешуй всех морфологических разновидностей образована тонкоканальным дентином. Дентиновые каналы ветвятся на нескольких уровнях, местами образуя небольшие лакунообразные расширения. Пульпарный канал у туловищных чешуй не развит.

С. Тернер [Turner, 1991] выделила "аханолепидный" ("achanolepid type") гистологический тип чешуй на основе внутреннего строения туловищных чешуй *Loganellia sibirica* Karatajūtė-Talimaa, для которого характерен "irregular dentine". Разделение рода *Loganellia* на группу видов без пульпарного канала у туловищных чешуй (род "*Achanolepis*") и группу видов, у которых в туловищных чешуях развит более или менее отчетливый пульпарный канал (собственно род *Loganellia*), возможно, преждевременно – необходимо более подробное изучение новых коллекций из нижнего силура Сибирской платформы, Тувы и С.-З. Монголии. Поскольку выделение таксона "*Achanolepis*" не обосновано, мы выделяем гистологический тип *Sandivia*, к которому относятся роды *Sandivia*, *Stroinolepis*, *Angaralepis* и часть видов рода *Loganellia* (*L. sibirica*, *L. asiatica*, *L. tuvaensis*) (рис. 6).

Тип *Loganellia* [= *Thelodus scoticus* Traquair: Ørvig, 1968]. В короне чешуй развит тонкоканальный дентин со спутанными дентиновыми каналцами. У туловищных чешуй развит пульпарный канал (рис. 7).

Тип *Shiella* (рис. 8) – дентиновые каналы узкие, изогнутые, ветвистые. Развит один медиальный пульпарный канал и от одной до восьми пар боковых пульпарных каналов в зависимости от числа боковых вершин или заднебоковых шипиков короны.

Тип *Helenolepis* [*H. navicularis* Karatajūtė-Talimaa, 1978] (рис. 9). В короне толстые дентиновые каналы открываются в особую "вторичную" пуль-

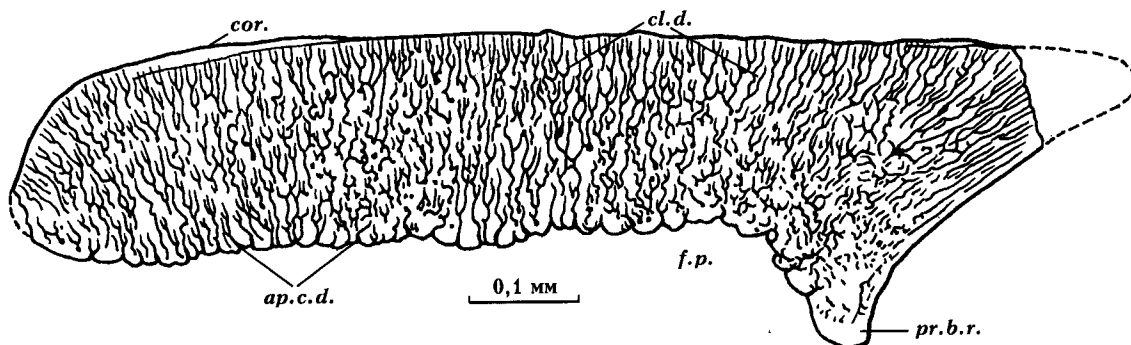


Рис. 5. *Sandivia melnikovi* Karatajūtė-Talimaa, вертикальный продольный срез туловищной чешуи, шлиф № 1224; Тимано-Печорский регион, Россия; скв. 1-В. Косью, глуб. 2813,5–2820 м, мукерская свита, верхний ордовик

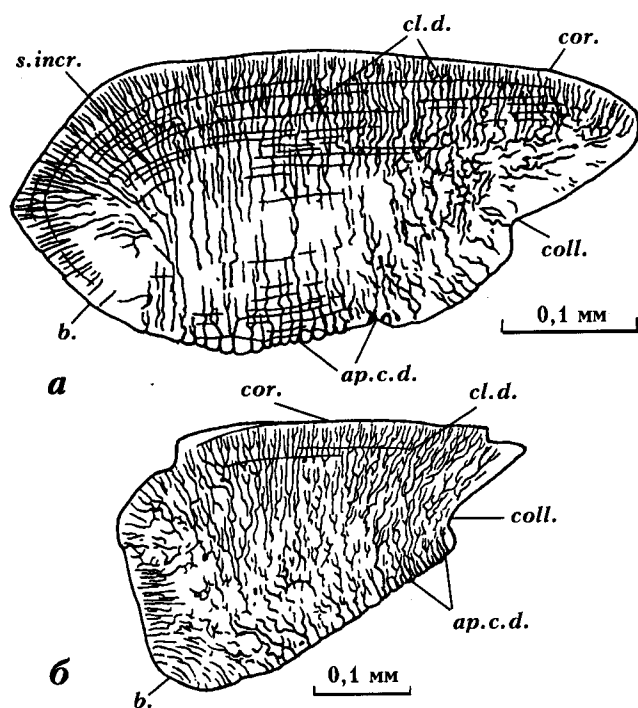


Рис. 6.

a – *Loganelia sibirica* (Karatajūtė-Talimaa), вертикальный продольный срез туловищной чешуи [Каратаюте-Талимаа, 1978, рис. 18, фиг. 12]. Обн. 2, р. Н. Чунку, Сибирь, Россия; верхний лландовери, нижний силур.

б – *Loganelia asiatica* (Karatajūtė-Talimaa) [Каратаюте-Талимаа, 1978, рис. 6, фиг. 7а]. Обр. 224-2, р. Элегест, Тува, Россия; карасугские слои, пржидол, верхний силур

парную полость. У чешуй более поздних стадий развития появляется пульпарное отверстие.

Тип *Turinia* [Gross, 1967; Каратаюте-Талимаа, 1978] (рис. 10). Крона состоит из дентина, напоминающего ортодентин. Проксимальные части дентиновых канальцев сильно расширены и образуют "пазухи". Очертания пульпарной полости очень сложные.

Тип *Apalolepis* [Каратаюте-Талимаа, 1978] (рис. 11). В плоской и широкой кроне развита пульпарная полость и пульпарные каналы, один или несколько. Проксимальные части дентиновых канальцев расширенные.

Тип *Canonia* [Vieth, 1980] (рис. 12). Для дентина, из которого состоит крона чешуй, характерны вертикальные дентиновые каналы, соединенные короткими поперечными перемычками, иногда с лакунообразными расширениями.

Внутреннее строение. Внутреннее строение телодонтов мало изучалось до последнего времени,

что в значительной мере связано с особенностями их фоссилизации.

Реконструкции расположения внутренних органов даны по *Turinia pagei* (Powrie) [Stensiö, 1958, 1964; Novitskaya, Turner, 1998] (см. рис. 1) и *Lanarkia horrida* Traquair [Turner, Van der Bruggen, 1993]. К настоящему времени найдены следы бронхиального аппарата у всех видов *Lanarkia*, *Loganelia scotica*, *Shielia taiti*, *Turinia pagei* и у всех *Furcacaudiformes*, за исключением *Cometicercus*, у которого головная и бронхиальная части не сохранились [Powrie, 1870; Traquair, 1899a, 1905; Stetson, 1931; Ritchie, 1968; Märss, Ritchie, 1998; Wilson, Caldwell, 1993, 1998 и др.]. У изученных форм число жаберных отверстий колеблется от 7?, 8 до 9. У *Lanarkia*, *Loganelia* и *Shielia* жаберные мешки открывались вентрально рядом отдельных отверстий [Märss, Ritchie, 1998]. На основании известного материала по *Turinia pagei* пока не вполне ясно, были ли развиты отдельные бран-

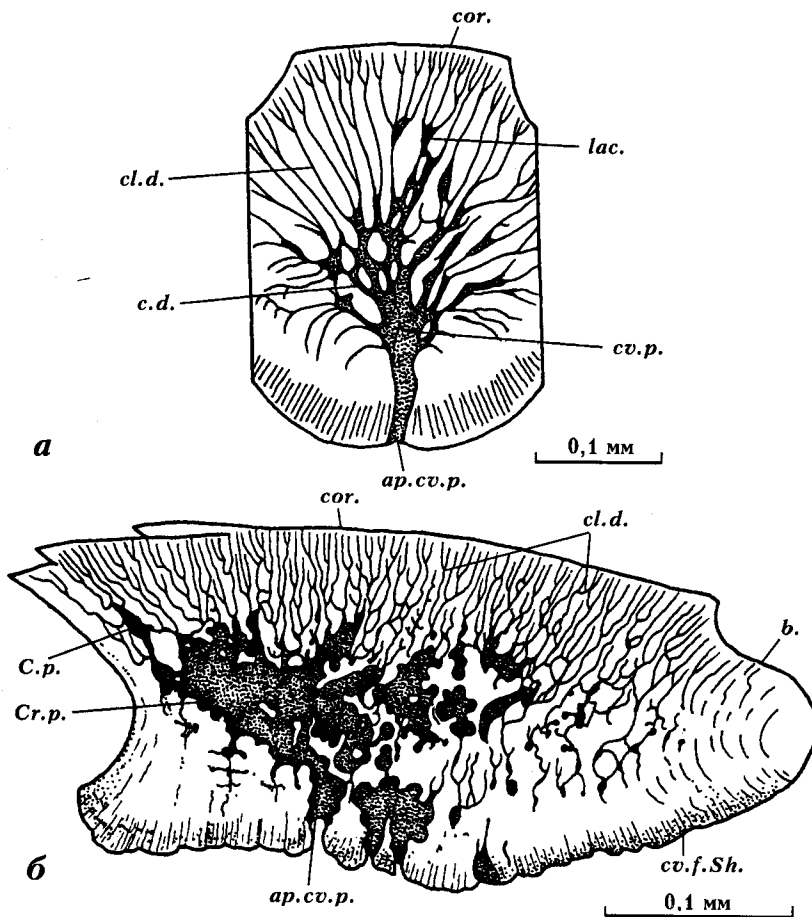


Рис. 7.
a – *Loganellia scotica* (Traquair), вертикальный поперечный срез туловищной чешуи (средняя часть) [Gross, 1967, Abb. 13F]. Лесмахагов, Логан Вотер, Шотландия; Patrick Burn Formation, Priesthill Group, верхний лландовери, нижний силур.
б – *Loganellia scotica* (Traquair), вертикальный продольный срез туловищной чешуи (передний конец справа) [Märss, Ritchie, 1998, fig. 21D]. Лесмахагов, Логан Вотер, Шотландия; Patrick Burn Formation, Priesthill Group, верхний лландовери, нижний силур

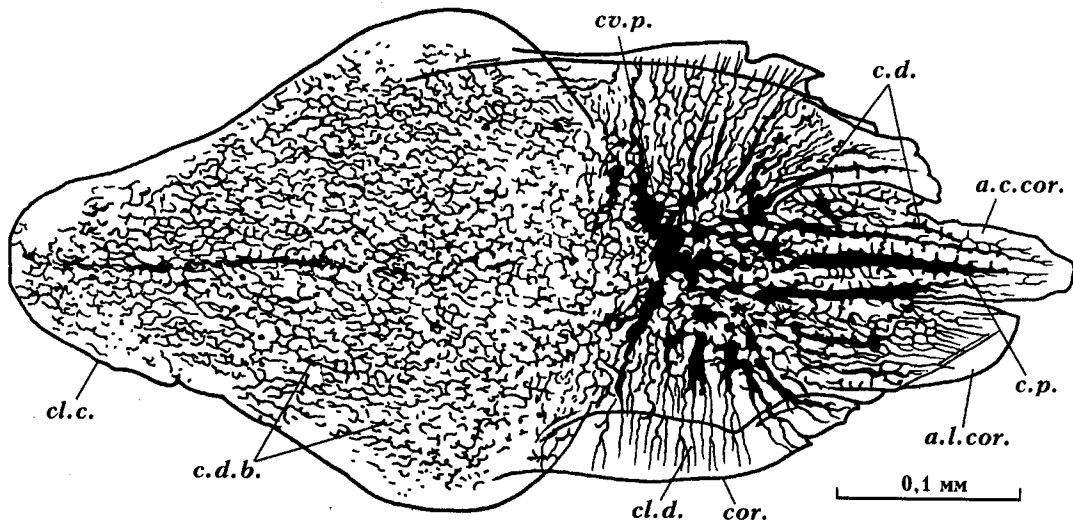


Рис. 8. *Shielia multispinata* Märss et Karatajütë-Talimaa, горизонтальный вид туловищной чешуи (снизу, в анисовом масле) [Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002, fig. 6D]. Обр. MF 157-7, р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, Северная Земля, Россия; верхняя часть самойловичской свиты, венлок, нижний силур

хиальные отверстия, или же индивидуальные каналы, отходящие от жаберных мешков, вели в общий выводной канал [Novitskaya, Turner, 1998]. Бранхиальные дуги длинные и узкие; задние короче передних (*Turinia pagei*).

На реконструкции цефало-торакса *Lanarkia horrida* Traquair показано предполагаемое расположение внутренних органов [Turner, Van der Bruggen, 1993, fig. 4, 5]: ольфакторных трактов (tracti olfactorii), парных носовых капсул, головного мозга, а

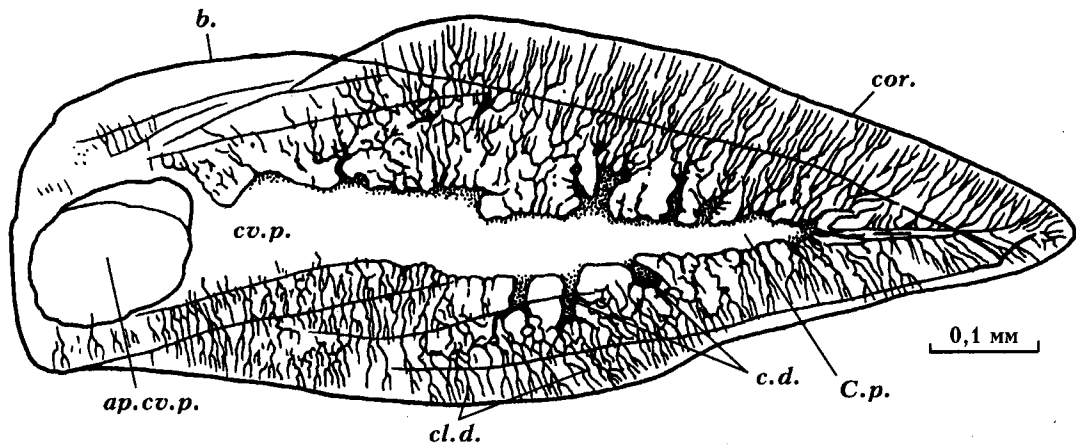


Рис. 9. *Helenolepis navicularis* Karatajūtė-Talimaa, горизонтальный вид туловищной чешуи (снизу, в анисовом масле) [Каратайте-Талимаа, 1978, рис. 17, фиг. 1]. Обр. 276-1, р. Элегест, Тува, Россия; таугангелийские слои, прждиол, верхний силур

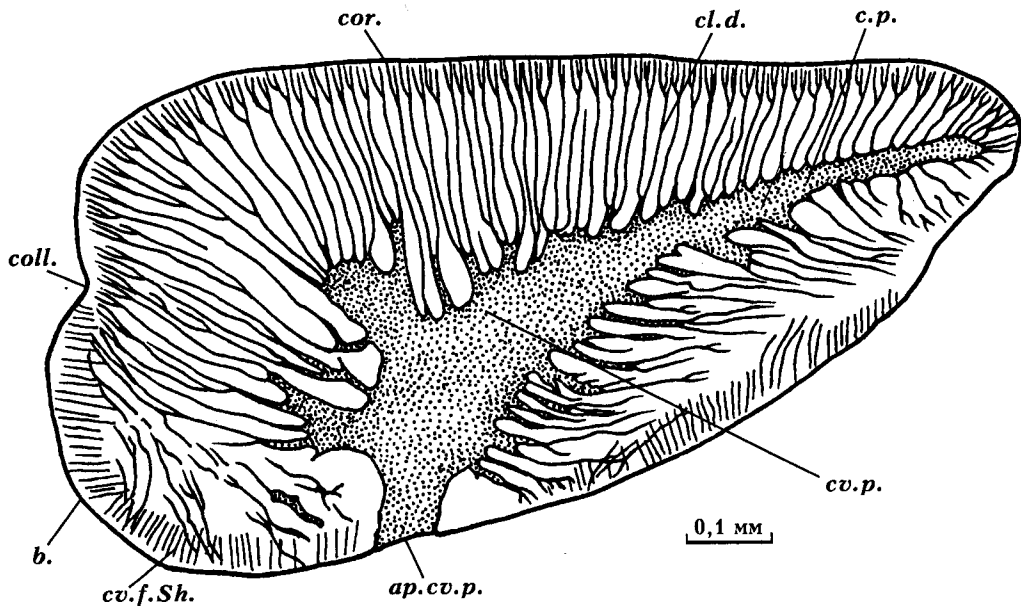


Рис. 10. *Turinia pagei* (Powrie), вертикальный продольный срез туловищной чешуи [Gross, 1967, Abb. 7C]

также бронхиального аппарата. Носовые отверстия (nostrils) не были найдены, а положение oesophagus показано у *Lanarkia*, по-видимому, слишком смещенным вперед [Turner, Van der Brugghen, 1993, fig. 5]. Новый вариант реконструкции *L. horrida*, исправленный главным образом в том, что касается расположения отделов мозга и жаберных мешков, был опубликован позже [Novitskaya, Turner, 1998, fig. 2B].

В результате изучения латексового слепка *Turinia pagei* (Powrie) [Novitskaya, Turner, 1998, fig. 2A, 3, 4] было установлено положение пинеального органа, отделов мозга (telencephalon, diencephalon, mesencephalon, myelencephalon) и tracti olfactorii, передние концы которых указывают на местоположение парных носовых капсул. Полуокружные (semicircular) каналы реконструированы в области второй-третьей

пары жаберных мешков. Присутствие отчетливых tracti olfactorii, а также парных носовых мешков, удаленных от telencephalon, сходно во внутренней организации Thelodonti, Heterostraci и архаичных Gnathostomata (Elasmobranchii) [Novitskaya, Turner, 1998]. Кроме уже названных мягких органов, у телодонтов определены следы желудка. Желудок и короткая конусовидная кишка, которая заканчивается за анальной выпуклостью, были ранее описаны у фуркакаудид [Wilson, Caldwell, 1993].

Филогенетические связи

Многими существенными морфологическими признаками телодонты сходны с гетеростраками и акулами (низшими челюстноротыми). Аргументы, положенные в основу выводов о филогенетических

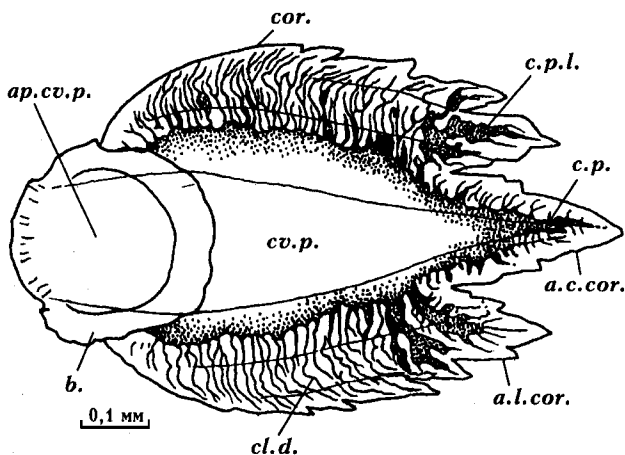


Рис. 11. *Apalolepis obruchevi* Karatajütë-Talimaa, горизонтальный вид туловищной чешуи (снизу, в анисовом масле) [Каратаюте-Талимаа, 1978, рис. 36, фиг. 6а]. Обн. Лисовцы, Подолия, Украина; чортковский горизонт, лохков, нижний девон

взаимоотношениях между этими группами, рассмотрены в разделе Л.И. Новицкой "Heterostraci. Гетеростраки", в главе "Филогенетические связи". Во избежание повторов и, исходя из того, что сравнивать морфологию этих групп удобнее, ознакомившись со строением гетеростраков, мы адресуем читателя к разделу "Heterostraci".

См. главу "Филогенетические связи" в разделе Новицкой Л.И. "Heterostraci. Гетеростраки".

Принципы и особенности систематики

Телодонты – ранние позвоночные, систематика которых разрабатывалась на экзоскелете, в том числе и на материале, представленном разрозненными чешуями. В более ранних работах [Rohon, 1893; Lehman, 1937; Gross, 1947 и др.] особые видовые названия нередко присваивались разным морфотипам чешуй, образующим чешуйный покров особей того же вида. В. Гросс первым сформулировал основные требования, которые должны быть соблюдены при описании рода и вида телодонта, представленного разрозненными чешуями [Gross, 1967]. Вид телодонта определялся им с учетом морфологического разнообразия чешуй на теле, т.е. с учетом их топографической изменчивости и онтогенетических изменений. Род и таксоны более высокого ранга выделялись на основе особенностей гистологического строения чешуй. Основные морфотипы чешуй В. Гросс выделил с учетом чешуйных покровов тех полно сохранившихся форм, которые были известны к тому времени. В. Гросс [Gross, 1967] ввел термин "Schuppensystem" ("scale species" по [Turner, 1976]), указывающий на искусственность систематики, основанной на изучении дискретных чешуй, в которой неизбежно допущались ошибки.

В дальнейшем для каждого вида телодонтов составлялись "морфологические ряды" [Каратаюте-Талимаа, 1978], или "морфологические наборы" (morphological sets; morphological series of scales; morphological scale varieties) [Karatajütë-Talimaa, 1997, 1998; Мярсс, 1986; Märss, Ritchie, 1998]. Они наиболее полно отражали морфологическое разнообразие чешуй определенного вида, обнаруженных в одной пробе или в одном конкретном слое.

Изучение чешуйных покровов целых экземпляров телодонтов [Мярсс, 1986; Märss, Ritchie, 1998] дало полное представление об изменчивости формы чешуй в зависимости от их местоположения на теле и выяснило основные закономерности, по которым следует составлять "морфологические наборы" для видов, основанных на материале дискретных чешуй.

Установлены следующие морфотипы чешуй:
 головные – оральные, ростральные, цефалопекторальные;
 переходные – цефало-пекторальные;
 туловищные – постпекторальные, прекаудальные;
 плавниковые – пиннальные;
 сенсорные – чешуи, пронизанные порами чувствительных каналов;
 специальные – орбитальные, бранхиальные, буко-фарингеальные.

При описании нового вида В. Гросс [Gross, 1967] рекомендовал использовать в качестве голотипа туловищные чешуи, в строении которых лучше всего выражены характерные морфологические признаки.

На основе перечисленных морфологических и гистологических особенностей чешуй и чешуйных покровов телодонтов, рассматриваемых в данной работе, предлагается их система, изложенная в разделе "Систематическая часть".

Проблемы, решение которых связано с изучением *Thelodonti*

Чешуи, принадлежащие несомненно телодонтам, найдены в среднем-верхнем ордовике Тимано-Печорского региона [Karatajütë-Talimaa, 1997] и на о. Октябрьской Революции архипелага Северная Земля [Каратаюте-Талимаа, Мярсс, 1999]. Количество находок существенно возрастает, начиная с верхнего лландовери нижнего силура и до среднего девона включительно. Наиболее поздние находки относятся к верхнему девону Западной Австралии (Gneudna Formation, ? Early Frasnian; Carnarvon Basin) [Turner, Dring, 1981]. Вымирание телодонтов связано, вероятно, с глобальным событием на границе франа и фамена (Kellwasser Event) [Märss, 2002]. Существование телодонтов на протяжении значительного интервала времени (средний ордовик – средний девон), их широкое географическое распространение и достаточно детальная изученность

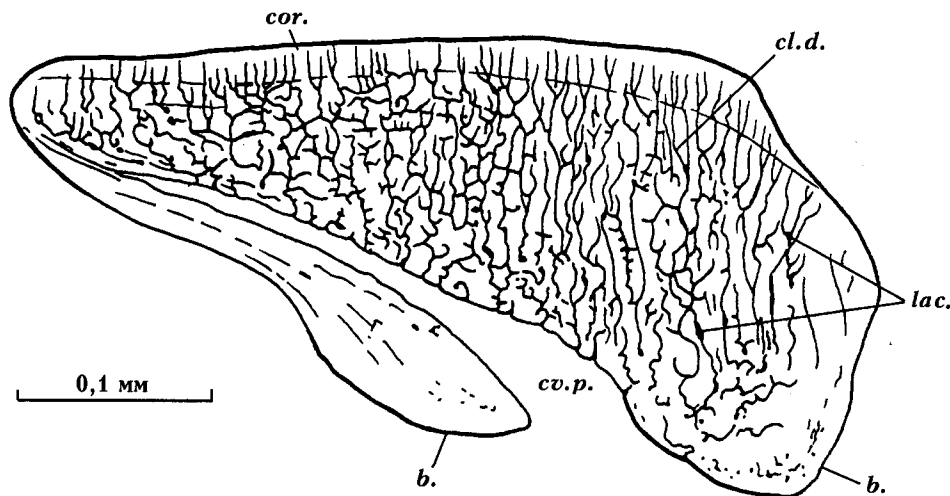


Рис. 12. *Canononia* sp. cf. *C. grossi* Vieth: вертикальный продольный срез туловищной чешуи (передний конец справа) [Karatajūtė-Talimaa, 2002, fig. 8a]. Обр. 4-3, р. Матусевича, о. Октябрьской Революции, Северная Земля, Россия; подъемнинская свита, лохков, нижний девон

чешуй, включая их микростроение и морфологические вариации, дают возможность использовать виды телодонтов для решения региональных и более широких вопросов биостратиграфии и корреляции отложений раннего и, главным образом, среднего палеозоя [Märss et al., 1995, 1996; Talimaa, 2000; и др.].

Исследования гистологического состава, макро- и микростроения чешуй телодонтов, а также их целых экземпляров, дают материал для изучения эво-

люции экзоскелета в одной из крупных ветвей бесчелюстных позвоночных. В последние годы появилась информация о внутреннем строении телодонтов (см. раздел "Морфология"). Все эти данные важны для анализа филогенетических отношений между телодонтами и другими бесчелюстными (Heterostraci), а также для сравнительно-морфологических исследований бесчелюстных и челюстноротых позвоночных (см. раздел "Heterostraci" в этом томе).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Подкласс *Thelodonti*

Диагноз. Маленькие (около 2 см) до средних (около 40 см) размеров бесчелюстные. Включает формы очень разной конфигурации: голова и передняя часть туловища уплощены дорсовентрально, задняя часть – латерально, или всё тело латерально сплюснутое, или туловище веретеновидное. Тело покрыто чешуями, расположенными мозаично или слегка налегающими друг на друга. Крона чешуй состоит из дентина, основание – из аспидина. Ротожаберная область покрыта очень мелкими чешуйками. Известны 7 (?) или 8 пар жаберных отверстий. Сейсмочувствительная система (где известна) представлена каналами. Есть парные латеральные и вентральные, а также непарный дорсальный плавники, или вместо вентральных – непарный анальный. Хвостовой плавник симметричный или гетероцеркный (гипоцеркный), с большой дорсальной и вентральной лопастями и многими (до 25) мелкими псевдолучами между ними, или вилкообразный. Они соединены тканью, покрытой чешуями. Средний(?) – верхний ордовик – верхний девон.

Состав. *Sandiviiformes*, *Loganelliiformes*, *Shieliiformes*, *Phlebolepidiformes*, *Thelodontiformes*, *Furcaudiformes*.

Распространение. Европа, Азия, Северная и Южная Америка, Антарктика, Австралия; средний (?) – верхний ордовик – верхний девон.

Отряд *Sandiviiformes*

Диагноз. Чешуи – от очень мелких до мелких и средней величины. Четко выделяются головные и туловищные чешуи. Развита особая разновидность мелких чешуй с треугольным участком в передней части кроны (сем. *Sandiviidae*, *Stroinolepididae*). Для кроны туловищных чешуй характерен стреловидный задний участок кроны (сем. *Sandiviidae*, *Angaralepididae*). Основание слабо развито. В его задней части может быть развита вертикальная стенка (сем. *Sandiviidae*). Крона состоит из тонкоканального дентина, пульпарный канал отсутствует.

Состав. *Sandiviidae* Karatajūtė-Talimaa et Märss, fam. nov., *Stroinolepididae* Karatajūtė-Talimaa et Märss, fam. nov., *Angaralepididae* Karatajūtė-Talimaa et Märss, fam. nov.

Распространение. Республика Коми, архипелаг Северная Земля, Красноярский край, Якутия, Россия; средний(?) – верхний ордовик, нижний силур.

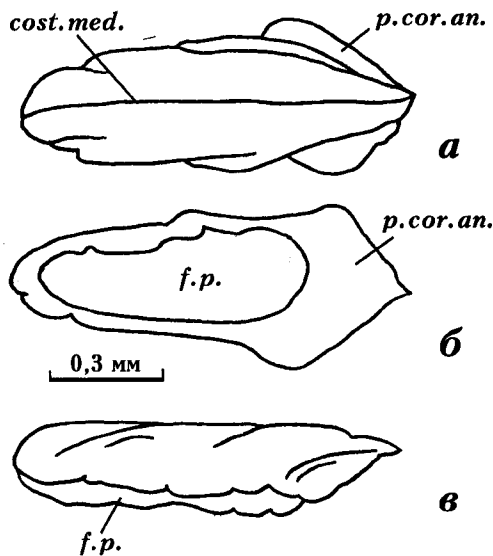


Рис. 13. *Sandivia melnikovi* Karatajūtė-Talimaa. Голотип – LIG, 20-284. *a* – вид сверху, *б* – вид снизу, *в* – вид сбоку. [Karatajūtė-Talimaa, 1997, fig. 2, L_{1,2,3}]. Обр. 29/46, скв. 3 – Зап. Аресская, гл. 2333–2340 м, Тимано-Печорский регион, Россия; хорейверская свита, верхний ордовик

Семейство Sandiviidae Karatajūtė-Talimaa et Märss, fam. nov.

Типовой род – *Sandivia* Karatajūtė-Talimaa, 1997.

Диагноз. См. диагноз рода.

Состав. Типовой род.

Род *Sandivia* Karatajūtė-Talimaa, 1997

Sandivia: Karatajūtė-Talimaa, 1997, p. 6.

Типовой вид – *Sandivia melnikovi* Karatajūtė-Talimaa, 1997.

Диагноз. Чешуи мелкие (длиной 0,2–0,5 мм) и средних размеров (около 1 мм), редко большие (до 2,25 мм). Туловищные чешуи удлиненные стреловидные или якоревидные, с более широкой задней частью, с продольным гребнем, иногда с треугольным участком в передней части кроны. Основание слабо выражено. Вертикальная стенка на задней части основания может быть от низкой до высокой. Пульпарное углубление низкое. Крона построена из дентина с очень узкими дентинными каналцами.

Видовой состав. *S. melnikovi* Karatajūtė-Talimaa, 1997; *S. angusta* Karatajūtė-Talimaa, 1997.

Распространение. Республика Коми (Тимано-Печорский регион, Россия); мукерская и хорейверская свиты, устьзыбский горизонт, ашгилл, верхний ордовик.

Sandivia melnikovi Karatajūtė-Talimaa, 1997

Рис. 5, 13

Sandivia melnikovi: Karatajūtė-Talimaa, 1997, p. 6–9. fig. 2, 3.

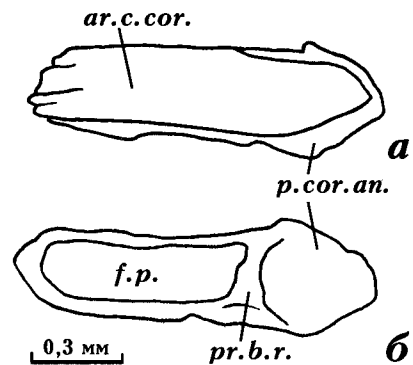


Рис. 14. *Sandivia angusta* Karatajūtė-Talimaa. Голотип – LIG, 20-304. *a* – вид сверху, *б* – вид снизу. [Karatajūtė-Talimaa, 1997, fig. 4, G_{1,2}]. Обр. 26/4, скв. 40 – Сандивей, гл. 3844–3850 м, Тимано-Печорский регион, Россия; хорейверская свита, верхний ордовик

Голотип – LIG, № 20-284, туловищная чешуя; гл. 2333–2340 м, скв. Зап. Аресская, Республика Коми, Россия; хорейверская свита, ашгилл, верхний ордовик [Karatajūtė-Talimaa, 1997, fig. 2].

Материал. Около 500 чешуй. Коллекция (LIG 20) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Мелкие (0,2–0,5 мм) и средней величины (до 1,0 мм) чешуи. Редко встречаются более крупные, особенно головные чешуи (до 2,25 мм). Туловищные чешуи удлиненные со стреловидным или якоревидным расширенным задним отделом кроны, продольным медиальным гребешком, иногда с треугольным участком в передней части кроны. Основание развито слабо. Вертикальный валик в задней части основания сравнительно низкий, реже более высокий. Пульпарное углубление мелкое. Крона чешуй всех морфологических разновидностей состоит из дентина с очень тонкими дентинными каналцами. Пульпарный канал не развит.

Распространение. Республика Коми (Тимано-Печорский регион, Россия); мукерская и хорейверская свиты, устьзыбский горизонт, ашгилл, верхний ордовик.

Sandivia angusta Karatajūtė-Talimaa, 1997

Рис. 14

Sandivia angusta: Karatajūtė-Talimaa, 1997, p. 9, fig. 4.

Голотип – LIG, № 20-304, туловищная чешуя; гл. 3844–3850 м, скв. 40-Сандивей. Республика Коми, Россия; хорейверская свита, ашгилл, верхний ордовик [Karatajūtė-Talimaa, 1997, fig. 4].

Материал. Около 100 чешуй. Коллекция (LIG 20) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Туловищные чешуи очень узкие. Вертикальный валик позади пульпарного углубления может достигать значительной высоты. Задний отдел

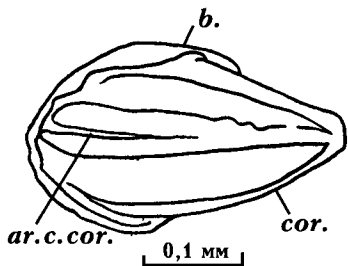


Рис. 15. *Stroinolepis maenniki* Märss et Karatajütë-Talimaa. Голотип – GI, Pi 7481: вид сверху [Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002, fig. 2I]. Обр. MF 49-9, р. Стройная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; стройнинская свита, верхний ордовик

чешуй сравнительно длинный, приподнятый. Основание слабо развито, пульпарное углубление мелкое.

Распространение. Республика Коми, Россия; хорейверская свита, верхний ордовик.

Семейство *Stroinolepididae* Märss et Karatajütë-Talimaa, fam. nov.

Типовой род – *Stroinolepis* Märss et Karatajütë-Talimaa, 2002.

Диагноз. См. диагноз рода.

Состав. Типовой род.

Род *Stroinolepis* Märss et Karatajütë-Talimaa, 2002

Stroinolepis: Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002, p. 384.

Типовой вид – *Stroinolepis maenniki* Märss et Karatajütë-Talimaa, 2002

Диагноз. Простые маленькие (длина 0,2–0,4 мм, редко до 1,0 мм) чешуи. Крона туловищных чешуй разделена на три части. Медиальная часть гладкая или с желобком и двумя резкими гребнями, латеральные части имеют гребень или короткие косые ребрышки.

В передней части кроны некоторых чешуй развит узкий треугольный участок. Характерное ромбическое пульпарное углубление окружено валиком, образующим основание. Еле заметные узкие дентинные каналы ветвятся и образуют сеть.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. О. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; озернинская свита, средний (?)–верхний ордовик; стройнинская свита, верхний ордовик.

Stroinolepis maenniki Märss et Karatajütë-Talimaa, 2002

Рис. 15

Stroinolepis maenniki: Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002, p. 384–387, fig. 2–4.

Голотип – GI, Pi 7484, туловищная чешуя, местонахождение на р. Стройная, о. Октябрьской Ре-

волюции, архипелаг Северная Земля, Россия; стройнинская свита, верхний ордовик [Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002, fig. 2H, I].

Материал. Около 50 чешуй или фрагментов из типового разреза. Коллекция (GI Pi) хранится в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. О. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; озернинская и стройнинская свиты, средний (?)–верхний ордовик.

Семейство *Angaralepididae* Märss et Karatajütë-Talimaa, fam. nov.

Типовой род – *Angaralepis* Karatajütë-Talimaa, 1997.

Диагноз. См. диагноз рода.

Состав. Типовой род.

Род *Angaralepis* Karatajütë-Talimaa, 1997

Angaralepis: Karatajütë-Talimaa, 1997, p. 9–10.

Типовой вид – *Angaralepis moskalenkoae* (Karatajütë-Talimaa, 1978).

Диагноз. Чешуи мелкие (длиной 0,2–0,5 мм), сравнительно широкие и высокие. Туловищные чешуи ромбовидные, реже овальные, слегка расширенные по бокам. В кроне выделяются два отдела – передний (главный), покрытый продольными ребрышками (3–7) и маленький задний, стрело- или якоревидный. Задняя часть отделена от передней боковыми выемками. Шейка довольно высокая. Иногда на ее заднебоковых стенках развиты вертикальные ребрышки. Основание ромбовидное, расширенное по бокам, обычно уже, чем крона. Пульпарный канал не развит. Узкие дентинные каналы сравнительно длинные, особенно в задней части кроны. Основание состоит из тонкоканального дентина. Слой аспидина очень тонкий и достигает более значительной толщины только у головных чешуй.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Кочумдекская (Тунгуская) площадь (Красноярский край), Илимская (Ангаро-Илимская) площадь (Иркутская область), Нюя-Березовская площадь (Якутия), Россия; кулинная свита, среднерассохинская, ниже- и среднеутаканская подсвиты, хаастырский горизонт, средний лландовери, нижний силур.

Здесь и далее районирование Восточно-Сибирского региона и возраст силурийских отложений даны по [Тесаков и др., 1998; Tesakov, 1999; Karatajütë-Talimaa, Predtechenskyi, 1995].

Angaralepis moskalenkoae (Karatajütë-Talimaa, 1978)

Рис. 16

Logania moskalenkoae: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 86–89, табл. XX, фиг. 15–19, рис. 18, фиг. 7–9.

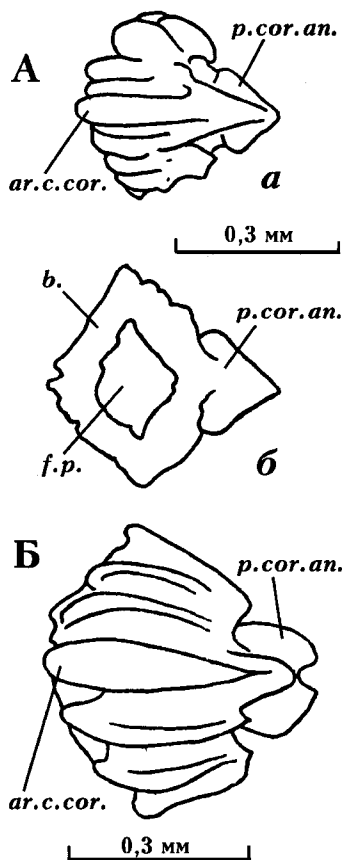


Рис. 16. *Angaralepis moskalenkoae* (Karatajūtė-Talimaa)

А – голотип – LIG, 10-148: а – вид сверху, б – вид снизу [Каратайте-Талимаа, 1978, табл. XX, фиг. 17 а, б]. Обн. 2; р. Н. Чунку, Сибирь, Россия; верхний лландовери, нижний силур.

Б – характерный экз. – LIG, 10-171: вид сверху. [Karatajūtė-Talimaa, 1997, fig. 5E]. Обр. 141/19, обн. Тушама, Братский район, Сибирь, Россия; средний лландовери, нижний силур

“*Logania*” *moskalenkoae*: Turner, 1991, p. 108.

Loganellia? *moskalenkoae*: Karatajūtė-Talimaa, Predtechenskiy, 1995, p. 43, fig. 4, 5.

Angaralepis moskalenkoae: Karatajūtė-Talimaa, 1997, p. 9, 10; fig. 5, 6.

Голотип – LIG, № 10-148, туловищная чешуя; обн. 2, р. Нижняя Чунку, Кочумдекская (Тунгуская) площадь, Красноярский край, Россия; верхний лландовери, нижний силур. Табл. XX, фиг. 17 [Каратайте-Талимаа, 1978].

Материал. Несколько тысяч чешуй хорошей сохранности. Коллекция (LIG 10) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Кочумдекская (Тунгуская) площадь (Красноярский край), Илимская (Ангаро-Илимская) площадь (Иркутская область), Нюя-Безеровская площадь (Якутия), Россия; кулинная свита, среднерассохинская, ниже- и среднеутаканская

подсветы, хаастырский горизонт, средний лландовери, нижний силур.

Отряд Loganelliiformes

Диагноз. Телодонты средних размеров длиной до 275 мм. Передняя часть тела дорсовентрально уплощена. Имеются непарные дорсальный и анальный плавники; хвостовой плавник слегка асимметричный, гипоцеркальный (позвоночник входит в нижнюю лопасть), в нем различаются 22–25 “лучей”, обозначенных рядами чешуй. Орбиты расположены латерально за переднебоковыми углами и окружены более высокими чешуями. Рот почти терминальный, в виде горизонтальной овальной щели. Восемь брахиальных мешков, жаберные щели расположены вентрально по отношению к пекторальным плавникам, близко к последним. Рот и глотка покрыты очень мелкими небными зубчиками – дентиклями. На жаберных дугах развиты мелкие пластинки, покрытые зубчиками. Чешуи взрослых особей образуют ростокаудальные ряды, каждая чешуя немного перекрывает заднюю. Морфология чешуй зависит от их топографического положения.

Состав. Loganelliidae Karatajūtė-Talimaa, 1997.

Распространение. Сибирь, Тува, Северный Тиман, Тимано-Печорский регион, Северная Земля, Россия; Эстония, Латвия, Литва, Швеция, Норвегия, Великобритания, Северная Гренландия, Северная Канада, валунный материал Северо-Германской низменности, Северной Польши, Литвы; средний лландовери, нижний силур – нижний лохков, нижний девон.

Семейство Loganelliidae Karatajūtė-Talimaa, 1997

Типовой род – *Loganellia* Turner, 1991 (= *Thelodus scoticus* Traquair, 1898, указан В. Гроссом [Gross, 1967, с. 32]).

Диагноз. Крона чешуй всех типов относительно монолитная. Пульпарный канал один. У некоторых более архаичных форм канал не развит. Дентиновые каналы относительно узкие, ветвистые, изогнутые, с лакунообразными расширениями, открываются в пульпарное углубление, пульпарный канал и на поверхности основания.

Состав. *Loganellia* Turner, 1991.

Род *Loganellia* Turner, 1991

Thelodus: Traquair, 1898, p. 72; Traquair, 1899a, p. 829; Gross 1947, S. 98.

Logania: Gross, 1967, S. 31–32; Каратайте-Талимаа, 1978, с. 66–69.

Loganellia: Turner, 1991, p. 87; Karatajūtė-Talimaa, 1997, p. 11–12; Märss, Ritchie, 1998 (for 1997), p. 147; Märss, Karatajūtė-Talimaa, 2002, p. 387;

Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002, p. 408.

Типовой вид – *Thelodus scoticus* Traquair, 1898.

Диагноз. Головные чешуи округлые до овальных с зазубренными краями кроны. Центральная часть поверхности кроны гладкая, слегка выпуклая. Переходные чешуи овальные, с выемками в переднебоковых краях кроны. Туловищные чешуи ромбовидные, клиновидные, удлиненные. Крона состоит из центрального ромбовидного плоского или желобовидного отдела и боковых отделов – более узких и коротких ребер. Крона относительно высокая, узкая бороздка отделяет ее от основания. Основание более короткое, ромбическое или удлиненно-овальное, иногда со шпоровидным отростком в передней части. У полностью развитых чешуй основание выпуклое, особенно в передней части. Пульпарное углубление и отверстие пульпарного канала расположены у заднего конца основания. Дентинные каналы относительно узкие, ветвистые, открываются в пульпарное углубление, пульпарный канал или на поверхности основания. У некоторых видов туловищные чешуи не имеют пульпарного канала. На его месте расположены более многочисленные и широкие дентинные каналы.

Видовой состав. *Loganellia scotica* (Traquair, 1898); *L. matura* Märss et Karatajütë-Talimaa, 2002; *L. sibirica* (Karatajütë-Talimaa, 1978); *L. asiatica* (Karatajütë-Talimaa, 1978); *L. tuvaensis* (Karatajütë-Talimaa, 1978); *L. incompta* (Karatajütë-Talimaa, 1990); *L. grossi* Fredholm, 1990; *L. einari* Märss, 1996; *L. almgreeni* Blom, 1999; *L. cuneata* s. s. (Gross, 1947); ? *L. kadvoiensis* (Karatajütë-Talimaa, 1978); *L. sulcata* Märss, Wilson et Thorsteinsson, 2002; *L. prolata* Märss, Wilson et Thorsteinsson, 2002; *L. exilis* Märss, Wilson et Thorsteinsson, 2002.

Распространение. Сибирь, Тува, Северный Тиман, Тимано-Печорский регион, Северная Земля, Россия; Эстония, Латвия, Литва, Швеция, Норвегия, Великобритания, Северная Гренландия, Канадская Арктика, валунный материал Северо-Германской низменности, Северной Польши, Литвы; средний лландовери, нижний силур – нижний лохков, нижний девон.

Loganellia scotica (Traquair, 1898)

Рис. 7а, б, 17

Thelodus scoticus: Traquair, 1898, p. 72; 1899a, p. 829–831 (pars), pl. I, fig. 1, 2, 5–10; 1905, p. 880–882, pl. I, fig. 1–4; Stetson, 1931, p. 141–142, fig. 1A, B; Stensiö, 1958, p. 417, fig. 218; 1964, p. 371, fig. 124A.

Thelodus planus: Traquair, 1899a, p. 831, pl. II, fig. 1–3.

Logania scotica: Gross, 1967, S. 32–33, Taf. 5, Fig. 12–25, Abb. 13C-F.

Logania taiti: Gross, 1967, S. 33–34, Taf. 5, Fig. 26–42, Abb. 13 N-Q.

Loganellia scotica: Turner, 1991, fig. 1f; 1992, p. 26–31, text-fig. 2; Vergoossen, 1992, p. 51–64, fig. 2, 3,

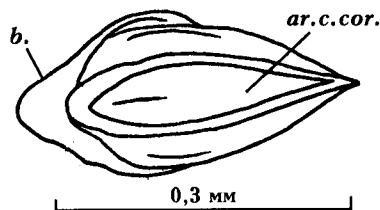


Рис. 17. *Loganellia scotica* (Traquair). Характерный экз. GI, Pi 7677, вид сверху. Обн. Мыйзамаа, Эстония; верхний лландовери, нижний силур

5–24; Bruggen van der, 1993, p. 88–91, fig. 1–3; 1994, fig. 2, 3, 5–8; Turner, Bruggen van der, 1993, p. 132–133, fig. 2; Märss, Ritchie, 1998 (for 1997), p. 147–159, fig. 7–21, 33E; Märss, Soehn, Wilson, 1998, p. 37, fig. 1.

Лектотип – GSE 5996, цельный чешуйный прокров; местонахождение Логан Вотер, Лесмахагоу (Logan Water, Lesmahagow), Южная Шотландия; Великобритания; свита Патрик Бурн, группа Пристхил (Patrick Burn Formation, Priesthill Group), верхний лландовери, нижний силур [Traquair, 1899a, pl. I, fig. 1]. Лектотип выделен Х. Стетсоном [Stetson, 1931, p. 141–142].

Материал. Десять цельных экземпляров в музеях Великобритании; сотни разрозненных чешуй в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Чешуи средней величины (до 0,6 мм длины). Туловищные чешуи ромбовидные, задние более удлиненные. Центральная часть кроны плоская, гладкая или с желобком в передней части. У задних чешуй продольный желобок становится глубже и длиннее. Ниже центральной пластинки, на заднебоковых участках кроны расположены продольные ребрышки, соединяющиеся на заднем конце кроны. Плавниковые чешуи двух типов. На передних участках плавников они компактные, плоские, гладкие с двумя выемками в переднебоковых частях кроны, чешуи на задних участках – килевидные или игловидные.

Распространение. Эстония; райккюлаский горизонт [Märss, 1990]; Уэлш-Бордерленд, Великобритания; Aeronian and Telychian [Aldridge, Turner, 1975]; Ирландия, свита Килбридж [Aldridge et al., 1996]; Квебек; Anse aux Gascons и Anse a Pierre-Loiselle Formations; северный Нью-Браунсвик; Limestone Point Formation [Turner, Nowlan, 1995]; о-ва Корнуоллис и Бейлли-Гамильтон, Канада; Cape Phillips Formation [Märss et al., 1998].

Loganellia matura Märss et Karatajütë-Talimaa, 2002

Рис. 18

Loganellia matura: Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002, p. 387–389, fig. 5A-O; 6A-B.

Голотип – GI, Pi 7492, туловищная чешуя; о. Средний, архипелаг Северная Земля, Россия; голо-

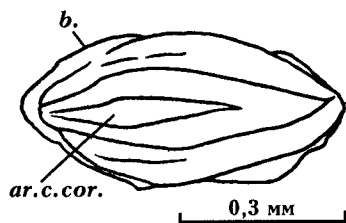


Рис. 18. *Loganellia matura* Mörss et Karatajütë-Talimaa. Голотип – GI, Pi 7492, вид сверху [Mörss, Karatajütë-Talimaa, 2002, fig. 5G]. О. Средний, архипелаг Северная Земля, Россия; голомянная свита, средний лландовери, нижний силур

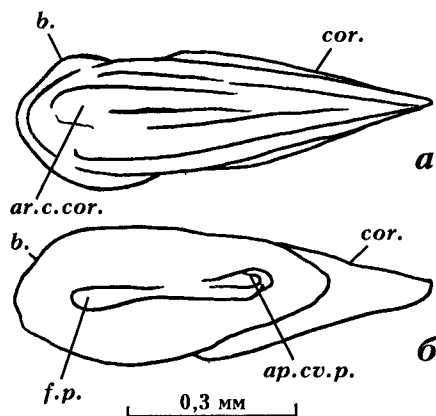


Рис. 19. *Loganellia sibirica* (Karatajütë-Talimaa). Голотип – LIG, 10-147: а – вид сверху, б – вид снизу. [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XX, фиг. 12а, б]. Обн. 3, р. Н. Чунку, Сибирь, Россия; верхний лландовери, нижний силур

мянная свита, средний лландовери, нижний силур. Fig. 5G [Mörss, Karatajütë-Talimaa, 2002].

Материал. Около 50 чешуй хорошей сохранности. Коллекция (GI Pi) хранится в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Головные чешуи с глубокими ребрами и бороздами, направленными к центру кроны; переходные чешуи с двумя-тремя удлиненными бороздами в передней части, низкой шейкой и большим вертикальным основанием. Туловищные чешуи с кроной, разделенной на три части – медиальную (с центральной продольной бороздой) и латеральные (относительно широкие, уступчато пониженные); латеральные части продолжаются далеко назад. Много чешуй с двумя латеральными ребрышками. Каждое следующее занимает более низкое положение. Пульпарный канал продолжается назад. Дентиновые каналы относительно широкие в нижней части; они образуют сложную сеть с лакунообразными расширениями в центральной части кроны. В верхней части кроны дентиновые каналы и дентинные каналы прямые.

Распространение. О. Средний, архипелаг Северная Земля, Россия; голомянная свита, средний лландовери, нижний силур.

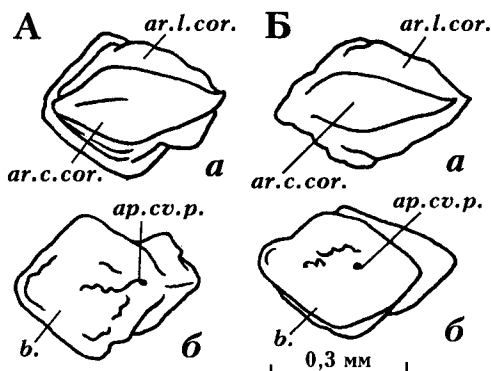


Рис. 20. *Loganellia asiatica* (Karatajütë-Talimaa)

А – голотип – LIG, T-381: а – вид сверху, б – вид снизу [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XXI, фиг. 8а, б]. Обр. 702, Кызыл-Чираа, Тува, Россия; верхний лландовери, нижний силур.

Б – характерный экз. LIG, T-392: а – вид сверху, б – вид снизу [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XXI, фиг. 6а, б]. Обр. 702, Кызыл-Чираа, Тува, Россия; верхний лландовери, нижний силур

Loganellia sibirica (Karatajütë-Talimaa, 1978)

Рис. 6а, 19

Logania sibirica: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 70–73, табл. XX, фиг. 2–12, рис. 18, фиг. 10–13.

Loganellia sibirica: Karatajütë-Talimaa, 1997, р. 11–12, fig. 7а.

Голотип – LIG, № 10-147, туловищная чешуя; местонахождение на р. Нижняя Чунку, Сибирь, Россия. Верхний лландовери, нижний силур. Табл. XX, фиг. 12 [Каратаюте-Талимаа, 1978].

Материал. Более 500 чешуй. Довольно много сильно окатанных. Коллекция (LIG 10) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Чешуи небольшие (длина – 0,3–0,8 мм). Туловищные чешуи относительно длинные. Задний конец кроны, выступающий за пределы основания, длинный. Центральный отдел кроны относительно узкий, желобовидный. Боковых отделов (ребер) – по два с каждой стороны, реже по одному. Основание утолщенное в передней части, с вертикальным конусовидным передним отделом. Пульпарное углубление широкое и длинное у молодых чешуй, узкое, щелевидное у взрослых, помещается в задней части основания. Дентиновые каналы узкие, наиболее густо расположены у медиальной линии. Пульпарный канал не установлен.

Распространение. Р. Нижняя Чунку, правый приток р. Чуни, бассейн р. Подкаменной Тунгуски, Красноярский край, Россия; средний лландовери, нижний силур [Москаленко, 1968; Каратаюте-Талимаа, 1978]; Илимская (Ангаро-Илимская) площадь, Иркутская область; Нюя-Березовская площадь Южной Якутии; р. Мойеро, Мойеронская площадь, Красноярский край, Россия; хаастырский горизонт, средний лландовери, нижний силур [Karatajütë-Talimaa, Predtechenskyi, 1995; Tesakov, 1999].

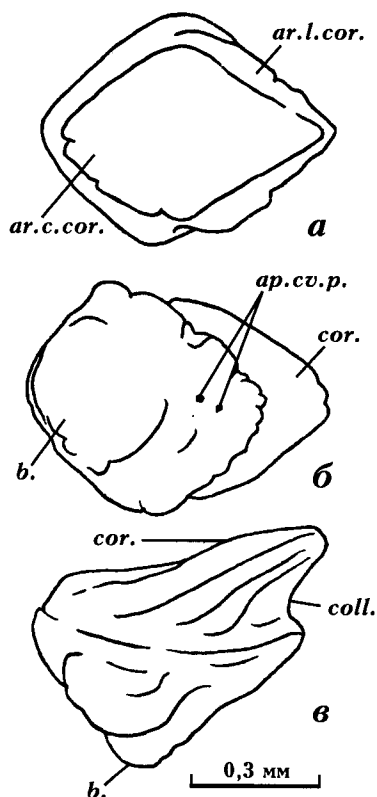


Рис. 21. *Loganellia tuvaensis* (Karatajütè-Talimaa). Голотип – LIG, T-395: а – вид сверху, б – вид снизу, в – вид сбоку [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XVIII, фиг. 1 а, б, в]. Обр. 236, р. Элегест, Тува, Россия; пичишуйские слои, пржидол, верхний силур

Loganellia asiatica (Karatajütè-Talimaa, 1978)

Рис. 6б, 20

Logania asiatica: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 73–76, табл. XXI, фиг. 1–18, рис. 6, фиг. 7а, б.

Loganellia asiatica: Karatajütè-Talimaa, 1997, р. 2, 11–12.

Голотип – LIG, № T-381, туловищная чешуя; разрез Кызыл Чираа, Тува, Россия; слои с *Dalmanella disjuncta*, верхний лландовери, нижний силур. Табл. XXI, фиг. 8 [Каратаюте-Талимаа, 1978].

Материал. Около 50 чешуй разной степени сохранности. Коллекция (LIG T) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Чешуи мелкие, длиной около 0,6 мм при ширине 0,3–0,37 мм. Туловищные чешуи ромбовидные, относительно широкие и короткие, с отчетливым центральным отделом кроны, вогнутым вдоль медиальной линии. Боковые отделы кроны (обычно по одному) отделены от центрального уступом, соединяются между собой позади центрального отдела. Задний конец монолитный, снизу с гладкой поверхностью. Борозда, отделяющая крону от основания, неглубокая. Основание высокое, с выпуклостью в передней части. Пульпарное углубление расположено за выпуклостью, может частич-

но или полностью зарастать. На месте пульпарного канала у некоторых чешуй имеются немного расширенные дентинные каналы. Дентинные каналы узкие, начинают ветвиться недалеко от основания. Основная масса дентинных каналов расположена по медиальной линии за выступом основания. Многие дентинные каналы отходят от пульпарного углубления, остальные открываются на поверхности основания.

Распространение. Разрезы по р. Элегест и р. Кадвой, Тува, Россия; верхняя часть элегестской свиты – карасугские слои, верхи лудлова – низы пржидола, верхний силур. В урочище Кызыл Чираа чешуи *L. asiatica* найдены в слоях с *Dalmanella disjuncta* и ниже; верхний лландовери, нижний силур.

Loganellia tuvaensis (Karatajütè-Talimaa, 1978)

Рис. 21

Logania tuvaensis: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 76–79, табл. XVIII, фиг. 1–6, табл. XIX, фиг. 1–13, рис. 18, фиг. 1–3, рис. 19, фиг. 7; Каратаюте-Талимаа, 1990, табл. X.

Loganellia tuvaensis: Karatajütè-Talimaa, 1997, р. 2, 11–12, fig. 7 d.

Голотип – LIG, № T-395, чешуя; р. Элегест, Тува, Россия; пичишуйские слои, пржидол, верхний силур. Табл. XVIII, фиг. 1 [Каратаюте-Талимаа, 1978].

Материал. Около тысячи чешуй хорошей сохранности. Коллекция (LIG T) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Чешуи средней величины (длиной до 1 мм), удлинённые, очень разнообразные по форме. Туловищные чешуи ромбовидные, с широким и плоским центральным и узкими боковыми отделами. Крона низкая. Основание выпуклое в передней части. Пульпарное углубление расположено у заднего конца основания; с возрастом полностью исчезает. Дентинные каналы довольно узкие, ветвистые, располагаются наиболее густо в срединной и задней частях чешуи. Пульпарный канал не развит. Основание чешуй взрослых особей покрыто довольно мощным базальным слоем с хорошо различимыми шарпеевыми волокнами.

Распространение. Верхняя часть разреза по р. Элегест и разрез по р. Кадвой, Центральная Тува, Россия; пичишуйские слои, пржидол, верхний силур.

Loganellia incompta (Karatajütè-Talimaa, 1990)

Рис. 22

Logania incompta: Каратаюте-Талимаа, 1990, с. 60–63, табл. VIII, IX.

Loganellia incompta: Karatajütè-Talimaa, 1997, р. 2, 11–13, fig. 7d.

Голотип – Музей ИГиГ СО АН (Ин-т геологии и геофизики Сибирского отделения АН, ныне Сибирский научно-исследовательский институт геологии, геофизики и минерального сырья СО РАН

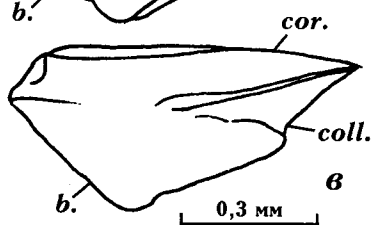
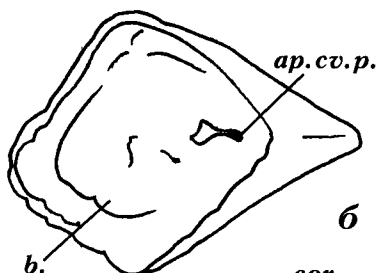
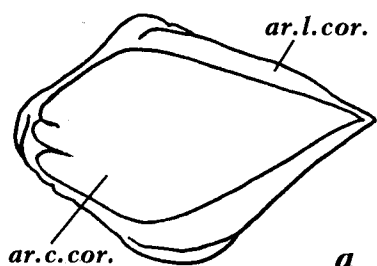


Рис. 22. *Loganellia incompta* (Karatajütë-Talimaa). Голотип – E-783-012, Музей ИГиГ СО АН. а – вид сверху, б – вид снизу, в – вид сбоку [Каратаюте-Талимаа, 1990, табл. IX, фиг. 6]. Обр. 41/83-2, скв. Майзасская-1, гл. 3485,0–3488,6 м, Западная Сибирь, Россия; майзасская свита, ? пржидол, верхний силур

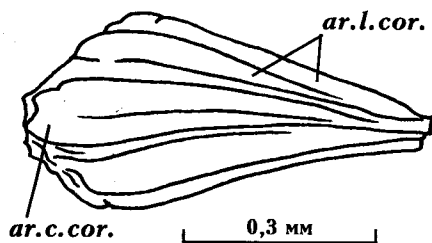


Рис. 23. *Loganellia einari* Märss. Голотип – GI, Pi 7435, вид сверху [Märss, 1996, pl. I, fig. 10]. Скв. Сакла, гл. 62,55–63,70 м, Эстония; тагаверские слои, яагарахуский горизонт, венлок, нижний силур

и Минприроды России); № E-783-012, туловищная чешуя; Майзасская скв. I, гл. 3485,0–3488,6 м, Новосибирская область, Россия; майзасская свита, пржидол, верхний силур. Табл. VIII, фиг. 12; табл. IX, фиг. 6 [Каратаюте-Талимаа, 1990].

Материал. Более 200 чешуй. Музей ИГиГ СО АН, коллекция E-783.

Диагноз. Чешуи средней величины (длиной 0,4–1,25 мм). Больше всего чешуй длиной 0,7–0,8 мм. Туловищные чешуи ромбовидные с широким плоским ромбовидным центральным отделом и одной парой узких боковых отделов кроны. В передней части центрального отдела развита неглубокая вы-

емка. Основание чешуй взрослых особей имеет значительную выпуклость, расположенную в центре или смещенную назад. У некоторых чешуй основание шире кроны.

Распространение. Майзасская разведочная площадь, левобережье р. Большая Ичь, Новосибирская область, Россия; майзасская свита, пржидол, верхний силур.

Замечание. Чешуи *L. incompta*, возможно, происходят из верхнего силура (? пржидол), так как наиболее родственный вид *L. tuvaensis* встречается в пичишуйских слоях Тувы (верхи лудлова – низы пржидола).

Loganellia einari Märss, 1996

Рис. 23

Logania taiti: Turner, Turner, 1974 (pars), p. 187–188, fig. 4F, G; Мярсс, 1986 (pars), с. 26–29, фиг. 11-1, 3, 4, 5, 7, 9, 11, 12, 16, 20, 22, 27, 37–47; табл. X, фиг. 3–8, 13, 15, 16, 18; табл. XI, фиг. 6–8.

Loganellia einari: Märss, 1996, p. 193–198, pl. I, text-figs 2, 3A.

Голотип – GI, Pi 7435, туловищная чешуя; скв. Сакла, гл. 62,55–62,70 м, о. Сааремаа, Эстония; тагаверские слои, яагарахуский горизонт, венлок, нижний силур [Märss, 1996, pl. I, fig. 10].

Материал. Больше 200 чешуй разной сохранности. Коллекция (GI Pi) хранится в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Чешуи относительно маленькие, длиной 0,2–1,1 мм и шириной 0,15–0,6 мм. Крона туловищных чешуй удлиненная, с заостренным задним концом и отчетливыми ребрами и бороздами, которые соединяются в задней части. Развито до пяти ребер на задних боковых стенках кроны. Шейка – в виде неглубокой борозды. Основание высокое, пульпарное отверстие расположено в центре или в заднем углу. Развита пульпарная канальца, а также узкие и ветвистые дентинные каналы, от которых отходят прямые дентинные канальцы (в верхней трети кроны).

Распространение. Эстония; тагаверские слои яагарахуского горизонта, венлок [Märss, 1996]; о. Готланд, Швеция; верхи слоев Слите, венлок [Fredholm, 1990]; Рингерике, Норвегия; свита Сундволлен, венлок, нижний силур [Turner, Turner, 1974].

Loganellia grossi Fredholm, 1990

Рис. 24

Logania taiti: Turner, Turner, 1974 (pars), p. 187–188, fig. 4B, D; Мярсс, 1986 (pars), с. 26–29, фиг. 11-2, 6, 8, 10, 13-15, 17-19, 21, 23–26, 28–36; табл. X, фиг. 1–2, 9–12, 14, 17; табл. XI, фиг. 1–5.

Loganellia grossi: Fredholm, 1990 (pars), p. 69–70, fig. 4B, C, E-K; Märss, 1996, p. 198–200, pl. II, text-figs 3B?, 4; Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002.

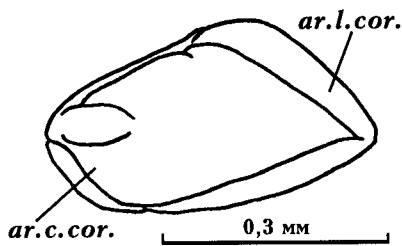


Рис. 24. *Loganellia grossi* Fredholm. Лектотип – LO 5865 j, вид сверху. Лундский университет [Fredholm, 1990, fig. 4J]. Обн. Слитеброттет, о. Готланд, Швеция; слой Слите «г», венлок, нижний силур

Лектотип – Университет в Лунде, LO 5865 j, туловищная чешуя. Fig. 4j [Fredholm, 1990]; 1,00–1,15 м выше отмеченного уровня [Fredholm, 1990], обн. Слитеброттет, о. Готланд, Швеция; слой Слите “г”, венлок, нижний силур. Лектотип выделен Т. Мярсс [Märss, 1996].

Материал. Более 2000 чешуй в Швеции, 300 чешуй в Эстонии, 50 – в Литве и 200 – на Северной Земле. Места хранения – Университет в Лунде, Швеция (коллекция LO), Институт геологии Таллинского технического университета (коллекция GI Pi), Институт геологии и географии Литвы в Вильнюсе (коллекция LIG 25).

Диагноз. Туловищные чешуи маленькие до средних размеров, удлинённые, ромбовидные, крона низкая, плоская или слегка выпуклая и гладкая. Заднебоковые края кроны ступенчато понижены. Основание высокое, пульпарное отверстие в центре или в задней части основания. Имеется пульпарный канал. Дентиновые каналы узкие, относительно длинные, ветвистые; дентинные каналы прямые.

Распространение. Эстония; маазиские слои яагарахуского горизонта, венлок [Märss, 1996]; Восточная Литва; гелувская свита, верхний венлок [Karatajūtė-Talimaa, Brazauskas, 1994]; о. Готланд, Швеция, слой Слите “г”, венлок [Fredholm, 1990]; Рингерике, Норвегия; свита Сундволлен, группа Рингерике [Turner, Turner, 1974]; о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; самойловичская свита, венлок, нижний силур [Märss, Karatajūtė-Talimaa, 2002].

Loganellia cuneata (Gross, 1947)

Рис. 25

Thelodus cuneatus: Gross, 1947, S. 103–104, Taf. III, Fig. 6–9, Abb. 4.

Thelodus obliteratus: Gross, 1947, S. 104, Taf. III, Fig. 10–12.

Thelodus mediocostatus: Gross, 1947, S. 104–105, Taf. III, Fig. 13, 14.

Logania cuneata: Gross, 1967, S. 34–36, Taf. 3, Fig. 13–25, Abb. 11C-R; Каратайте-Талимаа, 1970, с. 52–53, рис. 10, фиг. 3–4, табл. I, фиг. 8; Turner, 1973, p. 567, fig. 7e; Каратайте-Талимаа, 1978, с. 80–82, табл. XXVI, рис. 22, фиг. 1–3.

Logania? cruciformis: Gross, 1967, S. 36–37, Taf. 4, Fig. 1–9, Abb. 12A-J; Turner, 1973, fig. 7f.

Loganellia cuneata: Karatajūtė-Talimaa, Märss, 2002, p. 408–410, fig. 2J-Q.

Голотип – место хранения неизвестно, Pi 255, Тхорн (Thorn), Северо-Германская низменность; валуны с *Thelodus parvidens*. Taf. XXII/III, Fig. 8 (по [Gross, 1947]).

Материал. Около тысячи чешуй хорошей сохранности, представленных, в основном, переходными чешуями; головные и туловищные чешуи встречаются редко. Часть коллекции хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе (LIG 20 и LIG 25), часть – в Палеонтологическом музее Берлинского университета Гумбольдта в Германии и в Институте геологии Таллинского технического университета (коллекция GI Pi) в Эстонии.

Диагноз. Крона головных чешуй короткая, относительно широкая. Разделение на отделы прослеживается только в передней части. Задняя часть кроны короткая. Основание более высокое в передней части. Пульпарное углубление относительно большое, расположено в задней части основания. Туловищные чешуи вытянутые в длину, килевидные, достигают длины 1,8 мм. Центральный отдел кроны узкий, желобовидный. Боковые отделы узкие, образуют одну, реже две пары; ребра, разделяющие отделы, узкие и высокие. Задние участки всех отделов образуют единый килевидный конец. Передняя часть основания чешуй взрослых особей сильно выпуклая. У многих узких чешуй развит шпоровидный отросток основания. Дентинные каналы узкие и длинные.

Распространение. Литва, Латвия, Эстония; Калининградская область, Россия; Великобритания; пржидол и основание лохкова; Северный Тиман, Россия; пржидол; Северная Земля, Россия; лудлов и пржидол [Turner, 1973; Каратайте-Талимаа, 1978; Мярсс, 1986; Karatajūtė-Talimaa, Märss, 2002].

? *Loganellia kadvoiensis* (Karatajūtė-Talimaa, 1978)

Рис. 26

Logania? kadvoiensis: Каратайте-Талимаа, 1978, с. 82–86, табл. XII, XIII, фиг. 3–6, табл. XIX, фиг. 14, табл. XXII, фиг. 1–6, рис. 15, фиг. 5–9.

Голотип – LIG, № T-059, переходная или туловищная чешуя; разрез по р. Кадвой, Тува, Россия; пичишуйские слои, пржидол, верхний силур. Табл. XII, фиг. 9а, б [Каратайте-Талимаа, 1978].

Материал. Около 50 чешуй хорошей сохранности. Хранится в Вильнюсе, в Институте геологии и географии Литвы (коллекция T).

Диагноз. Чешуи средней величины (длиной от 0,5–0,7 мм до 1,2 мм). Крона переходных чешуй относительно короткая, с выступающим за пределы основания задним концом. Основание оттянуто вперед, у взрослых чешуй с длинным и косо вперед направленным вертикальным отростком. Крона туловищных чешуй разделена на центральный жело-

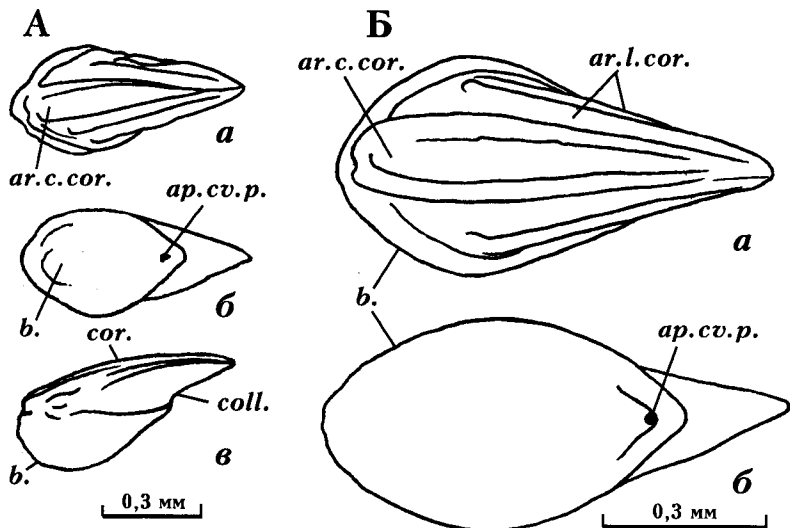


Рис. 25. *Loganellia cuneata* (Gross)

А – характерный экз. типа “obliteratus” [Gross, 1947, MF, f. 926], валун, Северо-Германская низменность Вей. а – вид сверху, б – вид снизу, в – вид сбоку [Gross, 1947, Taf. 3, Fig. 16a, b, c].

Б – характерный экз. LIG, 25-0235, а – вид сверху, б – вид снизу [Каратайте-Талимаа, 1978, табл. XXVI, фиг. 6а, б]. Скв. Нида, гл. 1213.0–1213.8 м, Литва; верхи юраской свиты, пржидол, верхний силур

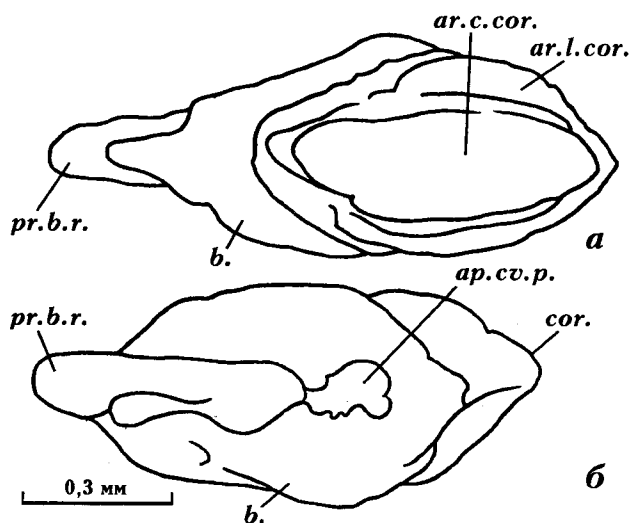


Рис. 26. ? *Loganellia kadvoiensis* (Karatajūtė-Talimaa). Голотип – LIG, T-059. а – вид сверху, б – вид снизу [Каратайте-Талимаа, 1978, табл. XII, фиг. 9а, б]. Обр. 664, р. Кадвой, Тува, Россия; пичишуйские слои, пржидол, верхний силур

бювидный отдел и одну пару более коротких боковых отделов. Шпоровидный отросток основания может достигать значительной длины. Пульпарное отверстие расположено сразу же позади вертикального выступа. Пульпарный канал один. Дентиновые каналы длинные, слабоветвистые, относительно прямые, открываются в пульпарный канал и на поверхности пульпарного углубления.

Распространение. Разрез на р. Кадвой, Тува, Россия; пичишуйские слои, пржидол, верхний силур.

Замечание. По характеру дентина кроны чешуи ? *L. kadvoiensis* отличаются от других видов рода *Loganellia*.

Отряд Shieliiformes

Диагноз. См. диагноз семейства.

Состав. Семейство Shieliidae Märss, Wilson et Thorsteinsson, 2002.

Распространение. Архипелаг Северная Земля, Северный Тиман, Россия; Эстония, Латвия, Литва, Швеция, Норвегия, Великобритания, Германия, Канада; нижний силур – нижний девон.

Семейство Shieliidae Märss, Wilson et Thorsteinsson, 2002

Типовой род – *Shielia* Märss, 1998.

Диагноз (основан на целых экземплярах рода *Shielia*). Веретеновидное тело средней величины (длиной до 133 мм) с подвижными грудными плавниками, одним спинным и парными брюшными плавниками. Хвостовой плавник немного асимметричный с лучше развитой и более длинной вентральной лопастью и подвижной кожистой перегородкой между лопастями хвоста. Орбиты (диаметром 3,0 мм) расположены антеро-латерально и окружены 4–5 отчетливыми рядами более высоких чешуй. Рот терминальный. Восемь бранхиальных отверстий. Чешуи мелкие (до 0,8 мм), заканчивающиеся в задней части кроны свободными шипиками.

Состав. *Shielia* Märss 1998; *Paralogania* Karatajūtė-Talimaa, 1997; *Praetrigonia* Blom, 1999; *Valukia* Karatajūtė-Talimaa et Märss, 2002.

Род *Shielia* Märss, 1998

Shielia: Märss, Ritchie, 1998, p. 159–162.

Типовой вид – *Thelodus taiti* Stetson, 1931.

Диагноз. Телодонты средних размеров (до 133 мм длины). Тело веретеновидное. Есть две пары плавников: латеральные и вентральные и непарный дорсальный плавник. Хвостовой плавник слегка асимметричный, вентральная лопасть больше и длиннее,

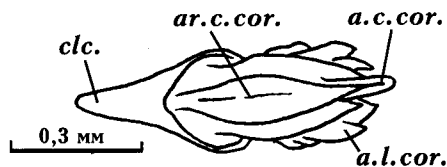


Рис. 27. *Shielia multispinata* Märss et Karatajütë-Talimaa. Голотип – GI, Pi 6803, вид сверху. Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002, fig. 7K. Р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; верхняя часть самойловичской свиты, венлок, нижний силур

между ней и дорсальной лопастью располагалась подвижная плавниковая ткань. Орбиты расположены на переднебоковых углах, окружены 4–5 рядами высоких чешуй. Рот терминальный. Имеются восемь бронхиальных отверстий. Чешуи маленькие, до 0,5 мм длины. Морфология чешуй зависит от их местоположения на теле. От одного до пяти пульпарных каналов, из которых медиальный – широкий, латеральные – немного уже; каналы доходят до конца шипиков. Дентинные каналы узкие и от них в верхней части кроны отходят дентинные каналы.

Видовой состав. *S. taiti* (Stetson, 1931); *S. multispinata* Märss et Karatajütë-Talimaa, 2002; *S. parca* Märss, Wilson et Thorsteinsson, 2002; *S. gibba* Märss Wilson et Thorsteinsson, 2002.

Распространение. Шотландия, ? Швеция, ? Эстония, архипелаг Канадской Арктики и архипелаг Северная Земля, Россия; венлок, нижний силур – лудлов, верхний силур.

Shielia taiti (Stetson, 1931)

Thelodus taiti: Stetson, 1931, p. 143–145, fig. 1C-D, 2B-C, 3.

Logania taiti: Gross, 1967, S. 33 (pars, non Taf. 5, Fig. 26–42).

Loganellia taiti: Turner, 1991, p. 87–119 (pars), fig. 1c.

Shielia taiti: Märss, Ritchie, 1998, p. 162–170, fig. 22–32.

Голотип – GSE (British Geological Survey Museum, хранится в Национальном музее Шотландии, Эдинбург), номер неизвестен, коллекция 3903, цельный чешуйный покров с вентральной стороны; Shiel Burn, Douglas, Hagshaw Hills, Южная Шотландия; группа Гленбук, нижний венлок, нижний силур [Stetson, 1931, fig. 3].

Диагноз. Поверхность рostrальных чешуй вокруг ротового отверстия плоская. Медиальная часть кроны выходит спереди за пределы основания, а по обе стороны от неё развиты крыловидные латеральные участки. Задний край с тремя короткими шипами. Кроны цефало-пекторальных чешуй с 1–2 крыловидными латеральными участками, отделенными от более высокого центрального отдела глубокими резкими бороздами. Характерные постпекторальные и прекаудальные чешуи состоят из пяти участков кроны (один медиальный и одна-две

пары латеральных); продольные ребра в виде шипиков сзади выходят за пределы основания. Орбитальные чешуи высокие, конические и покрытые вертикальными ребрами. Все плавники спереди покрыты более крупными, компактными, массивными чешуями, а сзади маленькими чешуями, на кроне которых развиты очень тонкие продольные ребрышки, соединяющиеся на заднем конце кроны. Шейка неясная или в виде низкой борозды. Основание с коротким вертикальным или длинным горизонтальным отростком спереди.

Распространение. Шотландия; Великобритания; архипелаг Северная Земля, Россия; венлок, нижний силур.

Замечание. Схожие с *S. taiti* чешуи распространены в мергелях слоев Хемсе, о. Готланд, Швеция [Fredholm, 1988, fig. 8 g] и в курессаареском горизонте, лудлов Эстонии [Märss, 1986, pl. XV, fig. 1–4].

Shielia multispinata Märss et Karatajütë-Talimaa, 2002

Рис. 27

Shielia multispinata: Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002, p. 389–393, fig. 6C-F, 7A-S.

Голотип – GI, Pi 6803, туловищная чешуя; р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; верхняя часть самойловичской свиты, венлок, нижний силур. Fig. 7K [Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002].

Материал. Около 100 чешуй разной сохранности. Коллекция (GI Pi) хранится в Институте геологии Таллинского технического университета.

Диагноз. Чешуи средней величины. Туловищные чешуи – с желобовидной центральной частью и с одним гребешком по обе ее стороны, под ними имеются 2–4 удлинённых продольных шипика; один непарный шип находится под центральным задним концом кроны. Каждый расположенный более дистально элемент (гребешок или шип) уступчато понижен. Передний шпоровидный отросток основания, иногда очень длинный, имеется у всех туловищных чешуй. Шейка низкая, но отчетливая, в виде борозды. Пульпарное углубление большое. Отверстие основного пульпарного канала находится в задней медиальной части основания, а вторая – четвертая пары латеральных пульпарных каналов развиты в каждом шипе. Дентинные каналы открываются в пульпарном углублении или в пульпарном канале. Узкие дентинные каналы развиты, в основном, в кроне. Верхний слой кроны состоит из дуродентина.

Распространение. Р. Спокойная, архипелаг Северная Земля, Россия; верхняя часть самойловичской свиты, венлок, нижний силур.

Род *Valiukia* Karatajütë-Talimaa et Märss, 2002

Valiukia: Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002, p. 424.

Типовой вид – *Valiukia flabellata* Karatajütë-Talimaa et Märss, 2002.

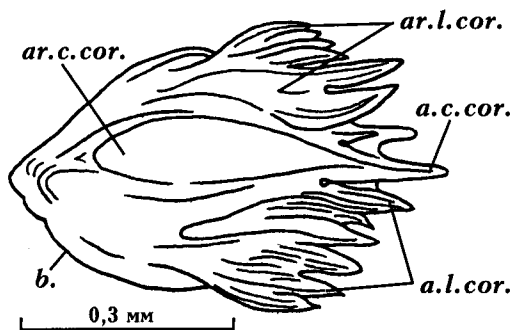


Рис. 28. *Valiukia flabellata* Karatajūtė-Talimaa et Märss. Голотип – LIG, 35-844, вид сверху [Karatajūtė-Talimaa, Märss, 2002, fig. 12G]. Обр. 23, обн. 2, р. Матусевича, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур

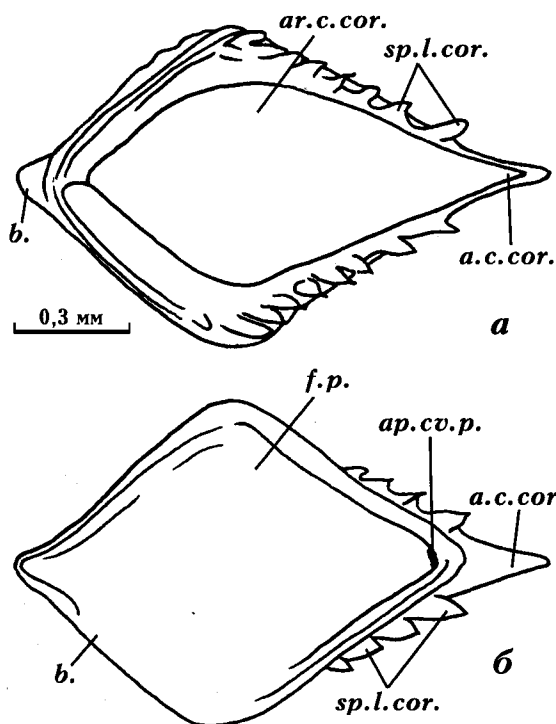


Рис. 29. *Paraloganian kummerowi* (Gross). Голотип – MB, f. 997: а – вид сверху, б – вид снизу [Gross, 1967, Taf. 6, Fig. 20a, b]. Валун Вей 6, Северо-Германская низменность

Диагноз. Очень мелкие чешуи (длиной 0,2–0,6 мм). Туловищные чешуи – наиболее крупные, удлиненные ромбовидные или более короткие овальные. Центральный отдел кроны ромбовидный, узкий, возвышается над остальной поверхностью кроны. Боковые отделы (по 2–3 с каждой стороны) отделены продольными ребрами. Заднебоковые участки кроны состоят из узких продольных участков-шипов с острыми вершинами. У более широких овальных чешуй шипы длинные, расположенные веерообразно. С нижней стороны кроны про-

дольные участки-шипы плотно прилегают друг к другу. Они расположены на нескольких уровнях и налегают друг на друга. Внутреннее строение чешуй типичное для логаниид.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Разрез на р. Матусевича, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур.

Valiukia flabellata Karatajūtė-Talimaa et Märss, 2002

Табл. I, Рис. 28

Valiukia flabellata: Karatajūtė-Talimaa, Märss, 2002, p. 424–428, fig. 12–15.

Голотип – LIG, № 35-844, туловищная чешуя; сл. 23, обн. 2, разрез на р. Матусевича, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур. Fig. 12G, 14A, B [Karatajūtė-Talimaa, Märss, 2002].

Материал. Более 170 чешуй разной степени сохранности. Коллекция (LIG 35) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Разрез на р. Матусевича, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур.

Род *Paraloganian* Karatajūtė-Talimaa, 1997

Paraloganian: Karatajūtė-Talimaa, 1997, p. 12–14; Märss, Karatajūtė-Talimaa, 2002; Karatajūtė-Talimaa, Märss, 2002.

Типовой вид – *Loganian kummerowi* (Gross, 1967)

Видовой состав. *P. kummerowi* (Gross, 1967); *P. consimilis* Märss et Karatajūtė-Talimaa, 2002; *P. martinssoni* (Gross, 1967); *P. ex gr. P. martinssoni* (Gross, 1967); *P. ludlowiensis* (Gross, 1967); *P. borealis* (Karatajūtė-Talimaa, 1978); *P. menneri* Karatajūtė-Talimaa et Märss, 2002; *P. klubovi* Märss et Karatajūtė-Talimaa, 2002; *P. kachanovi* Karatajūtė-Talimaa et Märss, 2002; *P. wilsoni* Karatajūtė-Talimaa et Märss, 2002; *P. readbayensis* Märss, Wilson et Thorsteinsson, 2002.

Диагноз. Чешуи маленькие (0,3–0,5 мм), средней величины (до 1 мм) и большие (до 2 мм). Головные чешуи округлые, овальные, реже ромбовидные, с плоской гладкой поверхностью и зубчатными краями кроны. Переходные чешуи овальные, ромбовидные, с выемками в переднебоковых краях кроны, заднебоковые края могут быть с шипами – длинными или короткими. Медиальная часть кроны килевидная. Туловищные чешуи ромбовидные с ромбическим гладким медиальным отделом. Заднебоковые стенки кроны могут иметь: 1) ряд шипиков, 2) две пары продольных ребрышек и один ряд шипиков под ними, 3) одну пару продольных ребрышек и один ряд шипиков, 4) могут быть гладкими. Число шипиков в рядах варьирует от 3–4

до 5–8. Один медиальный шип или два симметричных шипа расположены под задним концом кроны. Основание сформированных чешуй выпуклое и более широкое в передней части чешуй, часто со шпоровидным отростком. Пульпарный канал имеется у всех туловищных чешуй. Дентиновые каналы входят во все шипики (3–8).

Распространение. Восточно-Европейская платформа, архипелаг Северная Земля, Россия; Великобритания; Северная Канада (горы Маккензи и арктические острова); лландовери – пржидол, силур; лохков, нижний девон.

Paralogania kummerowi (Gross, 1967)

Рис. 29

Thelodus scoticus: Gross, 1947, S. 106–107 (pars), Taf. 4, Fig. 5–10, Abb. 5B.

Logania kummerowi: Gross, 1967, S. 39–41, Taf. 5, Fig. 49–50; Taf. 6, Fig. 13–21, Abb. 14, 15A–D; Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 89–90, табл. XXIV, XXV; Мярсс, 1986, с. 35–37, табл. XV, фиг. 8–18, табл. XVI, фиг. 1–4, рис. 17; Mårss, 1989, fig. 176H2.

Paralogania kummerowi: Karatajütë-Talimaa, 1997, p. 3, fig. 7g.

Голотип – MB, f. 997, постпекторальная чешуя; Валуны Веу. 6, не содержащие *Thelodus parvidens*, Северо-Германская низменность, Германия. Taf. 6, Fig. 20 [Gross, 1967].

Материал. Многочисленные крупные хорошей сохранности чешуи. Коллекция LIG 25 находится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе и коллекция GI Pi – в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Туловищные чешуи большие, длиной до 1,8 мм, ромбовидные. Крона меньше (уже) основания, в виде более или менее широкого ромба, совсем плоская и гладкая сверху. На заднебоковых стенках развит ряд шипиков (5–8). Самый большой и длинный непарный шипик помещается в середине, ниже заостренного заднего конца кроны и выдается за его пределы. Основание полностью сформировавшихся чешуй довольно высокое, ромбовидное, более выпуклое в передней части. Передний угол основания утолщен или вытянут в небольшой шпоровидный отросток. Пульпарное углубление у ювенильных чешуй широко открытое. В заднем углу оно переходит в небольшое пульпарное отверстие. Пульпарный канал и дентиновые каналы относительно узкие. Пульпарный канал прослеживается до конца заднего отдела кроны, а его тонкие ответвления отходят в боковые шипики.

Распространение. Зона *Loganellia kummerowi*, Литва (скв. Нида) и Латвия (скв. Вентспилс); верхи охесаарского горизонта, верхи пржидола [Каратаюте-Талимаа, 1978; Мярсс, 1986; Karatajütë-Talimaa, Brazauskas, 1994]; Британские острова, Великобритания; верхняя даунтонская группа, пржидол и лохков; Северо-Германская низменность, Германия, валунный материал.

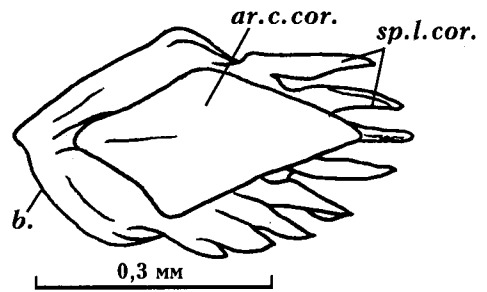


Рис. 30. *Paralogania martinssoni* (Gross). Характерный экз. GI, Pi 6613, вид сверху [Мярсс, 1986, табл. XII, фиг. 10]. Обн. Вийта, о. Сааремаа, Эстония; вийтаские слои, роотсикюлаский горизонт, венлок, нижний силур

Paralogania martinssoni (Gross, 1967)

Рис. 30

Thelodus scoticus: Gross, 1947, S. 105–106 (pars), Taf. 4 Fig. 4.

Thelodus aff. *T. scoticus*: Martinsson, 1966, p. 329, fig. 1 E, G, H, 2 A–C.

Logania martinssoni: Gross, 1967, S. 37–39, Taf. 6, Fig. 1–12, Abb. 13G–M; 1968a, S. 374–379, Abb. 3, 4, 5, Fig. F–M; Turner, Turner, 1974, p. 187, fig. 3C, 4C; Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 90–92, табл. XXII, фиг. 9–12, XXIII, рис. 6, фиг. 1, рис. 19, фиг. 1–6; Мярсс, 1986, с. 29–32, табл. XII, XIII, фиг. 1–3, рис. 12, 13, 14; Mårss, 1989, fig. 176 B 1.

“Logania” martinssoni: Fredholm, 1988, p. 161–163, fig. 4E, F.

Loganellia martinssoni: Fredholm, 1990, p. 70–72, fig. 4 O–Q; Mårss, 1990, pl. 19, fig. 13–15.

Paralogania martinssoni: Karatajütë-Talimaa, 1997, p. 3, fig. 7g; Karatajütë-Talimaa, Mårss, 2002.

Голотип – MB, f. 445, туловищная чешуя; обн. Везику, о. Сааремаа, Эстония; везикусские слои, роотсикюлаский горизонт, венлок, нижний силур. Taf. XXIII(IV), Fig. 4 [Gross, 1947].

Материал. Несколько тысяч чешуй хорошей сохранности. Коллекция LIG 25 находится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе и коллекция GI Pi – в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Чешуи мелкие (0,5 мм длины) и средних размеров (длиной до 1,3 мм). Туловищные чешуи ромбовидные, состоящие из плоской и гладкой ромбической кроны и смещенного вперед основания, более выпуклого и широкого в передней части. На заднебоковых стенках кроны развит ряд из 3–4 шипиков и один медиальный шип. Дентиновые каналы относительно узкие, открываются в пределах основания. Пульпарный канал короткий.

Распространение. О. Готланд, Швеция [Martinsson, 1966; Gross, 1967, 1968a; Fredholm, 1990]; Рингерике, Норвегия [Turner, Turner, 1974], о. Принца Уэльского, Канада [Turner, Dixon, 1971]; Северный Тиман, Россия [Каратаюте-Талимаа, 1978]; архипелаг Северная Земля, Россия [Мярсс,

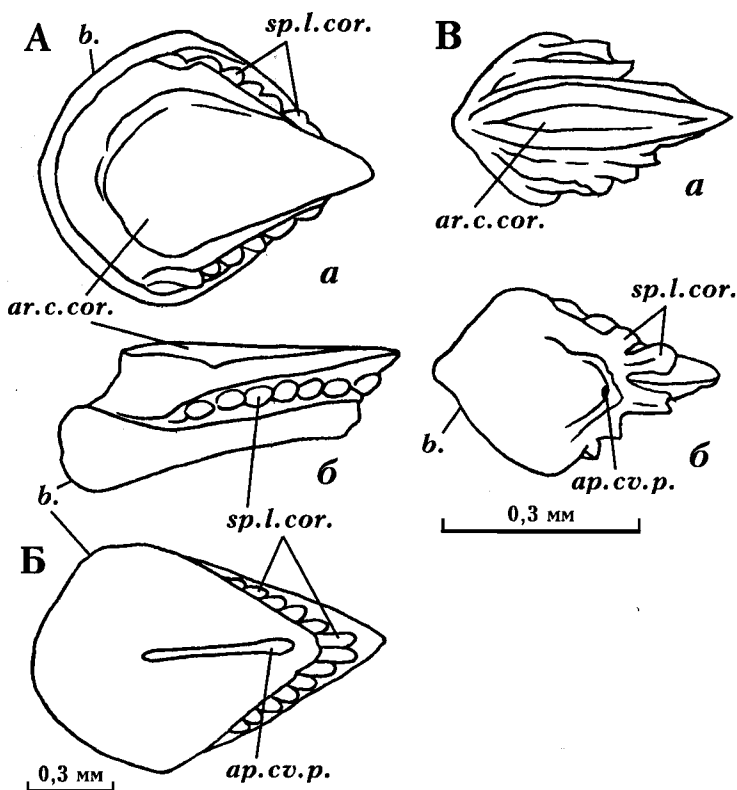


Рис. 31. *Paralogania ludlowiensis* (Gross)

А – голотип – МВ, f. 976: а – вид сверху, б – вид сбоку [Gross, 1967, Taf. 5, Fig. 47a, b]. Уэлш Бордерленд, Великобритания; Ludlow Bonebed, верхний силур.

Б – характерный экз. МВ, f. 977, вид снизу [Gross, 1967, Taf. 5, Fig. 48b]. Уэлш Бордерленд, Великобритания; Temeside Bonebed, верхний силур.

В – характерный экз. LIG, 25-0283: а – вид сверху, б – вид снизу [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XXII, фиг. 13а, б]. Скв. Вирбалис, гл. 843,6 м, Литва; пагегайская свита, лудлов, верхний силур

1986, рис. 14]; С3 Канады [Märss et al., 1998]; Литва, Латвия, Эстония [Каратаюте-Талимаа, 1978; Мярсс, 1986; Karatajūtė-Talimaa, Brazauskas, 1994]; верхний венлок – лудлов, силур.

Paralogania ex gr. *P. martinssoni* (Gross, 1967)

Экземпляр – GI, Pi 5715, туловищная чешуя; гл. 2,9–3,1 м, скв. Каармизе, о. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои паадлаского горизонта, лудлов, верхний силур.

Замечания. Морфология чешуй, входящих в морфологические наборы *P. martinssoni* из венлокских отложений, различна. Название *P. martinssoni* включает в себя больше, чем один вид [Märss, 2003]. Под *P. ex gr. P. martinssoni* мы рассматриваем: 1) сильно удлинённые чешуи из химмистеских слоев паадлаского горизонта Эстонии [Мярсс, 1986, рис. 13] и 2) некоторые удлинённые чешуи с ребрышком над боковыми шипиками [Fig. 3G-I, L; Karatajūtė-Talimaa, Märss, 2002].

Paralogania ludlowiensis (Gross, 1967)

Рис. 31

Thelodus scoticus: Gross, 1947, S. 105–106 pars, Taf. 4, Fig. 1–3, Abb. 5A.

Logania ludlowiensis: Gross, 1967, S. 41–42, Taf. 5, Fig. 43–48, Abb. 13R-X; Turner, 1973, fig. 4c; Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 95–96, табл. XXI, фиг. 24–26, табл. XXII, фиг. 13; Мярсс, 1986, с. 32–33.

Loganellia ludlowiensis: Märss, 1990, pl. 19, fig. 8; Turner, 1991, p. 105.

Paralogania ludlowiensis: Karatajūtė-Talimaa, 1997, p. 12–14, fig. 7 f; Miller, Märss, 1999, p. 700–706, pl. 2–4.

Голотип – МВ, f. 976, туловищная чешуя; шоссе Витклиф, Шропшир, Уэлш Бордерленд, Великобритания; лудловский костеносный слой, пржидол, верхний силур. Taf. 5, Fig. 47 [Gross, 1967].

Материал. В массовом количестве отобран из силурийских костеносных слоев Британских островов, редкие чешуи найдены в скважинах Литвы, Латвии и Эстонии. Коллекция LIG 25 находится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе и коллекция GI Pi – в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Чешуи средних размеров (длиной до 0,75 мм). Головные чешуи округлые, конусовидные, с шипиками вокруг медиального отдела кроны. Переходные чешуи с гладкой центральной частью кроны и удлинёнными шипиками на заднебоковых ее стенках. Туловищные чешуи ромбовидные, с плоской ромбической кроной и уступчато пониженным продольным ребрышком с обеих сторон кроны. Под ребрышком развит ряд шипиков (от 3 до 8, обычно 5–6). Под заостренным задним концом кроны расположена одна пара длинных шипов, выступающих далеко за пределы кроны. Пульпарный канал с боковыми ответвлениями, которые ведут в боковые шипики. Дентинные каналы узкие. Встречаются чешуи, пронизанные порами сейсмо-сенсорных каналов боковой линии.

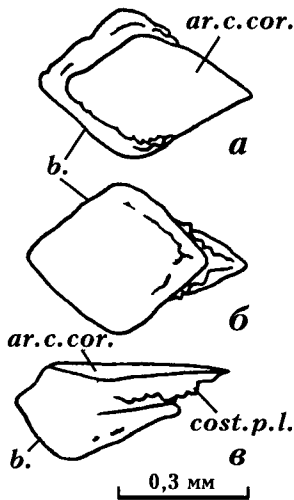


Рис. 32. *Paralogonia borealis* (Karatajūtė-Talimaa). Голотип – LIG, 25-03156: *a* – вид сверху, *б* – вид снизу, *в* – вид сбоку [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XXI, фиг. 23а, б, в]. Обр. «е», обн. 28, р. Великая, Северный Тиман, Россия; ептарминская свита, пржидол, верхний силур

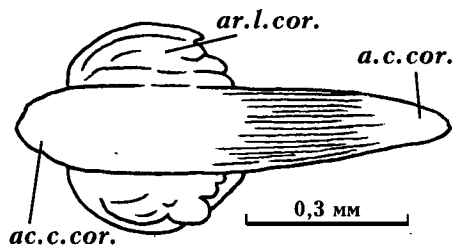


Рис. 33. *Paralogonia menneri* Karatajūtė-Talimaa et Märss. Голотип – LIG, 35-878, вид сверху [Karatajūtė-Talimaa, Märss 2002, fig. 7J, K]. Обн. 47, слой 14, р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур

Распространение. Уэлш Бордерленд, Великобритания; лудловский костеносный слой, тимсайдский костеносный слой [Turner, 1973; Miller, Märss, 1999], пржидол; валуны (Beu 38) Северо-Германской низменности; пржидол; Эстония и Латвия; курессаарский горизонт, лудлов; Литва; пагегяйская свита, лудлов, верхний силур.

Paralogonia borealis (Karatajūtė-Talimaa, 1978)

Рис. 32

Logania borealis: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 92–94, табл. XXI, фиг. 19–23, табл. XXII, фиг. 7, 8, рис. 6, фиг. 2.

Paralogonia borealis: Karatajūtė-Talimaa, 1997, р. 3, 13–14, fig. 7g; Karatajūtė-Talimaa, Märss, 2002.

Голотип – LIG, № 25-0356, туловищная чешуя; обн. 28, местонахождение на р. Великая, Северный Тиман, Россия; пржидол, верхний силур. Табл. XXI, фиг. 23 [Каратаюте-Талимаа, 1978].

Материал. Около 100 чешуй. Коллекция LIG 25 находится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Туловищные чешуи относительно широкие, средней величины, ромбовидные. Крона ромбовидная, совсем плоская. На заднебоковых стенках кроны развито тонкое низкое ребрышко или ряд невысоких шипиков (4–8). Непарный задний центральный шипик иногда немного длиннее остальных и может выступать за пределы заднего конца кроны. Встречаются чешуи с гладкими заднебоковыми стенками кроны. Задняя часть кроны короткая, пульпарный канал относительно широкий и короткий. Дентиновые каналы сосредоточены по срединной линии за выступом основания.

Распространение. Р. Великая, Северный Тиман; зона *Katoporodus timanicus*, верхи пржидола, верхний силур и, возможно, охесаареский горизонт Латвии (верхняя часть юраской свиты; скв. Лужни) [Каратаюте-Талимаа, 1978].

Замечание. Чешуи *P. cf. P. borealis* установлены в верхней части краснобухтинской свиты (пржидол) на о. Октябрьской Революции архипелага Северная Земля [Karatajūtė-Talimaa, Märss, 2002].

Paralogonia menneri Karatajūtė-Talimaa et Märss, 2002

Табл. II, Рис. 33

Paralogonia menneri: Karatajūtė-Talimaa, Märss, 2002, р. 410–418, fig. 7, 8.

Голотип – LIG, № 35-878, переходная чешуя; р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур. Fig. 7J, K [Karatajūtė-Talimaa, Märss, 2002].

Материал. Более 500 чешуй хорошей сохранности. Коллекция LIG 35 находится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе и коллекция GI Pi – в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Чешуи средней величины, длиной 0,3–1,7 мм. Среди переходных чешуй характерны чешуи со срединным шипом в задней части кроны и расширенной ромбовидной или округлой передней частью кроны, состоящей из центрального и одной-трех пар боковых отделов. Среди туловищных чешуй – короткие ромбовидные с одним плоским центральным отделом кроны и коротким основанием. На заднебоковых стенках кроны развит один ряд коротких шипиков (4–5), а на месте заднего медиального шипика – продольное ребрышко. Большая часть туловищных чешуй состоит из длинной узкой кроны и более короткого основания (длина чешуй до 1,7 мм). Много чешуй со шпоровидным отростком. Задний конец кроны переходных и туловищных чешуй покрыт тонкой продольной штриховкой.

Распространение. Р. Спокойная и р. Матусевича, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная

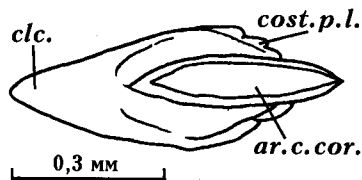


Рис. 34. *Paralogania consimilis* Märss et Karatajütë-Talimaa. Голотип – GI, Pi 7515, вид сверху [Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002, fig. 11O]. Обр. 46–23, р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; верхняя часть самойловичской свиты, венлок, нижний силур

Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур; о. Комсомолец, архипелаг Северная Земля, Россия; лудлов, верхний силур.

Paralogania consimilis Märss et Karatajütë-Talimaa, 2002

Рис. 34

Paralogania consimilis: Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002, p. 396–400, fig. 6G, 11–13.

Голотип – GI, Pi 7515, туловищная чешуя; р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; верхняя часть самойловичской свиты, венлок, нижний силур. Fig. 11O, P [Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002].

Материал. Около 250 чешуй. Коллекция LIG 35 находится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе и коллекция GI Pi – в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Чешуи средней величины (длина до 1,1 мм). Туловищные чешуи двух типов: 1) с плоским нерасчлененным центральным отделом кроны, с шипами на его заднебоковых отделах и с высоким основанием, 2) с желобовидным центральным отделом кроны, боковыми продольными ребрами и рядами шипиков (до 4) ниже ребер. Один шип расположен под задним концом кроны. Второй тип обычно имеет длинный передний отросток основания. В пульпарном углублении открывается медиальный и до трех пар латеральных пульпарных каналов. Расширения латеральных пульпарных каналов образуют ряд лакун в шейке и в нижней части кроны. Дентиновые каналы и дентинные каналцы узкие и прямые. Ветвистые дентинные каналцы развиты в пределах кроны, реже и в основании.

Распространение. Р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; верхняя часть самойловичской свиты, венлок, нижний силур; р. Матусевича, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур.

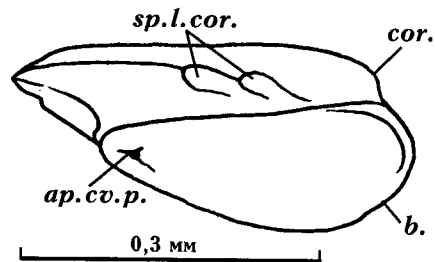


Рис. 35. *Paralogania klubovi* Märss et Karatajütë-Talimaa. Голотип – LIG, 35-834, вид сбоку снизу, передний конец чешуи справа [Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002, fig. 8G]. Обр. 2ж, пачка 2, слой 1, о. Пионер, архипелаг Северная Земля, Россия; средний? лландовери, нижний силур

Paralogania klubovi Märss et Karatajütë-Talimaa, 2002

Рис. 35

Paralogania klubovi: Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002, p. 393–396, fig. 8–10.

Голотип – LIG, № 35-834, туловищная чешуя; обр. 2ж, пачка 2, местонахождение на о. Пионер, архипелаг Северная Земля, Россия; средний лландовери, нижний силур. Fig. 8G [Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002].

Материал. 32 чешуи. Коллекция LIG 35 находится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Чешуи очень мелкие (0,3–0,45 мм). У туловищных чешуй центральный отдел кроны узкий, желобовидный или более широкий, плоский. Боковые шипики (2–3) расположены в передней части боковых ребер или могут быть расширены в виде плоских коротких участков. Основание низкое, более выпуклое в передней части. Многочисленные отверстия дентиновых каналов расположены на поверхности пульпарного углубления (у головных и переходных чешуй). Короткий пульпарный канал развит только в туловищных чешуях. Проксимальные части дентинных каналцев расширены.

Распространение. О. Пионер, архипелаг Северная Земля, Россия; средний? лландовери, нижний силур.

Paralogania kachanovi Karatajütë-Talimaa et Märss, 2002

Рис. 36

Paralogania kachanovi: Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002, p. 421–423, fig. 11.

Голотип – LIG, № 35-051, туловищная чешуя; обр. 12, о. Пионер, архипелаг Северная Земля, Россия; пржидол, верхний силур. Fig. 11L [Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002].

Материал. Более 200 чешуй, пиритизированных, но относительно хорошей сохранности.

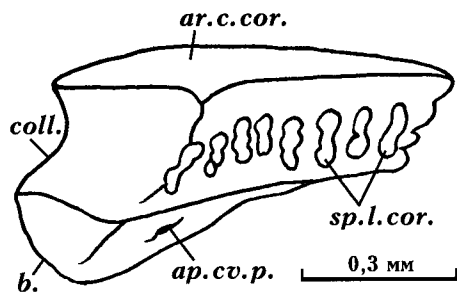


Рис. 36. *Paralogania kachanovi* Karatajütë-Talimaa et Märss. Голотип – LIG, 35-051, вид сбоку [Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002, fig. 11L]. Обр. 12, о. Пионер, архипелаг Северная Земля, Россия; пржидол, верхний силур.

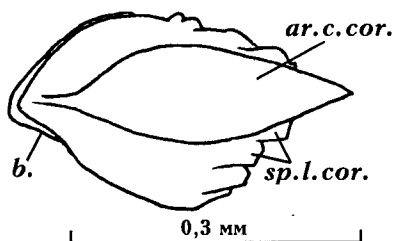


Рис. 37. *Paralogania wilsoni* Karatajütë-Talimaa et Märss. Голотип – GI, Pi 7598, вид сверху [Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002, fig. 9M]. Обр. MF 157-2, р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; краснобухтинская свита, пржидол, верхний силур.

Коллекция LIG 35 находится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Чешуи средней величины, длиной 0,9–1,3 мм. Туловищные чешуи ромбовидные, с широкой и плоской кроной, состоящей из одного центрального отдела. На заднебоковых участках кроны развито по одному ряду шипиков (6–8) и один шипик под задним концом кроны. Шипики короткие, вытянутые в высоту. На поверхности задней части кроны может присутствовать тонкая медиальная борозда. В туловищных чешуях развит короткий пульпарный канал.

Распространение. О. Пионер, архипелаг Северная Земля, Россия; пржидол, верхний силур.

Paralogania wilsoni Karatajütë-Talimaa et Märss, 2002

Рис. 37

Paralogani wilsoni: Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002, p. 418–421, fig. 9, 10.

Голотип – GI, Pi 7598, туловищная чешуя; р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; краснобухтинская свита, пржидол, верхний силур. Fig. 9M [Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002].

Материал. Более 300 чешуй относительно хорошей сохранности. Коллекция GI Pi находится в

Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Туловищные чешуи спереди плавно закруглены. Боковые части кроны широкие, центральный отдел кроны гладкий или с очень неглубоким продольным желобком. На заднебоковых участках кроны развиты 3–4 проксимально расширенные шипа, под задним концом – один шип. Дентинные канальцы очень узкие, слабоветвистые, расположенные близко друг к другу. Есть пульпарный канал.

Распространение. О. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; краснобухтинская свита, пржидол, верхний силур.

Отряд Phlebolepidiformes

Диагноз (основан на целых экземплярах *Phlebolepis elegans* Pander). Небольшие телодонты. Передний край тела тупой, слегка округленный. Передняя треть тела несколько уплощена дорсо-вентрально, задние две трети – латерально сплюснуты. Имеются парные латеральные плавники, а также непарные – дорсальный и анальный. Хвостовой плавник гипоцеркный. Тело имеет наибольшую высоту впереди дорсального плавника. Рот конечный, в виде щели. Глаза латеральные, расположены непосредственно за антеролатеральными углами, окружены двумя дугообразными пластиночками. Наружный скелет состоит из относительно больших чешуй, расположенных мозаично, продольными и диагональными рядами. Морфология чешуй варьирует в зависимости от местоположения на теле.

Крона относительно низкая, пульпарное углубление большое и неглубокое. Во время онтогенетического развития чешуй происходило постепенное нарастание валика основания и образование коротких пульпарных каналов (одного или нескольких). Крона чешуй пронизана сложно построенными дентиновыми каналами и дентинными канальцами.

Состав. Семейство Phlebolepididae Berg, 1940; семейство Katorodidae Märss, Wilson et Thorsteinsson, 2002.

Распространение. Эстония, Латвия, Литва, Швеция, Великобритания, Северная Канада; Калининградская область, Северный Тиман, Тимано-Печорский регион, Средний Урал, Тува, архипелаг Северная Земля (Россия); нижний силур – нижний девон.

Семейство Phlebolepididae Berg, 1940

Типовой род – *Phlebolepis* Pander, 1856.

Диагноз. [Märss et al., 2002, стр. 97–98]. Маленькие веретеновидные телодонты. Передняя часть голово-туловища несколько уплощена дорсо-вентрально, тело за грудными плавниками слегка сужается. Имеются парные грудные плавники, непарный дорсальный и анальный плавник. Хвостовой плавник гипоцеркный. На передних краях плавников отсутствуют большие массивные чешуи.

Орбиты размещены на боках за переднебоковыми углами и окружены орбитальными пластиночками (большими удлинёнными чешуями). Система боковой линии представлена порами, распределёнными регулярными продольными рядами с комиссурами между ними (доказано у *Phlebolepis elegans* Pander). Чешуи от маленьких до больших покрыты продольными или сзади соединяющимися ребрышками, которые могут быть гладкими, с шипиками или бугорочками. Основание распространяется в виде узкого или широкого валика, или имеет глубокий отросток с маленькими вертикальными утолщениями, или основание с передним шпоровидным отростком. Пульпарное углубление широкое и низкое с многочисленными отверстиями дентиновых каналов; пульпарный канал, если присутствует, короткий.

Состав. *Phlebolepis* Pander, 1856; *Helenolepis* Karatajütè-Talimaa, 1978; *Erepsilepis* Märss, Wilson et Thorsteinsson, 2002.

Род *Phlebolepis* Pander, 1856

Phlebolepis: Pander, 1856, S. 59–60; Ritchie, 1968, p. 81–88; Märss, 1986, p. 1–3; Мярсс, 1986, с. 16–17.

Типовой вид – *Phlebolepis elegans* Pander, 1856

Диагноз. Ростральные чешуи – от ромбовидных до округлых, с относительно высокими короткими элементами скульптуры; цефало-пекторальные – крупные, удлинённые, уплощенные, с относительно низкими гребешками в передней части кроны; постпекторальные – ромбовидные, уплощенные, с кроной, покрытой многочисленными продольными, довольно низкими гребешками; прекаудальные – ромбовидные, узкие, с более высокими гребешками; пиннальные (грудные и хвостовые) чешуи – килевидные, короткие и узкие, с такой же скульптурой. Наблюдаются переходы одних морфологических разновидностей в другие. Задние края чешуй зазубренные. Основание сравнительно низкое и отделено от кроны бороздой. У ростральных и цефало-пекторальных чешуй валик основания имеет маленькие вертикальные выросты. Шпоровидный выступ увеличивается у задних чешуй. Пульпарное углубление сравнительно большое. У полностью сформировавшихся чешуй пульпарный канал короткий и узкий. Отверстия дентиновых каналов располагаются густо и равномерно у чешуй с нерасчленённой кроной или образуют продольные ряды у чешуй, крона которых покрыта гребешками. Дентиновые каналы относительно короткие, ветвистые в верхней части. Поверхностный слой кроны образован дентином с тонкими и короткими дентиновыми каналами. Некоторые чешуи пронизаны порами сенсорных каналов. Поры расположены рядами: на дорсальной стороне различаются поры дорсо-медиальных, дорсо-латеральных и супраорбитальных каналов; на вентральной стороне – поры вентро-латеральных каналов. Между каналами находятся поры комиссур.

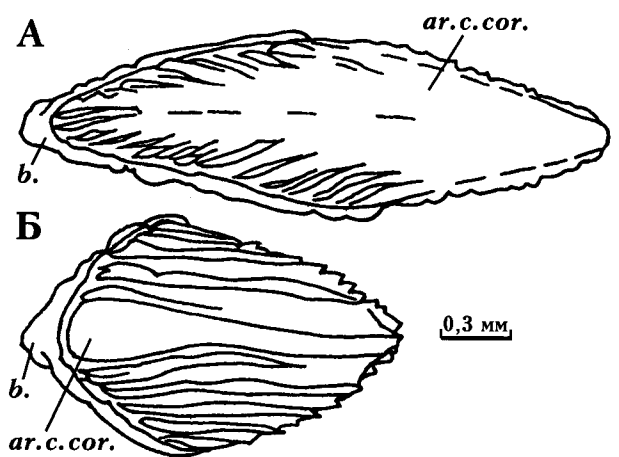


Рис. 38. *Phlebolepis elegans* Pander

A – характерный экз., вид сверху [Мярсс, 1986, рис. 6, фиг. 17]. Обн. Химмисте, о. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои, паадлаский горизонт, лудлов, верхний силур.

B – характерный экз., вид сверху [Мярсс, 1986, рис. 6, фиг. 9]. Обн. Химмисте, о. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои, паадлаский горизонт, лудлов, верхний силур.

Видовой состав. *Phl. elegans* Pander, 1856; *Phl. ornata* Märss, 1986.

Распространение. Эстония, Латвия, Литва; паадлаский горизонт, лудлов; Уэлш Бордерленд, Великобритания; Северный Тиман, Тимано-Печорский регион, Северный и Средний Урал, Россия; лудлов, верхний силур.

Phlebolepis elegans Pander, 1856

Рис. 2, 38

Phlebolepis elegans: Pander, 1856, S. 60, Taf. 5, Fig. 12 a-b; Hoppe, 1934, S. 124–130; Gross, 1967, S. 42–44, Taf. 7, Fig. 11–15, Abb. 15 E-Q; Gross, 1968b; Ritchie, 1968, p. 81–88, Figs 1–4; Fredholm, 1988, p. 163–164, fig. 5A, B, D-F; Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 49–51, рис. 13, фиг. 1–4, табл. VIII, фиг. 1–7; Мярсс, 1979, с. 108–111, рис. 1, 2; Märss, 1986, p. 4–5, fig. 1–4, 5A, B, 7; Мярсс, 1986, с. 16–19, 84–85, рис. 5, 6. Табл. I, II, III, фиг. 1–2; Märss, 1989, fig. 176C1; Karatajütè-Talimaa, Märss, 2002.

Coelolepis luhai: Kiaer, Heitz, 1932, p. 7–8, pl. III, IV.

Голотип – Taf. 5, Fig. 12a–b [Pander, 1856], утрачен.

Неотип – GI, Pi 6685, целый экземпляр, описанный И. Киером в качестве голотипа *Coelolepis luhai* [Kiaer, 1932, pl. III, fig. 1]; обн. Химмисте-Куйгу, о. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои, паадлаский горизонт, лудлов, верхний силур. Неотип выделен Т. Мярсс [1986, с. 17].

Материал. Более 250 экземпляров (чешуйные покровы) и огромное количество изолированных чешуй. Коллекции чешуй под номерами LIG 25

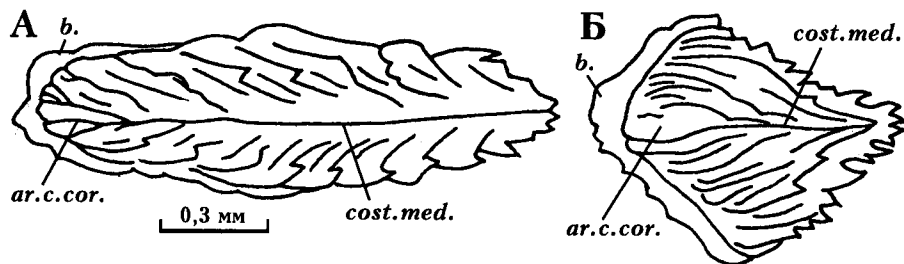


Рис. 39. *Phlebolepis ornata* Märss.

А – характерный экз., вид сверху [Мярсс, 1986, рис. 7, фиг. 15]. Скв. Охесааре, гл. 111,8 м, о. Сааремаа, Эстония; саувереские слои, паадлаский горизонт, лудлов, верхний силур.

Б – характерный экз., вид сверху [Мярсс, 1986, рис. 7, фиг. 10]. Скв. Охесааре, гл. 111,8 м, о. Сааремаа, Эстония; саувереские слои, паадлаский горизонт, лудлов, верхний силур

(Литва и Латвия), LIG 20 (Архангельская область), LIG 35 (Северная Земля) хранятся в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе, коллекция с номерами GI Pi – в Институте геологии Таллинского технического университета.

Диагноз. Небольшие бесчелюстные, длиной до 7,5 см, покрытые относительно крупными уплощенными чешуями разной величины (максимально до 2 мм). Крона рostrальных чешуй с угловатым поперечным гребнем, цефало-пекторальные чешуи с нерасчлененной поверхностью; чешуи остальных морфологических разновидностей – с продольным центральным гребнем и продольными боковыми гребешками. Заднебоковые края кроны мелкозазубренные. Пульпарное углубление большое, окруженное узким и относительно низким валиком основания. Переднебоковые участки основания снаружи отделены от кроны отчетливой, но неглубокой бороздой. Нередко развит короткий шпоровидный выступ основания. Пульпарный канал один, короткий. В дентиновой ткани кроны дентиновые каналы расположены равномерно или продольными рядами. Чешуи, на которых открываются сенсорные каналы, пронизаны одной или несколькими порами. Наружное отверстие поры небольшое, внутреннее – большого диаметра и окружено валиком или довольно высокой трубкой.

Распространение. Прибалтика (Эстония, Латвия, Средняя Литва – *Phl. cf. Phl. elegans*); паадлаский горизонт; Уэльс Бордерленд, Великобритания; горсти и лудфорд, лудлов; Хорейверская депрессия, Тимано-Печорский регион (Республика Коми, Архангельская область); Северный и Средний Урал; р. Спокойная и р. Матусевича, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьепойнинская свита, верхняя часть лудлова, верхний силур [Каратайте-Талимаа, 1978; Märss, 1986; Мярсс, 1986; Karatajūtė-Talimaa, Brazauskas, 1994; Karatajūtė-Talimaa, Märss, 2002]; о. Готланд; слои Хемсе, лудлов, верхний силур [Fredholm, 1988].

Phlebolepis ornata Märss, 1986

Рис. 39

Phlebolepis ornata: Märss, 1986, p. 6–10, fig. 5 C–H, 6, 7; Мярсс, 1986, с. 19–21, 85, рис. 7, табл. III, фиг. 3–4, табл. IV, фиг. 1–15; Fredholm, 1988, p. 164, fig. 5C, 6.

Голотип – GI, Pi 5818, постпекторальная чешуя; скв. Охесааре, гл. 111,8 м, о. Сааремаа, Эстония; саувереские слои, паадлаский горизонт, лудлов, верхний силур. Fig. 5G, H [Märss, 1986].

Материал. Более 200 чешуй разной сохранности. Коллекция GI, Pi хранится в Институте геологии Таллинского технического университета.

Диагноз. Чешуи длиной до 2 мм, хрупкие, с резкими угловатыми скульптурными элементами, которые направлены косо назад к центральному гребню. Заднебоковые края кроны – сильно зазубренные. Крона отделяется от основания неглубокой бороздой. Основание низкое, в виде узкого валика с маленькими вертикальными отростками у чешуй передней части тела, с выступающим вперед передним отделом и со шпоровидным отростком у чешуй задней части тела. Гистологическое строение сходно с *Phl. elegans*. Имеются чешуи с порами каналов боковой линии.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; саувереские слои, паадлаский горизонт, лудлов [Мярсс, 1986]; о. Готланд; слои Хемсе, лудлов, верхний силур [Fredholm, 1988].

Род *Helenulepis* Karatajūtė-Talimaa, 1978

Helenulepis: Каратайте-Талимаа, 1978, с. 51–53.

Типовой вид – *Helenulepis obruchevi* Karatajūtė-Talimaa, 1978.

Диагноз. Чешуи средней величины с ромбовидной, удлинено-овальной или клиновидной кроной. Крона отодвинута назад, одинаковой высоты на всем протяжении. Продольные борозды делят крону на центральный и боковые отделы, или же крона покрыта многочисленными продольными ребрами. Шейка – в виде неглубокой борозды. Основание оттянуто вперед, у взрослых чешуй с большим вертикальным отделом. Пульпарное углубление широкое у молодых чешуй и узкое, щелевидное у взрослых, помещается позади вертикального выступа или в передней части основания. В первом случае развит короткий пульпарный канал, во втором – большая, но низкая пульпарная полость, не достигающая до конца кроны. При нарастании дентиновой ткани пульпарная полость становится сложной, с боковыми ответвлениями. Крона с расчлененной на продольные участки передней частью имеет три

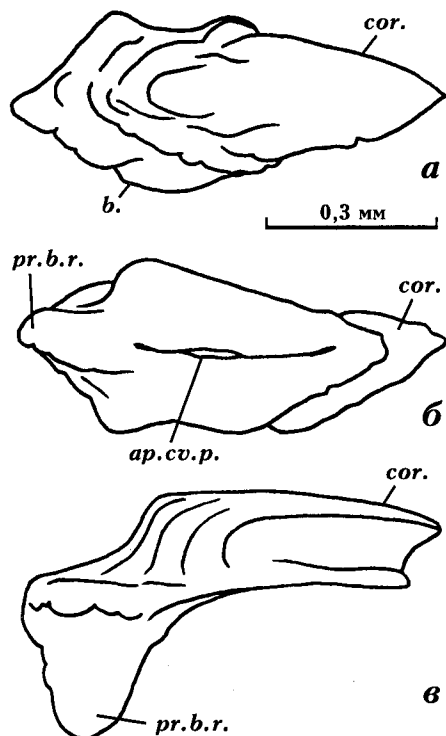


Рис. 40. *Helenolepis obruchevi* Karatajūtė-Talimaa. Голотип – LIG, T-409: а – вид сверху, б – вид снизу, в – вид сбоку [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. X, фиг. 1 а, б, в]. Обр. 236, р. Элегест, Тува, Россия; пичишуйские слои, пржидол, верхний силур

пульпарных канала. Дентиновые каналы относительно широкие, наиболее длинные по краям и в задней части кроны, располагаются рядами или равномерно, открываются в пульпарное углубление (на поверхности продольных борозд), пульпарную полость и пульпарные каналы. Поры сенсорных каналов боковой линии приурочены к передней части чешуи, встречаются у большого числа чешуй.

Видовой состав. *H. obruchevi* Karatajūtė-Talimaa, 1978; *H. multicostata* Karatajūtė-Talimaa, 1978; *H. navicularis* Karatajūtė-Talimaa; 1978.

Распространение. Разрезы Элегест и Кадвой, Тува, Россия; пичишуйские и таугантелийские слои, пржидол, верхний силур.

Helenolepis obruchevi Karatajūtė-Talimaa, 1978

Рис. 40

Helenolepis obruchevi: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 53–58, табл. IX–XI, XV, фиг. 1–6, рис. 14, 15, фиг. 1–4.

Голотип – LIG, № T-409, туловищная чешуя; разрез на р. Элегест, Тува, Россия; пичишуйские слои, пржидол, верхний силур. Табл. X, фиг. 1а, б, в [Каратаюте-Талимаа, 1978].

Материал. Несколько сот чешуй, в основном, фрагментарных. Коллекция LIG T находится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Туловищные чешуи удлиненные, ромбовидные, овальные. Крона средней высоты, отодвинутая назад, с продольными бороздами в передней части. Задняя часть кроны короткая (у чешуй с большим основанием) или длинная (у удлиненных узких чешуй с укороченным основанием). Шейка отчетливая, в виде борозды. Основание молодых чешуй низкое, валикообразное, с утолщенной передней частью и большим пульпарным углублением. В пульпарном углублении развита более глубокая центральная борозда и иногда менее глубокие и короткие боковые борозды. Центральное пульпарное углубление щелевидное или в виде ряда отдельных отверстий, сохраняется до конца роста чешуи и помещается позади вертикального отдела основания. Поры сенсорных каналов приурочены к продольным бороздам кроны. Пульпарный канал узкий и короткий. Дентиновые каналы наиболее густо расположены в центральной части кроны, в боковых ребрах образуют один ряд.

Распространение. Разрезы на р. Элегест и р. Кадвой, Тува, Россия; пичишуйские слои, пржидол, верхний силур.

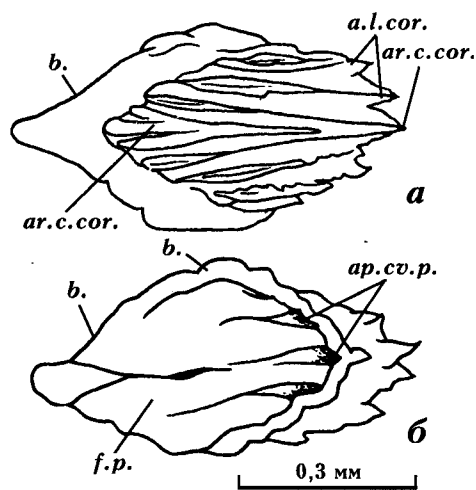


Рис. 41. *Helenolepis multicostata* Karatajūtė-Talimaa. Голотип – LIG, T-078: а – вид сверху, б – вид снизу. [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XIV, фиг. 5 а, б]. Обр. 644, р. Кадвой, Тува, Россия; пичишуйские слои, пржидол, верхний силур

Helenolepis multicostata Karatajūtė-Talimaa, 1978

Рис. 41

Helenolepis multicostata: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 58–62, табл. XIII, фиг. 1, 2, 7–11, табл. XIV; рис. 16.

Голотип – LIG, № T-078, туловищная чешуя; местонахождение на р. Кадвой, Тува, Россия; пичишуйские слои, пржидол, верхний силур. Табл. XIV, фиг. 5 [Каратаюте-Талимаа, 1978].

Материал. Около 60 чешуй хорошей сохранности. Коллекция LIG T находится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

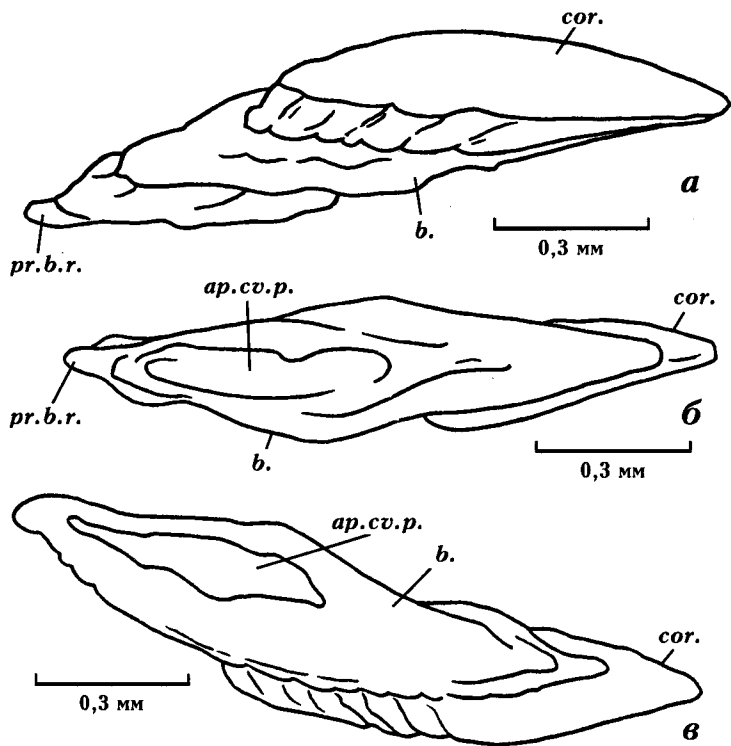


Рис. 42. *Helenolepis navicularis* Karatajūtė-Talimaa. Голотип – LIG, T-107: а – вид сверху-сбоку, б – вид снизу, в – вид снизу-сбоку [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XVI, фиг. 5 а, б; табл. XVII, фиг. 12]. Обр. 271-3А, р. Элегест, Тува, Россия; таугангелийские слои, пржидол, верхний силур

Диагноз. Небольшие, уплощенные ромбовидные чешуи (длиной до 0,9 мм). Крона низкая, покрыта многочисленными продольными ребрами. На кроне выделяется центральный отдел, имеющий иногда форму гребня. Заднебоковые края кроны зубчатые. Основание низкое, с относительно широкой, выступающей вперед передней частью. Иногда развит длинный шпоровидный отросток. У взрослых чешуй имеется небольшой шиповидный вертикальный отдел основания. Пульпарное углубление у молодых чешуй большое, но неглубокое, с продольными бороздами. Центральная продольная борозда наиболее широкая и длинная. К концу формирования чешуи остается одно щелевидное пульпарное углубление, расположенное позади вертикального выступа основания. Пульпарный канал один, короткий. Пульпарное отверстие одно, небольшое, заметное только на молодых чешуях. Дентиновые каналы тонкие, короткие, открываются в пульпарное углубление и пульпарный канал. Расположение дентиновых каналов зависит от скульптуры кроны. В центральном отделе кроны их больше всего. В более узких ребрах кроны имеется один ряд дентиновых каналов. Чешуи с порами сенсорных каналов встречаются очень редко.

Распространение. Разрез на р. Кадвой, Тува, Россия; верхняя часть пичишуйских и нижняя часть таугангелийских слоев, пржидол, верхний силур.

Helenolepis navicularis Karatajūtė-Talimaa, 1978

Рис. 9, 42

Helenolepis navicularis: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 62–66, табл. XV, фиг. 7, 8, табл. XVI, XVII, фиг. 7–10, рис. 17.

Голотип – LIG, № T-107, туловищная чешуя; местонахождение на р. Элегест, Тува, Россия; таугангелийские слои, пржидол, верхний силур. Табл. XVI, фиг. 5а, б; табл. XVII, фиг. 12 [Каратаюте-Талимаа, 1978].

Материал. Несколько сотен чешуй разной степени сохранности. Коллекция LIG T находится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Большие (длиной до 2,2 мм), удлинённые чешуи. Туловищные чешуи вытянутые ромбовидные, ладьевидные, с заостренными передним и задним концами. Крона относительно низкая, одинаковой высоты на всем протяжении, с продольными бороздками по переднебоковым краям. Две продольные борозды – более глубокие и длинные, делят крону на центральный и боковые отделы. Поверхность задней части кроны всегда гладкая. Передняя горизонтальная часть основания и вертикальный его отдел могут достигать больших размеров. Задняя часть основания всегда низкая. Пульпарное углубление и пульпарное отверстие расположены в передней части основания. У взрослых чешуй развита большая пульпарная полость и короткий пульпарный канал. Пульпарная полость сложная, с боковыми ответвлениями и перемычками. У чешуй с кроной, разделенной на три продольных отдела, имеются три пульпарных канала – центральный, более широкий, и два боковых. Дентиновые каналы относительно широкие, более длинные по краям и в задней части кроны. Базальный слой довольно тонкий.

Наружное отверстие пор сенсорных каналов приурочено к продольным бороздам, внутреннее отверстие иногда окружено невысоким валиком.

Распространение. Разрезы Элегест и Кадвой, Тува, Россия; таугантелейские слои, пржидол, верхний силур.

Семейство *Katorodidae* Märss, Wilson et Thorsteinsson, 2002

Типовой род – *Katorodus* Turner et Peel, 1986.

Диагноз. Головные, переходные и туловищные чешуи хорошо различаются по морфологическим признакам, наличию пульпарных каналов и расположению дентиновых каналов. Крона туловищных чешуй состоит из 1-3-5 отделов, соответственно, развиты один, три или пять пульпарные каналы. В каждом отделе имеется один или несколько рядов дентиновых каналов. Они толстые, с многочисленными боковыми ответвлениями и открываются в пределах пульпарного углубления.

Состав. *Katorodus* Turner, 1991; *Goniporus* Gross, 1967.

Род *Katorodus* Turner et Peel, 1986

Katorodus: Gross, 1967, S. 24; Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 32–33.

Katorodus: Turner, Peel, 1986, p. 80; Turner, 1991, p. 87–115.

Типовой вид – *Katorodus tricavus* Gross, 1967.

Диагноз. Пульпарное углубление большое, занимает основную площадь основания, окружено невысоким валиком основания. По мере нарастания базального слоя пульпарное углубление становится менее глубоким. В пределах пульпарного углубления расположены многочисленные поры – отверстия дентиновых каналов. Поры могут располагаться равномерно, по определенным линиям или в ориентированных углублениях. Рисунок расположения пор дентиновых каналов зависит от рисунка и степени расчленения кроны. У головных чешуй нет пульпарного канала. Чешуи переходного типа снабжены одним коротким пульпарным каналом. В туловищных чешуях может быть один пульпарный канал, три или пять. Их число зависит от количества свободных задних участков кроны. Центральное пульпарное отверстие расположено в заднем углу пульпарного углубления, боковые – по его заднебоковым краям. Дентиновые каналы широкие, с многочисленными ответвлениями в нижней части. Верхняя часть кроны содержит тонкие дентинные каналы.

Видовой состав. *K. tricavus* (Gross, 1967); *K. timanicus* (Karatajūtė-Talimaa, 1967); *K. lithuanicus* (Karatajūtė-Talimaa, 1978); *K. serratus* Märss, Wilson et Thorsteinsson, 2002, *K. gemellus* Märss, Wilson et Thorsteinsson 2002.

Распространение. Литва, Латвия, Эстония, Россия (Северный Тиман, Тимано-Печорский регион),

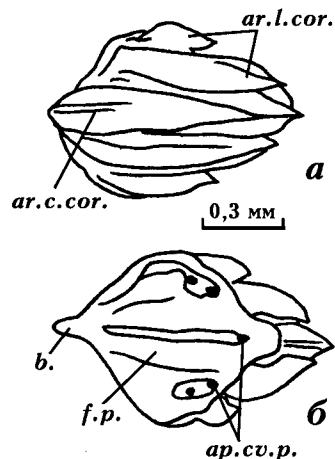


Рис. 43. *Katorodus tricavus* (Gross). Голотип – МВ, f. 903: а – вид сверху, б – вид снизу [Gross, 1967, Taf. 2, Fig. 23 a, b]. Валун Вей. 1, Северо-Германская низменность.

Великобритания (Уэлш Бордерленд), валунный материал Северо-Германской низменности, Канадская Арктика – верхний лудлов – нижний лохов.

Katorodus tricavus (Gross, 1967)

Рис. 43

Katorodus tricavus: Gross, 1967, S. 25–27, Taf. 2, Fig. 22–30, Taf. 3, Fig. 1, 2, Abb. 10A-F; Turner, 1973, fig. 5b; Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 37–41, табл. 1, фиг. 1–5, рис. 2, 3; Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 33–36, табл. I, II, рис. 4, рис. 5, фиг. 1, рис. 6, фиг. 4–6; Мярсс, 1986, с. 21–24, табл. III, фиг. 5–8, табл. V, VI, фиг. 1–4, рис. 8, 9.

Katorodus triangulus: Gross, 1967, S. 27–29, Taf. 3, Fig. 3–12, Abb. 10 G-P.

Katorodus rhizoides: Gross, 1967, S. 29–30, Taf. 4, Fig. 22–26, Abb. 10 Q-R.

Katorodus grossi: Каратаюте-Талимаа, 1970, с. 41–46, рис. 4–7, табл. I, фиг. 1–5.

Katorodus tricavus: Turner, 1991, p. 87–115 (pars), fig. 4 (pars).

Голотип – МВ, f. 903, туловищная чешуя; валун (Вей. 1) Северо-Германской низменности; пржидол, верхний силур. Taf. 2, Fig. 23 [Gross, 1967].

Материал. Около 300 чешуй разной сохранности. Коллекция LIG 25 находится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе и коллекция GI Pi – в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Туловищные чешуи низкие, ромбовидной, овальной, килевидной формы, длиной до 1,4 мм. Крона состоит из центрального продольного отдела и боковых (по одному или два с каждой стороны). Задние части боковых отделов кроны могут сливаться с центральным (у килевидных чешуй) или заканчиваться свободными заостренными участками. Задняя часть центрального отдела

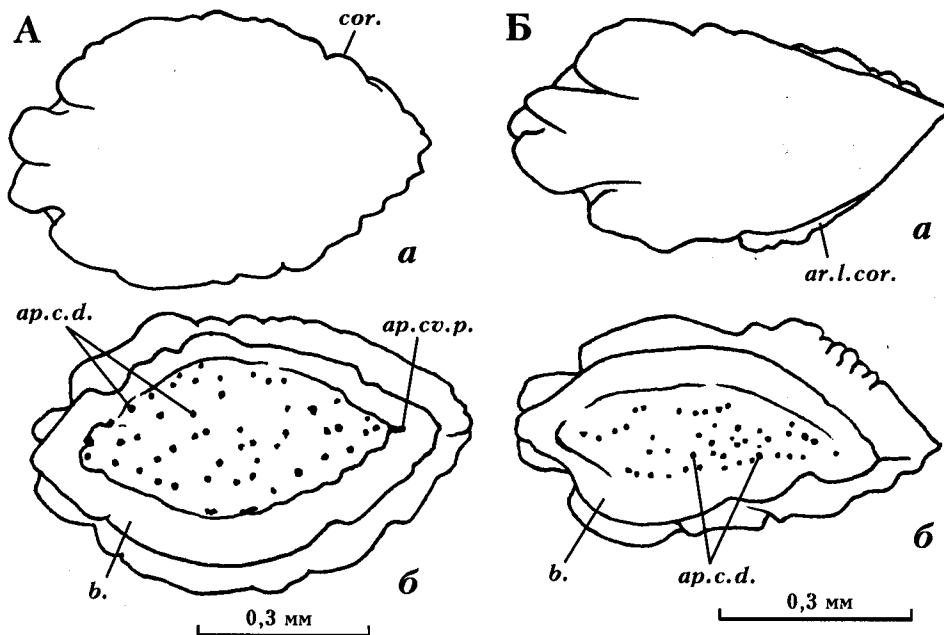


Рис. 44. *Katoporodus timanicus* (Karatajūtė-Talimaa).

А – голотип – LIG, 5-01013: а – вид сверху, б – вид снизу [Obruchev, Karatajūtė-Talimaa, 1967, fig. 11, 12]. Обн. 32 (=28); р. Великая, Северный Тиман, Россия; ептарминская свита, пржидол, верхний силур.

Б – характерный экз. LIG, 5-01035: а – вид сверху, б – вид снизу [Obruchev, Karatajūtė-Talimaa, 1967, fig. 9, 10]. Обн. 32 (28), р. Великая, Северный Тиман, Россия; ептарминская свита, пржидол, верхний силур

нередко расширена на конце, трехвершинная. Основание низкое. Пульпарное углубление с тремя продольными углублениями или бороздами, которые у более старых чешуй исчезают. Основание у полностью развитых чешуй плоское. Иногда в передней части основания имеется шпоровидный отросток. Дентиновые каналы широкие, с боковыми ответвлениями.

Распространение. Литва, Латвия, Эстония; курессаарский, каугатумаский, охесаарский (без верхов) горизонты, лудлов и пржидол; Великобритания; пржидол; Канадская Арктика; пржидол; валунный материал Северо-Германской низменности; пржидол, верхний силур.

Katoporodus timanicus (Karatajūtė-Talimaa, 1967)

Рис. 44

Trimerolepis timanica: Karatajūtė-Talimaa in Obruchev, Karatajūtė-Talimaa, 1967, text-figs 8–12.

Katoporus timanicus: Каратайте-Талимаа, 1970, с. 46–50, рис. 8, 9, табл. I, фиг. 6, 7; Каратайте-Талимаа, 1978, с. 37–41, табл. III, IV, фиг. 1–6, рис. 5, фиг. 2, 3, рис. 8, фиг. 1, 2, рис. 9; Мярсс, 1986, с. 24–26, табл. VI, фиг. 5–11, рис. 10; Märss, 1989, fig. 176 H1; Märss, 1990, pl. 19, fig. 1.

Katoporus grossi: Turner, 1973, fig. 7C.

Katoporodus timanicus: Turner, 1991, p. 87–115 (pars).

Голотип – LIG, № 5-01013, туловищная (переходная?) чешуя; р. Великая, Северный Тиман, Россия; ептарминская свита, пржидол, верхний силур. рис. 8, фиг. 3а, б [Каратайте-Талимаа, 1970].

Материал. Несколько тысяч чешуй прекрасной сохранности с Северного Тимана и более ста чешуй хорошей сохранности из Латвии. Коллекция LIG 5

находится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе и коллекция GI Pi – в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Чешуи средней величины (длиной до 1,4 мм). К переходным или туловищным относятся широкие чешуи с гладкой кроной и слабым расчленением краев кроны. Туловищные чешуи ромбовидные или клиновидные. Центральный отдел выделяется только в передней части кроны. По заднебоковым краям кроны развиты узкие продольные участки с зубренным наружным краем. Клиновидные чешуи могут иметь более высокое основание с сосковидными отростками. Пульпарное углубление большое и неглубокое. Пульпарный канал относительно короткий. Дентиновые каналы и их отверстия располагаются равномерно, а в узких чешуях образуют продольные ряды. Вертикальные дентиновые каналы широкие, с утолщениями и боковыми ответвлениями.

Распространение. Латвия; верхи охесаарского и низы тильжеского горизонтов, верхний пржидол – основание лохкова; Северный Тиман, Россия; ептарминская свита, верхний пржидол; ? Великобритания; верхний пржидол–нижний диттон, верхний силур – основание нижнего девона.

Katoporodus lithuanicus (Karatajūtė-Talimaa, 1967)

Рис. 45

Trimerolepis lithuanica: Obruchev, Karatajūtė-Talimaa, 1967, pl. I, fig. 4–6, fig. 1–7.

Katoporus tricavus: Каратайте-Талимаа, 1970, с. 37–41, рис. 2, фиг. 1–6, табл. I, фиг. 1–5.

Katoporodus lithuanicus: Turner, 1991, p. 87–115 pars, fig. 6c, 7c.

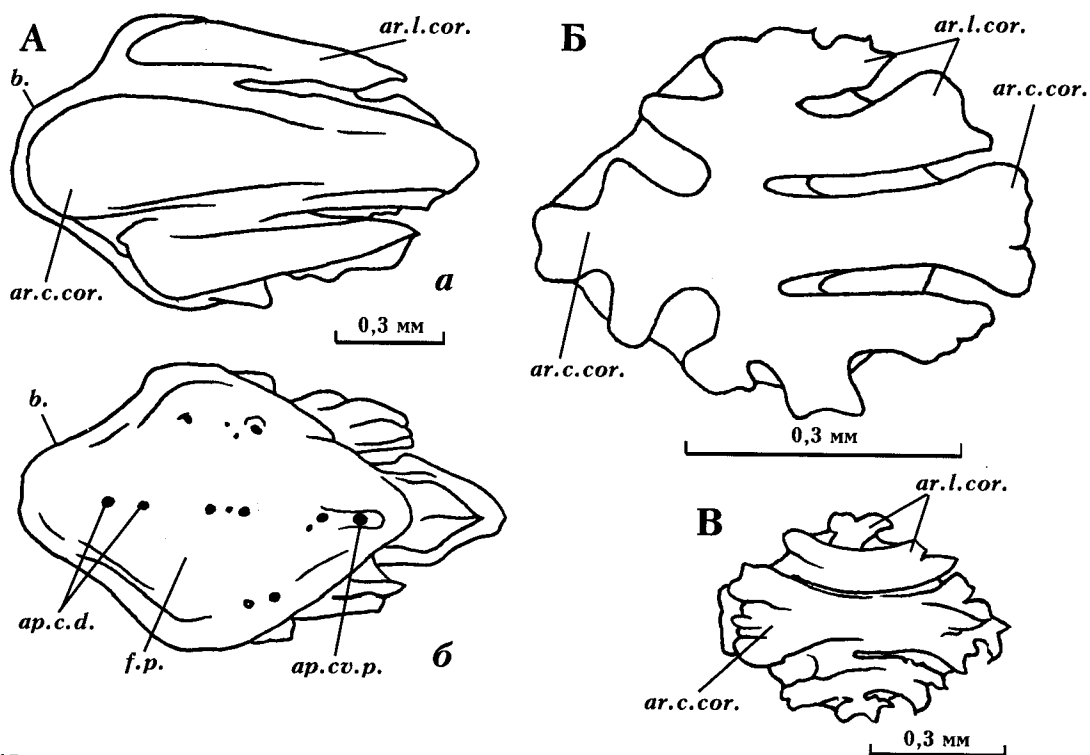


Рис. 45. *Katopodus lithuanicus* (Karatajūtė-Talimaa)

А – голотип – LIG, 5-00429: а – вид сверху, б – вид снизу [Obruchev, Karatajūtė-Talimaa, 1967, pl. I, fig. 5, 6]. Скви. Стонишкяй, гл. 1211–1217 м, Литва; юрасская свита (верхи), пржидол, верхний силур.

Б – характерный экз. LIG, 25-0296, вид сверху [Каратаюте-Талимаа, 1978, рис. 10]. Скви. Неманская-4, гл. 1277,0 м, Калининградская область, Россия; верхи юрасской свиты, пржидол, верхний силур.

В – характерный экз. LIG, 25-0290, вид сверху [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. V, фиг. 4 а]. Скви. Западно-славская-12, гл. 1239,7 м, Калининградская область, Россия; верхи юрасской свиты, пржидол, верхний силур

Голотип – LIG, № 5-00429, туловищная чешуя. Скви. Стонишкяй, гл. 1214–1217 м, Литва; верхи юрасского горизонта, пржидол, верхний силур [Каратаюте-Талимаа, 1970, рис. 2, фиг. 5а, б].

Материал. Около сотни чешуй очень хорошей сохранности. Коллекции LIG 5 и LIG 25 находятся в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Относительно мелкие чешуи (длиной до 0,85 мм, в среднем 0,5–0,6 мм, при ширине 0,3–0,4 мм). Крона туловищных чешуй четко разделена на тонкие продольные отделы. Передние части отделов разделены глубокими выемками, а задние – узкими, но длинными щелями. Центральный отдел наиболее длинный, с трехлопастным (трехвершинным) задним концом. Боковые отделы (по два, реже по одному с каждой стороны) более короткие, обычно с раздвоенным задним концом. Крайние боковые отделы короткие. Основание высокое, в виде узкого валика вокруг большого пульпарного углубления. Поры дентиновых каналов располагаются равномерно или по трем линиям. Пульпарных отверстий три, пять или одно центральное. Дентиновые каналы широкие, с боковыми ответвлениями. В краевых выступах кроны дентиновые каналы особенно длинные.

Распространение. Балтийская синеклиза (Калининградская область России, Литва); верхи юрасской

свиты, пржидол, верхний силур; Варандей-Адзвинская зона Тимано-Печорского региона, север Архангельской области, Россия; верхи пржидола, верхний силур.

Род *Goniporus* Gross, 1967

Goniporus: Gross, 1967, S. 30; Turner, 1973, p. 633; Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 45–46.

Типовой вид – *Thelodus alatus* Gross, 1947.

Диагноз. Туловищные чешуи ромбические, крона разделена на центральный отдел и одну, две или три пары боковых крыловидных отделов. Основание ромбовидное, в передней части сильно выпуклое. У заднебоковых краев основания в неглубокой краевой борозде присутствуют три или пять отверстий пульпарных каналов. Отверстия располагаются под углом. Вершиной угла является отверстие центрального пульпарного канала. У молодых чешуй впереди пульпарных отверстий прослеживаются продольные ряды небольших отверстий дентиновых каналов. В зависимости от числа боковых отделов кроны развиты одна, три или пять пульпарных полостей. Дентиновые каналы относительно тонкие. Дентинные каналы также тонкие, ветвистые.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Литва, Латвия, Эстония; пржидол, за исключением верхней части («зоны

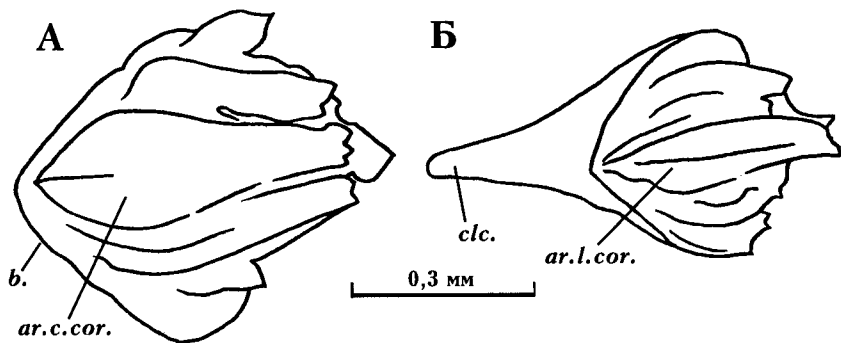


Рис. 46. *Goniporus alatus* (Gross)
 А – характерный экз. LIG, 35-240, вид сверху [Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002, fig. 16E]. Обн. 41, сл. 1, р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; краснобухтинская свита, пржидол, верхний силур.

Б – характерный экз. LIG, 35-252, вид сверху [Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002, fig. 16Q]. Обн. 41, сл. 1, р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; краснобухтинская свита, пржидол, верхний силур

акантод»), верхний силур, зона *Turinia pagei*, основание тильжеской свиты, основание лохкова, нижний девон [Каратаюте-Талимаа, 1978; Мярсс, 1986]; Уэльс Бордерленд, Великобритания [Turner, 1973]; Польша [Märss, 1997]; валуны Северо-Германской низменности; пржидол, верхний силур [Gross, 1967]; Канадская Арктика [Märss et al., 1998]; Северный Тиман, Тимано-Печорский регион, Россия; пржидол, верхний силур; о. Октябрьской Революции Северной Земли, Россия; краснобухтинская свита, пржидол, верхний силур [Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002].

Goniporus alatus (Gross, 1947)

Рис. 46

Thelodus alatus: Gross, 1947, S. 105, Taf. I, Fig. 3-6.

Goniporus alatus: Gross, 1967, S. 30–31, Taf. 5, Fig. 1–11, Abb. 12K-Z, 13A-B; Каратаюте-Талимаа, 1970, с. 50–52, рис. 10, фиг. 1, 2; Turner, 1973, fig. 5c, 7a, b; Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. IV, фиг. 7–9, табл. VI, фиг. 6–9, 10?, табл. VII, рис. 6, фиг. 3, рис. 10, фиг. 1–5, рис. 11, 12; Мярсс, 1986, табл. VII, фиг. 1–12, табл. VIII, фиг. 1–12, табл. IX, фиг. 4–11; Märss, 1989, fig. 176H3.

Голотип – МВ, f. 410, туловищная чешуя; валуны окрестности Гданьска, Польша. Хранится в Палеонтологическом музее Берлинского университета Гумбольдта.

Материал. Около тысячи чешуй хорошей сохранности. Коллекции LIG 5 и LIG 25 находятся в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе и коллекция GI Pi – в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Литва, Латвия, Эстония, Великобритания (Уэльс Бордерленд); пржидол, верхний силур и основание лохкова, нижний девон; Канадская Арктика; пржидол, верхний силур; Северный Тиман, Тимано-Печорский регион, Россия; ептарминская свита, пржидол; Польша, валуны Северо-Германской низменности; пржидол; Северная Земля, Россия; краснобухтинская свита, пржидол, верхний силур.

Отряд *Thelodontiformes*

Диагноз. Крона чешуй относительно высокая, грибовидная, конусовидная или листовидная. Шейка хорошо выраженная. Пульпарная полость одна. Имеется одно большое пульпарное отверстие. Крона состоит из ортодентина. Дентинные каналы узкие.

Состав. *Coelolepididae* Pander, 1856; *Turiniidae* Obruchev, 1964; *Nikoliviidae* Karatajütë-Talimaa, 1978; *Apalolepididae* Turner, 1976.

Распространение. Эстония, Латвия, Литва; Калининградская область России; Белоруссия; Украина (Подолія); Скандинавия (Норвегия, Швеция); Великобритания (Шотландия, Англия, Уэльс); Франция, Северная Гренландия; Шпицберген; арктические острова Канады (Корнуоллис, Принца Уэльского, Девон, Элсмир, Аксел Хейберг); север материковой части Канады (Макензи, п-ов Буутия) и Восточная Канада (Нью-Брансвик); США (Невада); север Европейской России (Тимано-Печорский регион, Средний Урал, Новая Земля, архипелаг Северная Земля); Китай; Австралия; Антарктика; Иран; Боливия; нижний силур – верхний девон.

Семейство *Coelolepididae* Pander, 1856

Типовой род – *Coelolepis* Pander, 1856.

Диагноз. Чешуи относительно массивные, с высокой кроной, отчетливой шейкой и большим основанием. Дентинные каналы длинные, слабо ветвистые и узкие даже в устьевой части.

Состав. *Thelodus* Agassiz, 1838; *Lanarkia* Traquair, 1899.

Род *Thelodus* Agassiz, 1838

Thelodus: Agassiz, 1838, p. 91; Gross, 1967, S. 9-10; Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 99-100; Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002.

Coelolepis: Pander, 1856, S. 66.

Pachylepis: Pander, 1856, S. 67.

Типовой вид – *Thelodus parvidens* Agassiz, 1839.

Диагноз. Крона головных чешуй овальная, многоугольная, круглая, с гладкими или зазубренными

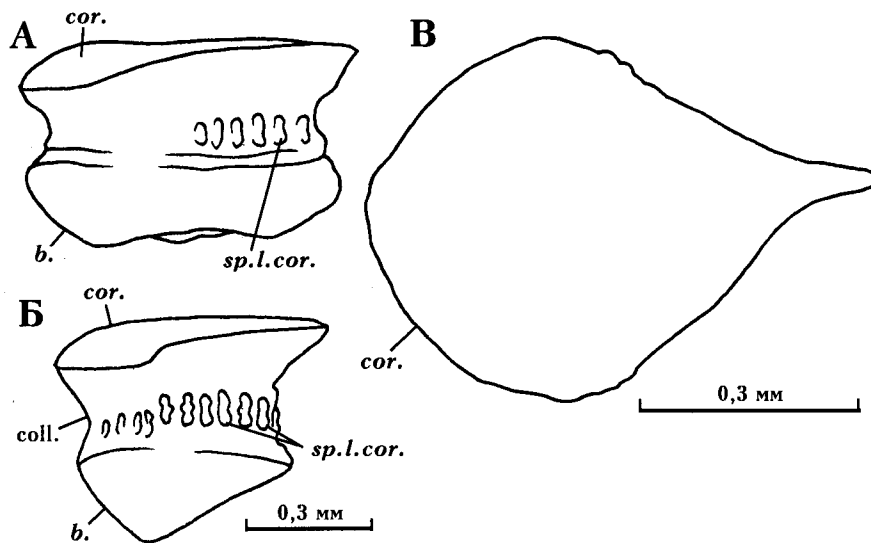


Рис. 47. *Thelodus parvidens* Agassiz.

А – характерный экз. МВ, f. 852, вид сбоку [Gross, 1967, Taf. 1, Fig. 1a]. Валун Вей. 9, Северо-Германская низменность.

Б – характерный экз. МВ, f. 853, вид сбоку [Gross, 1967, Taf. 1, Fig. 3a]. Валун Вей. 1, Северо-Германская низменность.

В – характерный экз. GI, Pi 6884, вид сверху [Мярсс, 1986, табл. XXI, фиг. 8]. Скв. Рухну, гл. 163,2 м, о. Рухну, Эстония. Охесаарский горизонт, пржидол, верхний силур

краями. Переходные чешуи более удлиненные ромбовидные, на их кроне короткие бороздки или ребрышки развиты только в передней части. Скульптура кроны туловищных чешуй состоит из продольных или радиальных ребрышек и борозд. На заднебоковых стенках шейки развиты вертикальные ребрышки. Одна пульпарная полость. Дентинные каналы отходят от пульпарной полости, относительно длинные, прямые или слабоизогнутые, более короткие и не столь правильные в области шейки. В начале формирования чешуй пульпарная полость очень широкая, с широким пульпарным отверстием. По мере старения чешуи полость постепенно сужается до узкого канала, который открывается наибольшим отверстием в центре основания.

Видовой состав. *Th. parvidens* Agassiz, 1839; *Th. laevis* (Pander, 1856); *Th. carinatus* (Pander, 1856); *Th. marginatus* Karatajütë-Talimaa, 1978; *Th. calvus* Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002; *Th. visvaldi* Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002; *Th. ex gr. Th. schmidtii* (Pander, 1856); *Th. trilobatus* (Hoppe, 1931); *Th. sculptilis* Gross, 1967; *Th. admirabilis* Märss, 1982; *Th. matukhini* Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002; *Th. traquairi* (Gross, 1947); *Th. inauditus* Märss, Wilson et Thorsteinsson, 2002.

Распространение. Литва, Латвия, Эстония, Швеция, Норвегия, Великобритания; Калининградская область, Северный Тиман, Тимано-Печорский регион, Средний Урал, Новая Земля, архипелаг Северная Земля, Россия; Восточная и Северная Канада; валуны Северо-Германской низменности; низы лландовери – верхи (без самых верхов) пржидола, силур.

Thelodus parvidens Agassiz, 1839

Рис. 47

Thelodus parvidens: Agassiz, 1839, p. 605–606, Tab. IV, fig. 34–36; Gross, 1947, S. 99, Taf. I, Fig. 11–19; Gross, 1967, S. 10, Taf. I, Fig. 1–7, Abb. 1A–K, 2A–E; Каратаюте-Талимаа, 1970, с. 35, рис. 1; Turner, 1973, fig. 4a; Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 100–102,

табл. XXXII, фиг. 1, 2, рис. 14; Мярсс, 1986, с. 42–44, табл. XXI, XXII, фиг. 1–4, табл. XXIV, фиг. 1–7, рис. 20; Turner, 1986b, p. 1–18, fig. 1, 2A, B, pl. 1A–C, G, 2A–C; Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002; Fredholm, 1988, p. 168–170, fig. 8A, C–F, H.

Pachylepis glaber: Pander, 1856, S. 67, Taf. 4, Fig. 10, Taf. 6, Fig. 1–6, 8.

Pachylepis costatus: Pander, 1856, S. 67, Taf. 6, Fig. 9.

Thelolepis parvidens: Rohon, 1893 pars, S. 32, Taf. I, Fig. 11–13, Taf. II, Fig. 52; Text-fig. 4.

Thelolepis glaber: Rohon, 1893 pars, S. 34, Taf. I, Fig. 8, 17, 18, Taf. II, Fig. 50, Text-fig. 5, 6; Hoppe, 1931, S. 71, Taf. VI, Fig. 19, 20, Taf. 7, Fig. 6.

Thelolepis costata: Rohon, 1893, S. 35, Taf. I, Fig. 5; Hoppe, 1931, S. 72, Taf. VI, Fig. 21, 22, Taf. VII, Fig. 8.

Thelolepis volborthi: Rohon, 1893, S. 36–37, Taf. I, Fig. 14, Fig. 7?

Thelolepis bicostata: Hoppe, 1931, S. 72, Taf. VI, Fig. 23, 24.

Thelodus costatus: Gross, 1947 pars, S. 100, Taf. II, Fig. 1–3; 1967, S. 12, Taf. I, Fig. 8–13, Abb. 1L.

Thelodus bicostatus: Gross, 1947, S. 102, Taf. I, Fig. 2, 10?; 1967, S. 17, Taf. 4, Fig. 19–21, Abb. 4C–D; Turner, 1973, fig. 4b; Turner, 1986, p. 1–18, fig. 2C.

Thelodus pugniformis: Gross, 1967, S. 16–17, Taf. 2, Fig. 7–12, Abb. 2F–G; Turner, 1973, fig. 4 d; Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 114, табл. XXIX, фиг. 7.

Голотип – вероятно, GSM (Geological Survey Museum, Keyworth), 6746 [Turner, 1976, p. 8], туловищная чешуя; Уэлш Бордерленд, Великобритания; лудловская костяная брекчия, пржидол, верхний силур. Pl. 4, figs 34–36 [Agassiz, 1839].

Материал. Несколько тысяч чешуй хорошей сохранности. Часть коллекции хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе (LIG 25), часть – в Институте геологии Таллинского технического университета (коллекция GI Pi) в Эстонии.

Диагноз. Чешуи средней величины длиной до 1 мм, реже до 1,4 мм. Крона туловищных чешуй ром-

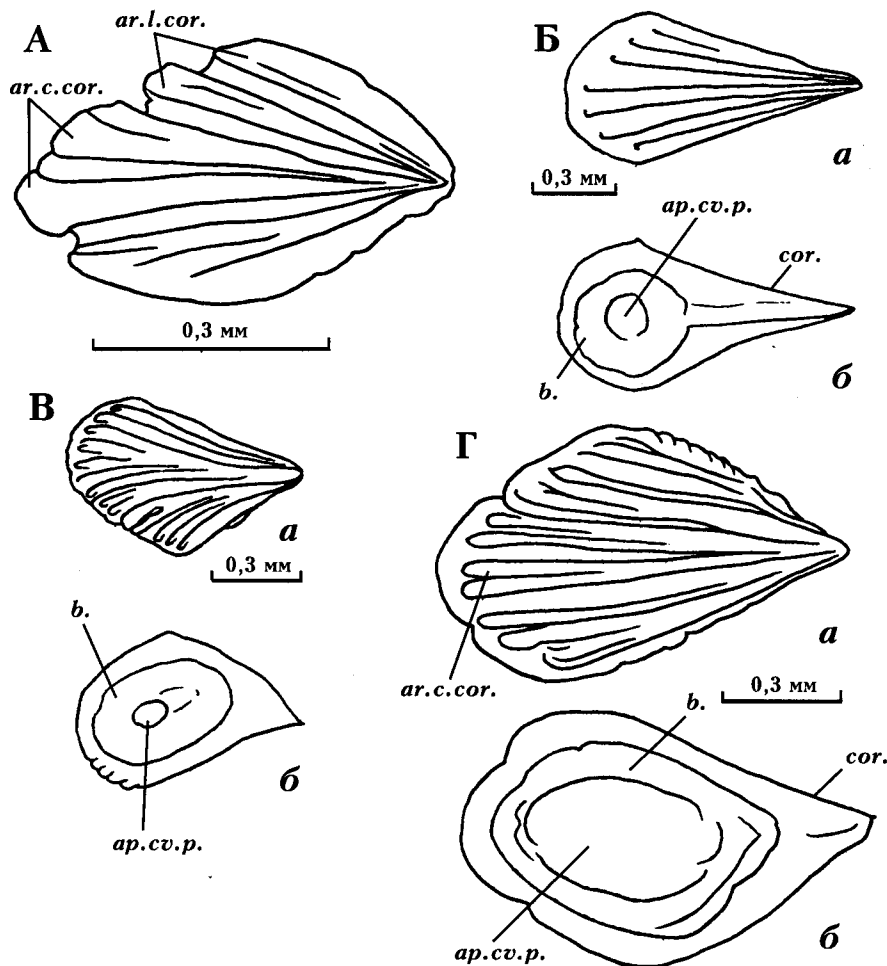


Рис. 48. *Thelodus laevis* (Pander).

А – неотип – GI, Pi 6589, вид сверху [Мярсс, 1986, табл. XVII, фиг. 8]. Обн. Везику, о. Сааремаа, Эстония; везикуские слои, роотсикюлаский горизонт, венлок, нижний силур.

Б – характерный экз.: а – вид сверху, б – вид снизу [Pander, 1856, taf. 4, fig. 12 a]. Вероятно, обн. Везику, о. Сааремаа, Эстония; везикуские слои, роотсикюлаский горизонт, венлок, нижний силур.

В – характерный экз.: а – вид сверху, б – вид снизу [Pander, 1856, Taf. 4, Fig. 12 d]. Вероятно, обн. Везику, о. Сааремаа, Эстония; везикуские слои, роотсикюлаский горизонт, венлок, нижний силур.

Г – характерный экз.: а – вид сверху, б – вид снизу [Gross, 1967, Taf. 1, Fig. 20]. О. Сааремаа, Эстония. Возраст определен как K₁ Schichten, которые соответствуют вийтаским и везикуским слоям роотсикюлаского горизонта, венлок, нижний силур.

боявидная или овальная. Задний отдел немного удлинен, с заостренным концом. Передний край закругленный, боковые углы отчетливые или слегка закругленные. Поверхность кроны гладкая, плоская, со слегка опущенным передним краем. Чешуи со скульптурированной кроной выделяются как головные. Краевые зазубрины могут переходить в резкие ребра, которые иногда доходят до центра кроны, образуя выступающую вершину (*Th. costatus*) или сжатые с боков крону и основание (*Th. pugniformis*). Иногда крона имеет два продольных ребра (*Th. bicostatus*). Шейка высокая, гладкая на переднебоковых стенках и с короткими вертикальными ребрышками (12–15) на заднебоковых. Основание сформировавшейся чешуи довольно высокое, выпуклое, может иметь форму от округлой до ромбовидной. Пульпарное отверстие помещается обычно в центре основания. Дентинные каналцы прямые, более длинные в задней части кроны. В области шейки каналцы изогнутые, располагаются относительно редко.

Распространение. Калининградская область России, Эстония, Латвия и Литва; курессаареский, каугатумаский и охесаареский горизонты, лудлов и пржидол; Великобритания; пржидол; Швеция;

верхняя часть лудлова; валуны Северо-Германской низменности.

Thelodus laevis (Pander, 1856)

Рис. 48

Coelolepis laevis: Pander, 1856, S. 66, Tab. 4, Fig. 11 a-n, Tab. 6, Fig. 10a-c; Rohon, 1893, S. 27, Taf. I, Fig. 1–4, 6; Hoppe, 1931, S. 67, Taf. VI, Fig. 1–5, Taf. VII, Fig. 1, 5.

Coelolepis schmidtii: Pander, 1856, S. 66, Tab. 4, Fig. 12a-g; Rohon, 1893, S. 28, Taf. I, Fig. 9a-c; Fig. 3a, b; Hoppe, 1931 (pars), S. 69, Taf. VI, Fig. 13–15, Taf. VII, Fig. 1–5.

Coelolepis goebelii: Pander, 1856, S. 66, Tab. 4, Fig. 13a-l; Hoppe, 1931, S. 69, Taf. VI, Fig. 10.

Coelolepis zitteli: Rohon, 1893, S. 30, Taf. I, Fig. 10.

Thelodus laevis und *Thelodus schmidtii*: Gross, 1947, S. 107, Taf. I, Fig. 1.

Thelodus schmidtii: Gross, 1967, S. 14–15, Taf. 1, Fig. 20–29, Abb. 3F-I, 4A-B; Gross, 1968a, S. 372–373, Abb. 2, 5D-E; Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 103–107, табл. XXVII, XXVIII, XXXII, фиг. 3, рис. 24, фиг. 1.

Thelodus laevis: Gross, 1967, S. 15–16, Taf. 1, Fig. 14–19, Abb. 2H-J, 3A-E; Gross, 1968, S. 371–372,

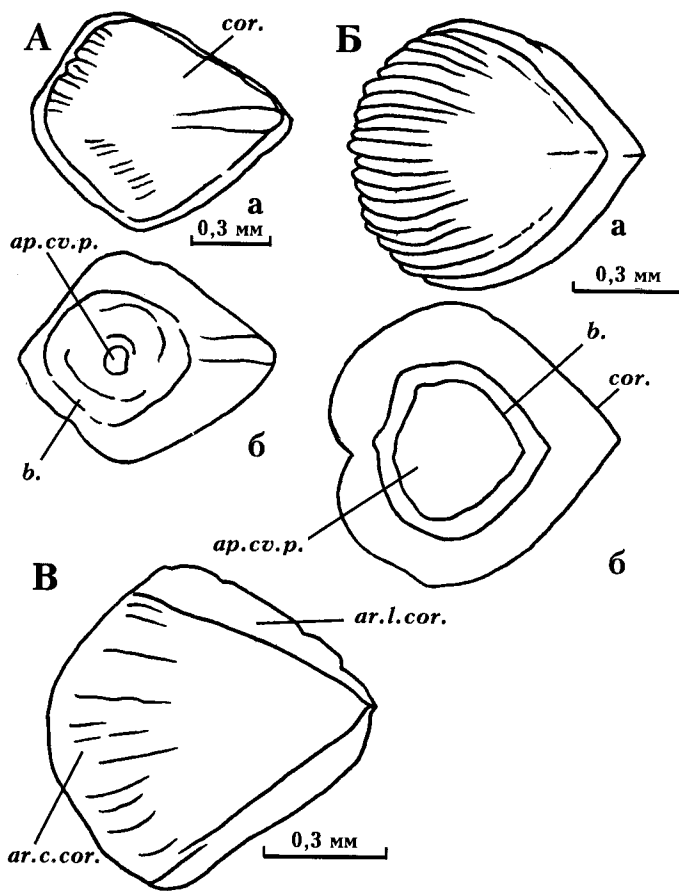


Рис. 49. *Thelodus carinatus* (Pander)

А – синтип: а – вид сверху, б – вид снизу [Pander, 1856, Taf. 4, Fig. 14]. Местонахождение Rootsikülle, отмеченное Х. Пандером, не обозначает определенного местонахождения в его работе, а окрестности около поселка Кихельконна. Возможным местонахождением чешуй может быть Вийта или Везику – роотсикюлааский горизонт, венлок, нижний силур – или Химмисте – паадлааский горизонт, лудлов, верхний силур.

Б – синтип: а – вид сверху, б – вид снизу [Pander, 1856, Taf. 6, Fig. 13]. Местонахождение Rootsikülle, отмеченное Х. Пандером, не обозначает определенного местонахождения в его работе, а окрестности около поселка Кихельконна. Возможным местонахождением чешуй может быть Вийта или Везику, роотсикюлааский горизонт, венлок, нижний силур, или Химмисте, паадлааский горизонт, лудлов, верхний силур.

В – неотип: вид сверху [Мярсс, 1986, табл. XVIII, фиг. 8]. Скв. Каармизе, гл. 2,9–3,1 м, о. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои, паадлааский горизонт, лудлов, верхний силур

Abb. 1, 5A-C; Мярсс, 1986, с. 37–39, табл. XVII, XVIII, фиг. 1–3, XIX, фиг. 1–6, рис. 18.

Синтипы утеряны.

Неотип – GI, Pi 6589, постпекторальная чешуя. Обнажение Везику, о. Сааремаа, Эстония. Везикуские слои, роотсикюлааский горизонт, венлок, нижний силур. Неотип выделен Т. Мярсс [1986, табл. XVII, фиг. 8].

Материал. Тысячи чешуй хорошей сохранности. Часть коллекции хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе (LIG), часть в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии (коллекция GI Pi).

Диагноз. Чешуи средней величины (длиной до 1,2–1,4 мм). Туловищные чешуи ромбовидные до килевидных. Крона значительно больше основания, с удлинённым задним отделом, обычно плоская или слегка выпуклая, с немного опущенной поверхностью по переднебоковым краям. Задний конец кроны заостренный. Крона покрыта продольными бороздами и ребрами. Все скульптурные элементы лучше развиты в передней части кроны. Шейка довольно высокая. На заднебоковых стенках шейки расположены вертикальные ребрышки. Основание ромбовидное или овальное, низкое, валикообразное. Встречаются удлиненные чешуи со шпоровидной, иногда довольно большой передней частью основания. Пульпарное отверстие относительно большое,

расположено в центре основания. Пульпарная полость продолжается до заднего конца кроны, превращаясь в узкий пульпарный канал. Дентинные канальцы отходят от пульпарной полости или пульпарного канала; они узкие, длинные и слабоветвистые, в центральной части кроны изогнутые.

Распространение. Эстония, Латвия, Литва, роотсикюлааский и паадлааский горизонты, верхний венлок и лудлов; о. Готланд, Швеция – слои Халла, верхний венлок [Martinsson, 1966; Gross, 1968a]; слои 9г и 10, Норвегия – венлок; Тимано-Печорский регион, Средний Урал, Россия – кубинские слои, лудлов; Великобритания – лудлов.

Thelodus ex gr. *Th. laevis* (Pander, 1856)

Замечание. На островах Октябрьской Революции и Пионер (архипелаг Северная Земля, Россия) на нескольких уровнях лудлова обнаружены многочисленные чешуи *Thelodus* [Karatajūtė-Talimaa, Märss, 2002]. Морфологические наборы чешуй, составленные по материалам наиболее представительных проб, содержат типы чешуй, характерные для *Thelodus laevis* s.l., однако, по ряду признаков не могут быть уверенно отнесены к какому-либо из уже известных видов рода *Thelodus*. Они определены как *Thelodus* ex gr. *Th. laevis* (=schmidti) (Pander, 1856).

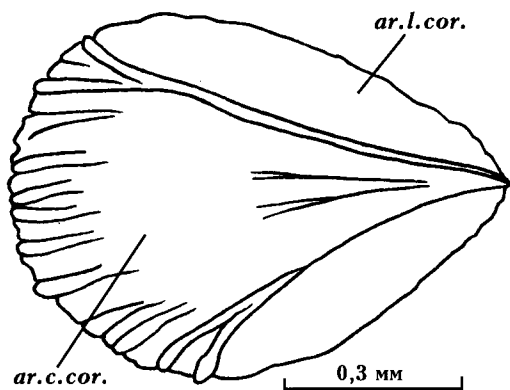


Рис. 50. *Thelodus marginatus* Karatajütë-Talimaa. Голотип – LIG, 20-193, вид сверху [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XXX, фиг. 1]. Обр. 30, обн. 1, р. Великая, Северный Тиман, Россия; великорецкая свита, лудлов, верхний силур

Thelodus carinatus (Pander, 1856)

Рис. 49

Coelolepis carinatus: Pander, 1856, S. 66, Taf. 4, Fig. 14 a-c, Taf. 6, Fig. 13 a-c.

Coelolepis carinata: Hoppe, 1931, S. 68–69, Taf. VI, Fig. 6–9.

Coelolepis schmidti: Hoppe, 1931 (pars), S. 69, Taf. VI, Fig. 11, 12.

Thelodus parvidens: Hoppe, 1931 (pars), S. 71, Taf. VII, Fig. 7.

Coelolepis laevis: Rohon, 1893, Pl. I, Fig. 2, 3.

Thelodus carinatus: Märss, 1986, fig. 7; Мярсс, 1986, с. 39–42, табл. XVIII, фиг. 6–15, табл. XX, фиг. 1–10, рис. 19; Fredholm, 1988, p. 164–168, fig. 7A-G; Märss, 1989, fig. 176C2.

Синтипы утеряны.

Неотип – GI, Pi 6606, постпекторальная чешуя; скв. Каармизе, гл. 2,9–3,1 м, о. Сааремаа, Эстония. Химмистеские слои, паадлаский горизонт, лудлов, верхний силур. Неотип выделен Т. Мярсс [1986, табл. XVIII, фиг. 8].

Материал. Тысячи чешуй очень хорошей сохранности. Коллекция хранится в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии (коллекция GI Pi).

Диагноз. *Thelodus* с относительно крупными чешуями, на кроне которых выделяется относительно широкий центральный отдел и более низкие, гладкие или покрытые продольными низкими тонкими ребрами боковые отделы. Основание низкое, валикообразное. Дентинные каналцы в центральной части кроны слабо загибаются вперед.

Распространение. Эстония, Северная Латвия; роотсикюлаский и паадлаский горизонты, верхний венлок – средний лудлов; Средний Урал, Россия; лудлов, верхний силур.

Thelodus marginatus Karatajütë-Talimaa, 1978

Рис. 50

Thelodus marginatus: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 107–112, табл. XXIX, фиг. 1–6, табл. XXX, рис. 22, фиг. 6, рис. 23, 24, фиг. 2–4.

Голотип – LIG, № 20-193; чешуя; обн. 1, р. Великая, Северный Тиман, Россия, лудлов, верхний силур. Табл. XXX, фиг. 1 [Каратаюте-Талимаа, 1978].

Материал. Несколько тысяч чешуй разной степени сохранности. Коллекция (LIG 20) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Чешуи средней величины (длиной до 1,5 мм). Туловищные чешуи удлиненные, ромбовидные или клиновидные. На кроне выделяются краевые участки и основной, покрытый продольными ребрами и бороздами. Передний край кроны опущенный. Заднебоковые края гладкие или мелкозубчатые. На нижней поверхности кроны развит отчетливый медиальный гребень. Шейка относительно низкая, часто в виде борозды. Основание низкое, валикообразное, ромбовидное или овальное. Пульпарное отверстие расположено в центре основания, полностью не зарастает.

Распространение. Разрез р. Великой, Северный Тиман, Россия; лудлов, верхний силур.

Thelodus sculptilis Gross, 1967

Рис. 51

Thelodus sculptilis: Gross, 1967, S. 13–14, Taf. 2, Fig. 1–6; Каратаюте-Талимаа, 1978 (pars), с. 113–114, табл. XXXI, фиг. 1–11; Мярсс, 1986, с. 44–47, табл. XXIII, XXIV, фиг. 9, рис. 21, 22; Märss, 1989, fig. 176E1.

Голотип – MB, f. 881, туловищная чешуя; Рамсосо, Сконе, Швеция; слой Эвед Рамсосо, верхний лудлов, верхний силур [Gross, 1967, Taf. 2, Fig. 2].

Материал. Несколько тысяч чешуй хорошей сохранности. Часть коллекции (LIG 25) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе и часть (коллекция GI Pi) – в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Небольшие, длиной 0,4–0,7 мм чешуи с ромбовидной, реже удлиненной кроной. На кроне резко выделяются три отдела, разделенные двумя резкими продольными бороздами, особенно глубокими в передней части. Средний отдел кроны – наиболее длинный, разделенный менее глубокой продольной бороздкой на две части. Подобное разделение встречается и на боковых отделах кроны. Для чешуй с менее сложной скульптурой кроны характерно треугольное очертание заднего отдела и неполное разделение кроны на три отдела. В дистальной части развиты две глубокие, но короткие бороздки. Шейка высокая, отчетливая, с вертикальными ребрышками на заднебоковых стенках. Основание умеренной величины и высоты, слегка выпуклое в центре у старых чешуй. Пульпарное отверстие находится в центре основания. Дентинные

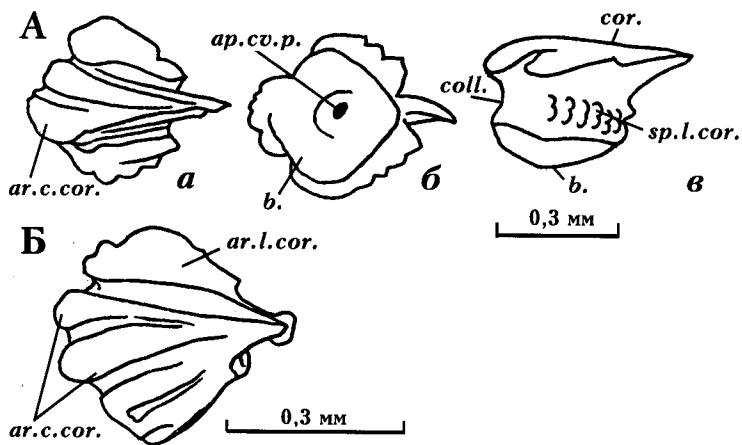


Рис. 51. *Thelodus sculptilis* Gross

А – голотип. МВ, f. 881: а – вид сверху, б – вид снизу, в – вид сбоку [Gross, 1967, Taf. 2, Fig. 2a, b, c]. Рамсоса, Сконе, Ю. Швеция; Слои Эвед Рамсоса, верхний лудлов, верхний силур.

Б – характерный экз. LIG, 25-0256, вид сверху [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XXXI, фиг. 9]. Скв. Лужни, гл. 336,5 м, Латвия; основание минияской свиты, пржидол, верхний силур

Thelodus admirabilis Märss, 1982

Рис. 52

Thelodus sculptilis: Каратаюте-Талимаа, 1978 (pars), табл. XXI, фиг. 13–16.

Thelodus admirabilis: Märss, 1982, p. 112–116, pl. I–IV; 1989, fig. 176 E2.

Голотип – GI, Pi 6505, цефало-пекторальная чешуя; скв. Сакла, гл. 6,2 м, о. Сааремаа, Эстония; тахулаские слои, курессаареский горизонт, верхний лудлов [Märss, 1982, pl. I, fig. 6].

Материал. Около 500 чешуй хорошей сохранности. Часть коллекции (LIG 25) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе и часть (коллекция GI Pi) – в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Чешуи средней величины (длина кроны до 1,0 мм). Крона ромбовидная, плоская или слегка выпуклая, передний край опущенный. Скульптура кроны состоит из серии ребер и борозд с резкими углами, направленными радиально к центру кроны или же ребра продольные, расположенные параллельно. На задней части кроны медиальный участок отделяется от боковых глубокими выемками. Ребра в два-три раза шире борозд. Шейка чешуй высокая, четкая, с короткими вертикальными ребрышками на заднебоковых стенках. Основание чешуи такой же ширины как и крона, с короткими вертикальными отростками, и образует валик вокруг центрального пульпарного отверстия. Гистологическое строение типа *Thelodus*.

Распространение. Эстония, Латвия, Литва; курессаареский и каугатумаский (эйгуские слои) горизонты, верхи лудлова и низы пржидола, верхний силур; Польша; валуны пржидольского возраста, верхний силур.

Thelodus traquairi Gross, 1967

Рис. 53

Lanarkia costata: Gross, 1947, S. 109, Taf. II, Fig. 9–13, 6?

Рис. 52. *Thelodus admirabilis* Märss. Голотип – GI, Pi 6505, вид сверху-сбоку [Märss, 1982, pl. 1, fig. 6]. Скв. Сакла, гл. 6,2 м, о. Сааремаа, Эстония; тахулаские слои, курессаареский горизонт, верхний лудлов, верхний силур

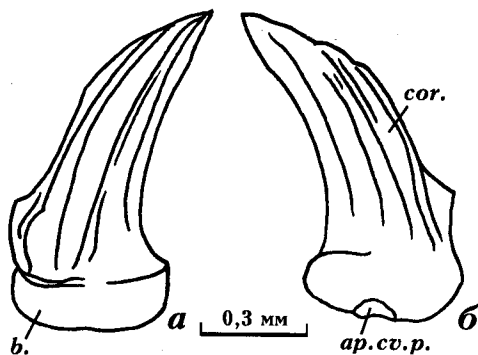
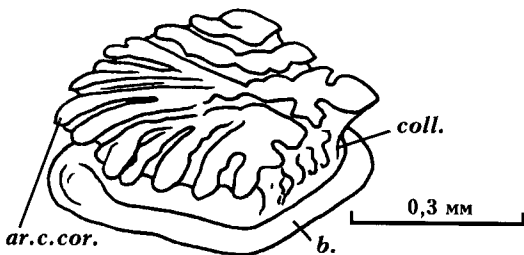


Рис. 53. *Thelodus traquairi* Gross. Голотип – МВ, f. 431: а – вид сбоку-спереди, б – вид сбоку-сзади. [Gross, 1947, Taf. XXI(II), Fig. 12a, b]. Валун, Северо-Германская низменность, Бромберг

канальцы относительно прямые, открываются в пульпарную полость, расположенную в центре чешуи.

Распространение. Эстония, Латвия, Литва; курессаареский и низы каугатумаского горизонта, верхний лудлов–нижний пржидол, верхний силур; Средний Урал; табускинские слои, верхний лудлов – низы пржидола; Новая Земля, Россия; нижняя часть кальвицкой свиты, гребенской горизонт, пржидол; Сконе, Южная Швеция; слои Эвед Рамсоса, верхний лудлов, верхний силур.

Thelodus traquairi: Gross, 1967, S. 19–21, Taf. 4, Fig. 10–18, Abb. 5F–K, 6A–F; Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XXXI, фиг. 12, Мярсс, 1986, с. 47–48, табл. XXII, фиг. 5.12, табл. XXIV, фиг. 8.

Голотип – МВ, f. 431, головная чешуя; Бромберг, Северо-Германская низменность, Германия – валуны из зоны *Thelodus parvidens*, верхний силур. [Gross, 1947, Fig. 12, Taf. XXI (II)].

Материал. Более 200 чешуй, преимущественно высокие, конусовидные, со слегка наклонными кронами. Часть коллекции (LIG 25) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе и часть (коллекция GI Pi) – в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Чешуи средней величины, высотой до 1,2 мм и длиной в среднем 0,5–1,0 мм. Крона высокая, конусовидная, наклоненная назад, покрытая резкими ребрами. По гистологическим признакам чешуи практически не отличаются от чешуй *Th. parvidens*.

Распространение. Эстония, Латвия; курессаарский, каугатумаский и охесаарский (без верхов) горизонты, верхний лудлов и пржидол (без верхов); Швеция; слои Эвед Рамсоса, верхний лудлов; Северо-Германская низменность, валуны зоны *Th. parvidens* (Beu. 38); верхний силур.

Thelodus trilobatus (Hoppe, 1931)

Рис. 54

Thelolepis trilobata: Hoppe, 1931, S. 73, Taf. VI, Fig. 25–27.

Thelodus trilobatus: Gross, 1947, S. 101, Taf. III, Fig. 1–3, Abb. 3; 1967, S. 18, Taf. 2, Fig. 13–21, Abb. 4E–R, 5A–E; Turner, 1973, Fig. 4f; Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 115–116, табл. XXXI, рис. 17; Turner, 1986, P. 1–18, Fig. 2D–G; Turner, Peel, 1986, P. 79–88, Fig. 2E.

Голотип потерян.

Неотип – МВ, f. 893, туловищная чешуя; Beu. 479, Северо-Германская низменность; Германия; зона *Thelodus parvidens*, верхний силур [Gross, 1967, Fig. 13, Taf. 2].

Материал. Несколько сотен чешуй разной сохранности. Часть коллекции (LIG 25) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе и часть (коллекция GI Pi) – в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Чешуи средней величины (длиной до 1,2 мм, в среднем 0,8 мм), с очень разной степенью расчлененности кроны, обычно со шпоровидным отростком основания. Крона состоит из относительно узкого центрального отдела и одной или нескольких пар боковых отделов. Поверхность центрального отдела может быть гладкой или слегка выпуклой, желобовидной или же вогнутой и со срединным ребром. Каждый отдел обычно заканчивается заостренным свободным концом. Шейка невысокая, но отчетливая. Основание относительно низкое, смещенное вперед, с длинным шпоровидным

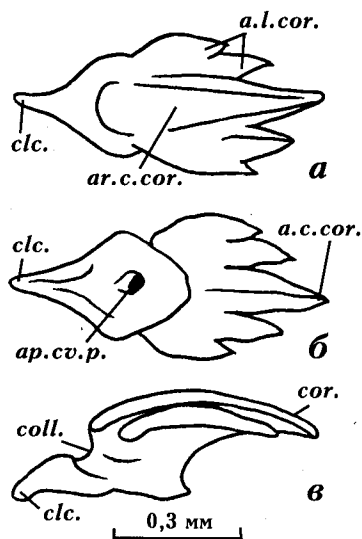


Рис. 54. *Thelodus trilobatus* (Hoppe). Неотип – МВ, f. 893: а – вид сверху, б – вид снизу, в – вид сбоку. [Gross, 1967, Taf. 2, Fig. 13a, b, c]. Валун Beu. 479, Северо-Германская низменность

отделом в передней части. Пульпарное отверстие расположено в центре чешуи и ведет в единственную пульпарную полость, от которой отходит узкий пульпарный канал, доходящий до конца центрального отдела кроны, и узкие каналы, которые идут в каждый свободный конец боковых отделов кроны. Дентинные каналы, отходящие от пульпарной полости и пульпарного канала, более длинные, слегка изогнутые, слабоветвистые. От каналов, расположенных в боковых отделах кроны, отходят более короткие дентинные каналы.

Распространение. Эстония, Латвия, Литва; курессаарский, каугатумаский и охесаарский (без верхов) горизонты, верхний лудлов и пржидол (без верхов); Рамсоса, Сконе, Швеция; слои Эвед Рамсоса, верхний лудлов; Уэлш Бордерленд, Великобритания; пржидол; валуны (Beu. 1, 9, 18, 479) Северо-Германской низменности; Северная Земля, Россия – лудлов, верхний силур.

Thelodus calvus Mårss et Karatajütè-Talimaa, 2002

Рис. 55

Thelodus calvus: Mårss, Karatajütè-Talimaa, 2002, p. 400–403, fig. 5P–S, 14, 15.

Голотип – GI, Pi 7503, туловищная чешуя; р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; верхние слои самойловичской свиты, венлок, нижний силур [Mårss, Karatajütè-Talimaa, 2002, fig. 5Q].

Материал. Более 300 чешуй хорошей сохранности. Часть коллекции (LIG 35) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе и часть (коллекция GI Pi) – в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

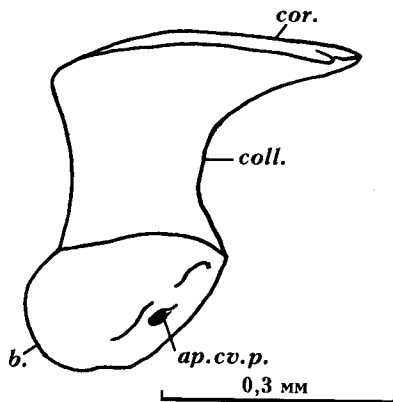


Рис. 55. *Thelodus calvus* Märss et Karatajütë-Talimaa. Голотип – GI, Pi 7503, вид сбоку [Märss, Karatajütë-Talimaa, 2002, fig. 5Q]. Обр. 46-23, р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; верхи самойловичской свиты, венлок, нижний силур

Диагноз. Маленькие чешуи длиной до 0,4 мм и высотой 0,4 мм. Крона чешуй квадратная, овальная, нерасчлененная, плоская или слегка выпуклая. Шейка очень отчетливая, высокая. Основание смещено вперед. Пульпарное отверстие расположено в центре или немного позади. Очертания пульпарной полости сложные, так как устьевые участки дентинных каналов расширены. В области шейки дентинные каналы более узкие.

Распространение. Р. Ушакова и р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; верхние слои самойловичской свиты, венлок, нижний силур; мыс Октябрьский и р. Ушакова, о. Октябрьской Революции; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур.

Thelodus visvaldi Karatajütë-Talimaa et Märss, 2002

Рис. 56

Thelodus visvaldi: Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002, p. 430–435, fig. 17, 18, 19A–D.

Голотип – GI, Pi 7542, туловищная чешуя; мыс Октябрьский, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; лудлов, верхний силур [Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002, fig. 17F].

Материал. Около 700 чешуй. Часть коллекции (LIG 35) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе и часть (коллекция GI Pi) – в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Крона ромбическая, удлиненная, покрытая продольными бороздами на плоской поверхности, или гладкая, плоская. Продольные ребра часто образованы двумя параллельными друг другу ребрышками. Шейка без вертикальных ребрышек. Гистологическое строение типа *Thelodus*.

Распространение. Мыс Октябрьский, р. Матуевича, о. Октябрьской Революции; о. Пионер, ар-

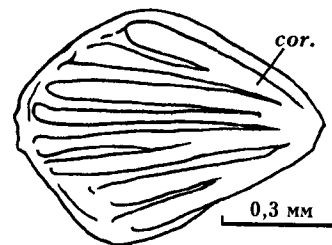


Рис. 56. *Thelodus visvaldi* Karatajütë-Talimaa et Märss. Голотип – GI, Pi 7542, вид сверху [Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002, fig. 17F]. Обр. 34-1, мыс Октябрьский, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; лудлов, верхний силур

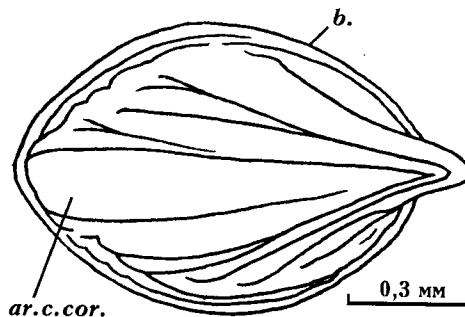


Рис. 57. *Thelodus matukhini* Karatajütë-Talimaa et Märss. Голотип – LIG, 35-860, вид сверху [Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002, Fig. 2B]. Обр. 18041-14, о. Комсомолец, архипелаг Северная Земля, Россия; лудлов, верхний силур

хипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур; о. Пионер; венлок, нижний силур.

Thelodus matukhini Karatajütë-Talimaa et Märss, 2002

Рис. 57

Thelodus matukhini: Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002, p. 435–438, fig. 2A–I, 20.

Голотип – LIG, № 35-860, туловищная чешуя; о. Комсомолец, архипелаг Северная Земля, Россия; лудлов, верхний силур [Karatajütë-Talimaa, Märss, 2002, fig. 2B].

Материал. Около 200 чешуй хорошей сохранности. Часть коллекции (LIG 35) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе и часть (коллекция GI Pi) – в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Чешуи средней величины, длиной 0,9–1,2 мм и шириной 0,5–0,7 мм. Наименьшая длина – 0,3 мм. Переходные и туловищные чешуи ромбовидные или овальные. Крона ребристая, реже с продольными бороздами, с шиповидным приподнятым задним концом. Основание не достигает большей высоты, узкой полосой выступает за пределы кроны. Пульпарное отверстие большое. На задне-

боковых стенках шейки тонкие вертикальные ребрышки встречаются редко и лишь у чешуй с более высокой шейкой.

Распространение. О. Комсомолец, мыс Октябрьский, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; зона *Andreolepis hedei*, лудлов, верхний силур.

Семейство Turiniidae Obruchev, 1964

Типовой род – *Cephalopterus* Powrie, 1870.

Диагноз. Чешуи монолитные. Крона высокая. Основание относительно большое. Шпоровидный отросток может достигать большой длины. Пульпарная полость с кармановидными ответвлениями. Дентинные каналцы узкие, длинные, сильно расширенные в устьевой части.

Состав семейства. *Turinia* Traquair, 1896.

Род *Turinia* Traquair, 1896

Cephalopterus: Powrie, 1870, p. 297.

Turinia: Traquair, 1896, p. 262; Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 116–118; Karatajütè-Talimaa, 2002, p. 792.

Типовой вид – *Cephalopterus pagei* Powrie, 1870.

Диагноз. Телодонты большого размера (до 36 см длиной). Передняя голово-туловищная часть широкая, дорсовентрально уплощенная; она несколько расширяется в каудальном направлении и примерно на половине длины тела сужается и образует латеральные плавники. Задние углы голово-туловищного отдела округленные. За латеральными плавниками тело сильно сужается и приобретает латерально уплощенную форму. Рот ventральный, расположен у переднего края головы. Имеются анальный и маленький дорсальный плавники, 7–8 бронхиальных мешков. Ротовая полость и глотка, а также бронхиальная область покрыты очень маленькими чешуями – дентиклями. Чешуйный покров состоит из относительно крупных чешуй, разных по форме, в зависимости от положения на теле. Чешуи на передней части головы, вокруг рта – округлые, с выемками по краям кроны. В каудальном направлении, в цефало-пекторальной зоне тела, чешуи имеют выемки только на переднебоковых частях кроны. Между латеральными плавниками, позади них (постпекторальная зона) кроны чешуй приобретают удлинённо-ромбовидную конфигурацию и на кроне выделяются центральная и пониженные латеральные части, которые соединяются на заднем конце под центральным отделом кроны. Задний конец кроны слегка приподнятый. Шейка отчетливая и по ней проходят короткие и наклонные ребрышки. На хвостовом стебле (прекаудальная зона) чешуи сужаются и становятся короче. Передние края плавников покрыты большими компактными чешуями, крона которых имеет выемки на переднебоковых углах. На плавниках чешуи постепенно уменьшаются в размерах; их об-

щая форма удлинённая, крона разделена на три части, каждая из которых заканчивается острием, основание – со шпоровидным отростком.

Видовой состав. *T. pagei* (Powrie, 1870); *T. polita* Karatajütè-Talimaa, 1978; *T. composita* Karatajütè-Talimaa, 2002. Кроме того, за пределами России и сопредельных стран известны следующие виды: *T. australiensis* Gross, 1971; *T. hutkensis* Blicek et Goujet, 1978; *T. pagoda* Wang, Dong, Turner, 1986; *T. fuscina* Turner, 1986; *T. gondwana* Turner, 1988 in Gagnier et al., 1988; *T. antarctica* Turner, Young, 1992; *T. gavinyoungi* Turner, 1995.

Распространение. Литва, Латвия, Белоруссия, Украина (Подолія); Россия (Средний Урал, Тимано-Печорский регион, Новая Земля, Северная Земля); Великобритания, Норвегия (Шпицберген), Канадская Арктика, Западная Австралия; лохов, нижний девон; Австралия, Антарктика, Китай, Иран, Боливия; средний – верхний девон.

Turinia pagei (Powrie, 1870)

Рис. 10, 58

Cephalopterus pagei: Powrie, 1870, p. 297–299, pl. XIV, fig. 16; Westoll, 1945, p. 346–348, fig. 3A.

Thelodus pagei: Traquair, 1899b, p. 595–602, fig. 1–8.

Turinia pagei: Traquair, 1896, p. 262; Stensjö, 1958, p. 242, fig. 186; 1964, p. 272, fig. 89; Обручев, 1964, с. 43; Gross, 1967, S. 21–24, Taf. 7, Fig. 1–10, Abb. 6G-N, 7, 8A-J; Allen, Halstead (Tarlo), 1968, p. 147–149, fig. 3; Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 118–122, табл. XXXIII–XXXV, табл. XXXVI, фиг. 1–18, табл. XXXVII, фиг. 1–9, табл. XXXVIII, XXXIX, XL, фиг. 7, табл. XLII, фиг. 4, 5, 9; рис. 25, 26, фиг. 1, 2, рис. 27, фиг. 1–3; Turner, 1982, p. 884–885, pl. 97; Märss, 1989, fig. 176 I2; Märss, Ritchie, 1998, p. 189–193, fig. 49; Novitskaya, Turner, 1998, p. 533–544, fig. 2A, 3A.

Голотип – RSM 1891-92. 133, ядро целого животного, с частично сохранившимся чешуйным покровом; песчаники Турин Хилл, Шотландия; лохов, нижний девон [Powrie, 1870, pl. 14, fig. 16].

Материал. Большое количество чешуй очень хорошей сохранности. Часть коллекции (LIG 5, 15, 20, 25, 35) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе и часть (коллекция GI Pi) – в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз. Четко различаются головные, переходные и туловищные чешуи. Туловищные чешуи наиболее крупные и достигают длины 1,9 мм. Крона переходных чешуй овальная, с краевыми зубринами, направленными вперед. Выделяется короткий задний отдел кроны, выступающий за пределы основания. Шейка отчетливая. Основание более выпуклое в передней части, иногда с коротким отростком, направленным вперед и вниз. Пульпарное отверстие расположено в центре основания. Крона туловищных чешуй состоит из вытянутого ромбовидного центрального отдела с гладкой, плоской или слегка вогнутой поверхностью и из более узких боковых

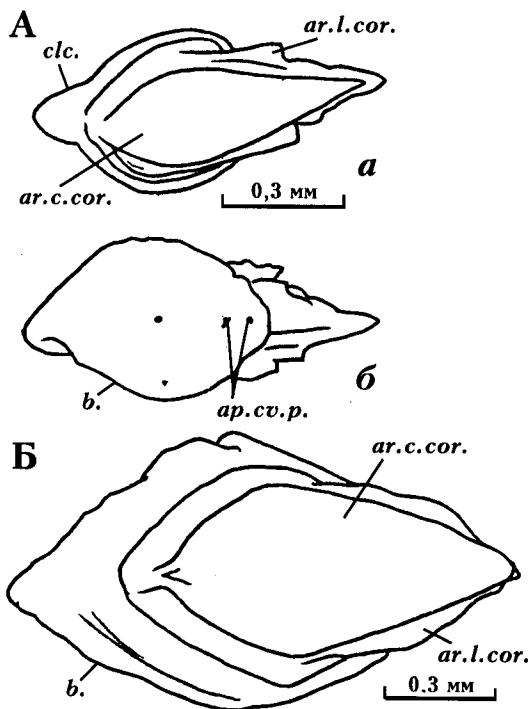


Рис. 58. *Turinia pagei* (Powrie)

А – характерный экз. LIG, 15-51: а – вид сверху, б – вид снизу [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XXXVII, фиг. 6а, б]. Обн. Добровляны, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

Б – характерный экз. LIG, 15-45, вид сверху [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XXXVII, фиг. 2]. Обн. Городок, Подолия, Украина; чортковский горизонт, лохков, нижний девон

отделов. Задний конец кроны туловищных чешуй выступает далеко назад за пределы основания. Основание туловищных чешуй овальное или ромбовидное, шире кроны и продолжается далеко вперед. Основание четко отделено от кроны довольно глубокой бороздой. Пульпарное углубление удлиненное, более широкое у молодых и щелевидное у старых чешуй. Пульпарная полость одна, умеренной ширины, переходит в пульпарный канал. Дентинные каналы отходят от пульпарной полости. В нижней части дентинные каналы довольно широкие. Обращенные вверх дентинные каналы наиболее длинные, прямые и правильные. Ветвление дентинных каналов начинается с середины длины.

Распространение. Литва, Латвия, Белоруссия (Брестская впадина), Украина (Волянь, Подолия); Россия (Калининградская область, Средний Урал, Тимано-Печорский регион, Новая Земля, Северная Земля); Великобритания, Норвегия (Шпицберген); лохков, основание прагиена, нижний девон.

Turinia polita Karatajūtė-Talimaa, 1978

Рис. 59

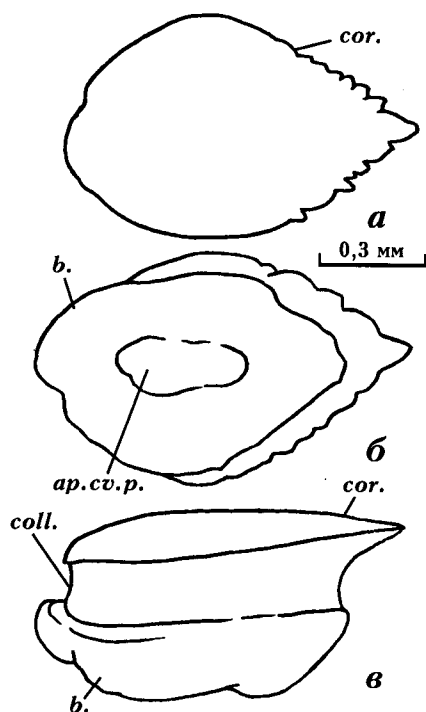


Рис. 59. *Turinia polita* Karatajūtė-Talimaa. Голотип – LIG, 15-342: а – вид сверху, б – вид снизу, в – вид сбоку [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XL, фиг. 2 а, б, в], в. обн. Добровляны, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон

Turinia polita: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 123–128, табл. XXXVI, фиг. 19, табл. XXXVII, фиг. 11, XL, фиг. 1–6, XLI, XLII, фиг. 1, рис. 27, фиг. 4–6.

Голотип – LIG, № 15-342, туловищная чешуя; обн. Добровляны, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Фиг. 2, табл. XL (Каратаюте-Талимаа, 1978).

Материал. Большое количество чешуй очень хорошей сохранности. Коллекции (LIG 5, 15, 25, 35) хранятся в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Относительно крупные чешуи (длиной до 1,5 мм). Туловищные чешуи удлиненно-овальные или ромбовидные. Крона плоская и гладкая. Задний конец единый, заостренный или расширенный, или расчлененный на медиальную и боковые вершины. Переднебоковые края кроны гладкие, заднебоковые – мелкозубчатые. Поверхность шейки гладкая. Основание низкое, одинаковой высоты спереди и сзади. В передней части основания некоторых чешуй развит шпоровидный отросток, направленный косо вперед и вниз. Пульпарное отверстие удлиненное, помещается в средней части основания. Пульпарная полость умеренной величины. Крона толстостенная, с многочисленными четкими линиями нарастания и длинными дентинными каналами.

Распространение. Латвия, Литва, Украина (Волянь-Подолия), Великобритания, Канадская Арк-

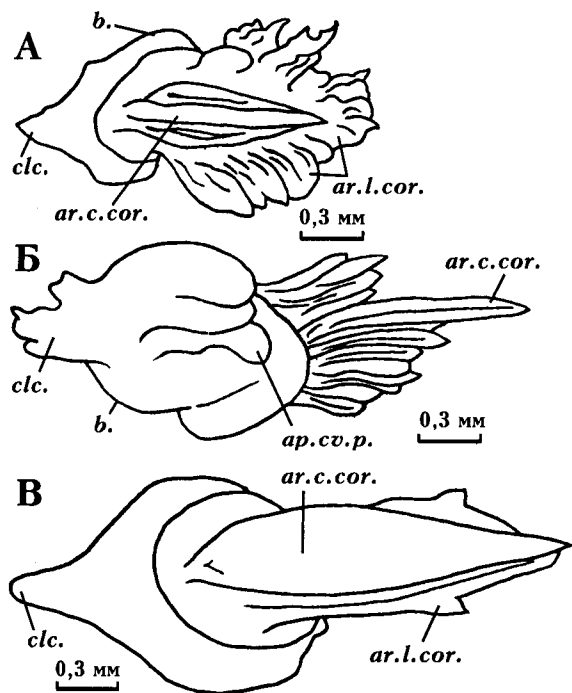


Рис. 60. *Turinia composita* Karatajūtė-Talimaa. Обн. 69, сл. 26, р. Подъемная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; подъемнинская свита, лохков, нижний девон

А – голотип – LIG, 35-496: вид сверху [Karatajūtė-Talimaa, 2002, fig. 1J].

Б – характерный экз. LIG, 35-507: вид снизу [Karatajūtė-Talimaa, 2002, fig. 1N].

В – характерный экз. LIG, 35-511: вид сверху [Karatajūtė-Talimaa, 2002, fig. 1R].

тика, Россия (Калининградская область, Тимано-Печорский регион, Новая Земля, Северная Земля); лохков, нижний девон.

Turinia composita Karatajūtė-Talimaa, 2002

Рис. 60

Turinia composita: Karatajūtė-Talimaa, 2002, р. 792–795, fig. 1, 2.

Голотип – LIG, № 35-496, туловищная чешуя; разрез на р. Подъемной, о. Октябрьской Революции, Северная Земля, Россия; подъемнинская свита, лохков, нижний девон [Karatajūtė-Talimaa, 2002, fig. 1J].

Материал. Около 100 чешуй. Коллекция (LIG 35) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Относительно крупные чешуи (длиной 1,0–3,3 мм). Туловищные чешуи наиболее крупные. Форма кроны очень разнообразная. У части туловищных чешуй крона сложная, с обособленным более коротким центральным отделом и широкой краевой каймой, разделенной на отдельные участки, покрытые короткими гребешками. На нижней поверхности кроны развиты резкие продольные ребра. Основание может достигать значительной

величины. Передняя часть основания большая с передним шпоровидным выступом.

Распространение. О. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; подъемнинская свита, лохков, нижний девон.

Род *Boreania* Karatajūtė-Talimaa, 1985

Boreania: Каратаюте-Талимаа, 1985, с. 53–54.

Типовой вид – *Boreania minima* Karatajūtė-Talimaa, 1985.

Диагноз. Мелкие чешуи круглые, овальные, ромбические, килевидные (длиной 0,2–0,8 мм). Туловищные чешуи более крупные, с удлиненной кроной, состоящей из более длинного центрального отдела и одной пары боковых. Шейка отчетливая, но низкая. Основание круглое или неправильной формы, смещенное вперед. Короткий шпоровидный отросток отмечен лишь у немногих туловищных чешуй. Пульпарная полость сложных очертаний, с кармановидными ответвлениями.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Латвия, Литва, Западная Белоруссия, Россия (Калининградская область, Полярный Урал, Северный Тиман, Тимано-Печорский регион, Варандей-Адзввинская зона, архипелаг Северная Земля); верхний пржидол – нижний лохков, верхний силур – нижний девон.

Boreania minima Karatajūtė-Talimaa, 1985

Рис. 61

Boreania minima: Каратаюте-Талимаа, 1985, с. 54–57, рис. 1, 2.

Голотип – LIG, № 35-456, туловищная чешуя; сл. 3, обн. 4, разрез на р. Матусевича, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; подъемнинская свита, лохков, нижний девон [Каратаюте-Талимаа, 1985, рис. 1, фиг. 24].

Материал. Около тысячи чешуй хорошей сохранности. Коллекции (LIG 5, LIG 25, LIG 35) хранятся в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. См. распространение рода.

Семейство *Nikoliviidae* Karatajūtė-Talimaa, 1978

Типовой род – *Nikolivia* Karatajūtė-Talimaa, 1978.

Диагноз. Крона большая: шиповидная, листовидная, килевидная; монолитная или трехвершинная. Основание относительно маленькое и низкое, расположенное в передней части чешуи. Шейка низкая, развитая в виде борозды. Пульпарная полость большая. Иногда развит короткий пульпарный канал. Дентинные каналы узкие, прямые, иногда достигают большой длины. Базальный слой относительно тонкий.

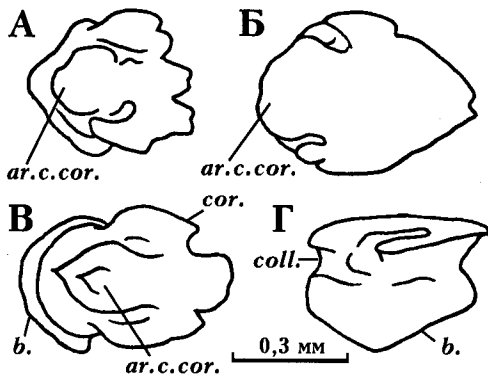


Рис. 61. *Boreania minima* Karatajūtė-Talimaa. Обн. 4, сл. 3, р. Матусевича, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; подъемнинская свита, лохков, нижний девон

А – голотип – LIG, 35-456: вид сверху [Каратаюте-Талимаа, 1985, рис. 1, фиг. 24].

Б – характерный экз. – LIG, 35-441: вид сверху [Каратаюте-Талимаа, 1985, рис. 1, фиг. 9].

В – характерный экз. – LIG, 35-450: вид сверху [Каратаюте-Талимаа, 1985, рис. 1, фиг. 18].

Г – характерный экз. – LIG, 35-444: вид сбоку [Каратаюте-Талимаа, 1985, рис. 1, фиг. 12].

Состав. *Nikolivia* Karatajūtė-Talimaa, 1978; *Gampsolepis* Karatajūtė-Talimaa, 1978; *Amaltheolepis* Ørvig, 1969a.

Род *Nikolivia* Karatajūtė-Talimaa, 1978

Nikolivia: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 140–141.

Типовой вид – *Thelodus oervigi* Karatajūtė-Talimaa, 1967.

Диагноз. Крупные и средней величины чешуи (длиной до 1,0–2,0 мм). Туловищные чешуи более крупные, с плоской кроной – листовидной или удлиненной, овальной, клиновидной, покрытой продольными ребрами. На кроне большинства чешуй выделяются слегка приподнятый центральный отдел – плоский или желобовидно вогнутый – и боковые отделы различной ширины. На широких боковых отделах развиты продольные ребра – более редкие высокие или низкие многочисленные. Встречаются низкие, листовидные чешуи с совсем гладкой кроной. Передний край закругленный, со слегка выступающим вперед центральным отделом. Задний конец клиновидный: монолитный или расчлененный на три вершины – среднюю более длинную и боковые короткие. Заднебоковые края кроны гладкие или мелкозазубренные. Поверхность нижней стенки кроны гладкая, плоская, со срединной выпуклостью. Медиальный гребень развит только в передней части или вообще отсутствует. Шейка низкая, но отчетливая, в основном, в виде сплошной борозды. Основание расположено в передней части чешуи, относительно небольшое и низкое, овальное, круглое, реже ромбовидное, в 2–4 раза короче кроны. Пульпарная полость большая, широкая и низкая. В кроне взрослых чешуй

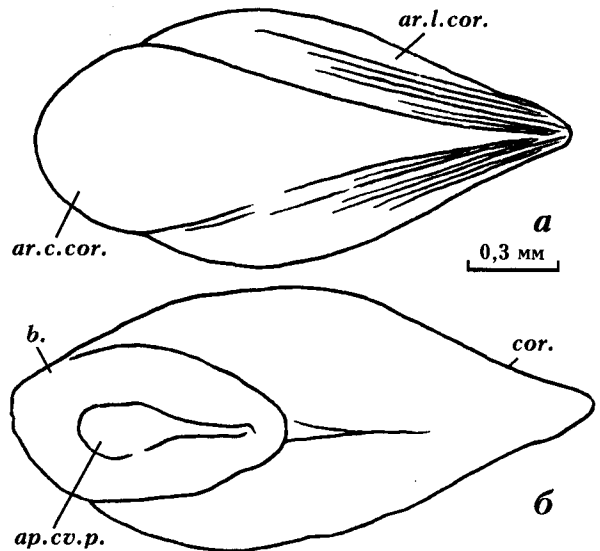


Рис. 62. *Nikolivia oervigi* (Karatajūtė-Talimaa). Голотип – LIG, 5-00347: а – вид сверху, б – вид снизу. [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XLVI, фиг. 5 а, б]. Обн. Добровляны, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон

образуется более мощный основной слой, в котором развиты дентинные каналы большего диаметра – ветвистые, прямые или слегка изогнутые. Устьевая часть канальцев расширена. В кроне взрослых чешуй некоторых видов развит короткий пульпарный канал.

Видовой состав. *N. oervigi* (Karatajūtė-Talimaa, 1967); *N. balabayi* Karatajūtė-Talimaa, 1978; *N. gutta* Karatajūtė-Talimaa, 1978; *N. elongata* Karatajūtė-Talimaa, 1978; *N. aligera* Karatajūtė-Talimaa, 2002; *N. auriculata* Märss, Wilson et Thorsteinsson, 2002.

Распространение. Латвия, Литва, Белоруссия (Брестская впадина), Украина (Волянь, Подолия), Россия (Калининградская область, Тимано-Печорский регион, Новая Земля, Урал, архипелаг Северная Земля); лохков, нижняя часть прагиена, нижний девон; Великобритания, Норвегия (Шпицберген), Канадская Арктика; лохков, нижний девон.

Nikolivia oervigi (Karatajūtė-Talimaa, 1967)

Рис. 62

Thelodus oervigi: Obruchev, Karatajūtė-Talimaa, 1967 (pars), p. 10, Tabl. 2.

Turinia? oervigi: Каратаюте-Талимаа, 1968, с. 34–35, табл. 1, фиг. 1, 3–5; Обручев, Каратаюте-Талимаа, 1968 (pars), с. 68, табл. 2.

Nikolivia oervigi: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 141–145, табл. XLVI, XLVII, XLVIII, фиг. 7, рис. 30, рис. 31, фиг. 4, 5, рис. 32, фиг. 5.

Голотип – LIG, № 5-00347, туловищная чешуя; обн. Добровляны, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон [Каратаюте-Талимаа, 1968, табл. I, фиг. 1а, б].

Материал. Несколько тысяч чешуй разной степени сохранности. Коллекции (LIG 5, LIG 15) хранятся в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Довольно крупные плоские листовидные чешуи (длиной до 1,0 мм). Крона большая удлиненно-овальная, клиновидная или почти круглая, с оттянутым назад более узким клиновидным центральным отделом. Боковые края гладкие или мелкозубчатые. Задний конец кроны клиновидный, с гладкими краями или расчлененный на три вершины – основную, центральную и короткие боковые. На поверхности кроны всех чешуй выделяется центральный отдел с гладкой, слегка вогнутой или плоской поверхностью и боковые участки, покрытые продольными ребрами или мелкой продольной штриховкой. На нижней поверхности кроны позади основания развит низкий сглаженный медиальный гребень, не достигающий до конца кроны. Шейка низкая, в виде глубокой сплошной борозды. Основание короче кроны в 2–2,5 раза, удлиненно-овальное, иногда почти круглое. Пульпарное отверстие от широкого до узкого удлиненного или щелевидного. Пульпарная полость единая. Имеется короткий и узкий пульпарный канал. Дентинные каналы слегка изогнутые, в устьевой части более широкие, ветвятся на двух-трех уровнях.

Распространение. Литва; стонишкяйский горизонт; Украина (Подолія); иваневский горизонт; Великобритания, Норвегия (Шпицберген); лохков, нижний девон.

Nikolivia gutta Karatajūtė-Talimaa, 1978

Рис. 63

Nikolivia gutta: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 145–147, табл. XLV, фиг. 1–7, табл. L, фиг. 14, рис. 28.

Голотип – LIG, № 25-0452, туловищная чешуя; гл. 499,3–503,6 м, скв. Крякянава, Литва; средняя часть тильжеской свиты, лохков, нижний девон [Каратаюте-Талимаа, 1978, рис. 28, фиг. 3].

Материал. Около 70 чешуй хорошей сохранности. Коллекции (LIG 20, 25) хранятся в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Небольшие (длиной до 1,0 мм) плоские чешуи с каплевидной или клиновидной низкой кроной и низким овальным основанием. Шейка в виде отчетливой борозды. Центральный отдел кроны плоский и гладкий, широкий в передней части и клиновидный в задней. Вдоль заднебоковых краев развиты узкие, с уступчато пониженной поверхностью боковые отделы кроны. Иногда их нет, и тогда вся поверхность кроны единая, гладкая, со слегка опущенными гладкими краями. Основание чешуй низкое, в виде валика с плоской поверхностью. Пульпарное отверстие большое, расположено в центре чешуи. Пульпарная полость широкая или узкая. Дентинные каналы длинные, прямые или слегка изогнутые, с несколькими боковыми ответвлениями.

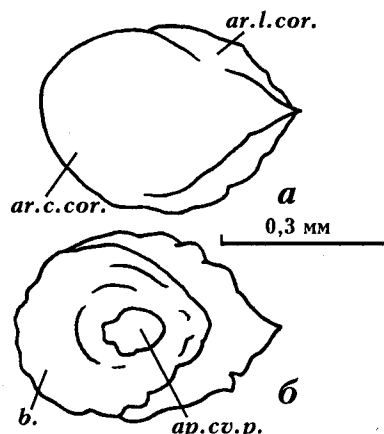


Рис. 63. *Nikolivia gutta* Karatajūtė-Talimaa. Характерный экземпляр – LIG, 25-0342: а – вид сверху, б – вид снизу [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XLV, фиг. 1 а, б]. Брестская впадина, скв. 12, глуб. 368,2 м; лохков, нижний девон

Распространение. Литва, Западная Белоруссия (Брестская впадина), Россия (Калининградская область, Тимано-Печорский регион, Урал (*N. cf. N. gutta*), Канадская Арктика; лохков, нижний девон.

Nikolivia elongata Karatajūtė-Talimaa, 1978

Рис. 64

Thelodus cf. Th. scoticus: Каратаюте-Талимаа, 1964, рис. 1, фиг. 24, рис. 4, фиг. 7–10, рис. 9, фиг. 1.

Turinia? oervigi: Каратаюте-Талимаа, 1968, табл. II, фиг. 1.

Nikolivia elongata: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 151–155, табл. XXXVI, фиг. 20, табл. XLII, фиг. 6–8, табл. XLIII, фиг. 1–11, табл. XLIV, табл. XLV, фиг. 8, рис. 26, фиг. 3–6.

Голотип – LIG, № 15-494, туловищная чешуя; обн. Залещики, Подолія, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XLII, фиг. 6а, б].

Материал. Несколько тысяч чешуй. Коллекции (LIG 5, 15, 20, 25, 35) хранятся в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Довольно крупные (длиной до 1,8 мм) удлиненные клиновидные и шиповидные чешуи. Крона относительно высокая, с гладкими краями, основание выпуклое. Крона туловищных чешуй узкая, удлиненная, с заостренным клиновидным задним концом. Центральный отдел прослеживается до конца кроны. По бокам от него развиты один, два, реже три боковых отдела, достигающие до заднего конца кроны. Поверхность нижней стенки кроны гладкая, со срединной выпуклостью. Медиальный гребень не развит. Шейка отчетливая, но низкая, в виде борозды. Основание значительно короче кроны, овальное или ромбовидное, у сформировавшихся чешуй выпуклое. Пульпарное отверстие удлиненное, у старых чешуй щелевидное. Иногда на его

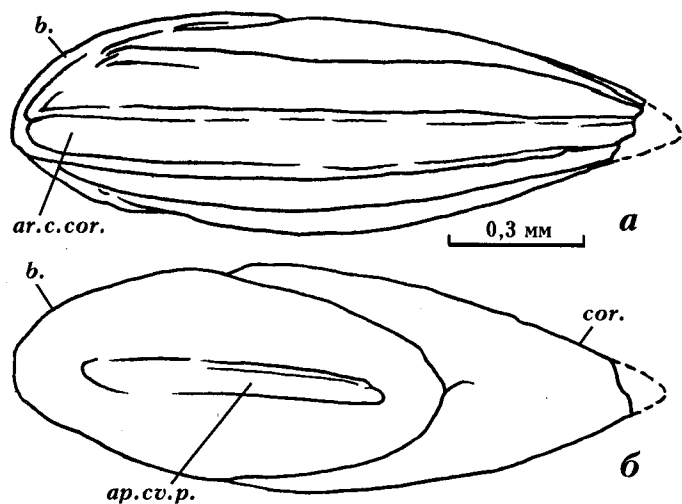


Рис. 64. *Nikolivia elongata* Karatajütè-Talimaa. Голотип – LIG, 15-494: а – вид сверху, б – вид снизу [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XLII, фиг. 6а, б]. Обн. Залещики, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон

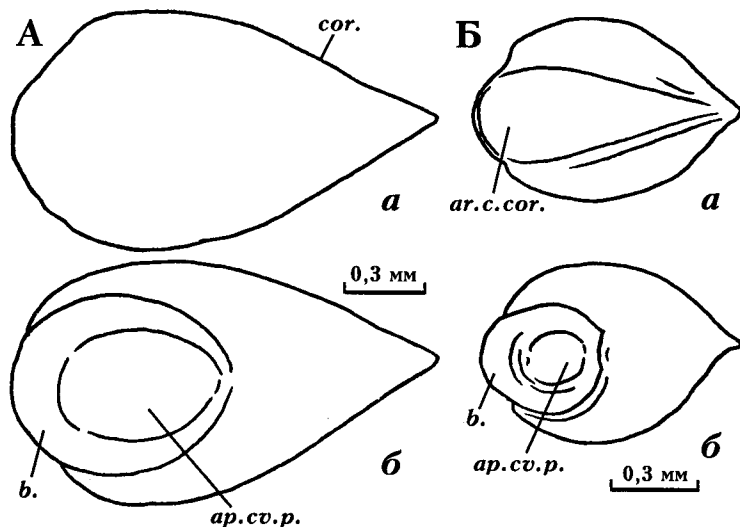


Рис. 65. *Nikolivia balabayi* Karatajütè-Talimaa

А – голотип – LIG, 15-67: а – вид сверху, б – вид снизу [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XLVIII, фиг. 1а, б]. Обн. Симаковцы (р. Белая), Подолия, Украина; чортковский горизонт, лохков, нижний девон.

Б – характерный экз. LIG, 15-63: а – вид сверху, б – вид снизу [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XLVIII, фиг. 3а, б]. Обн. Городок, Подолия, Украина; чортковский горизонт, лохков, нижний девон

месте сохраняется ряд мелких отверстий. Пульпарная полость относительно небольшая. Дентинные каналцы длинные, тонкие и прямые, ветвятся на двух-четырех уровнях. Расположены перпендикулярно поверхности пульпарной полости. В нижней стенке кроны дентинные каналцы менее правильные, короткие и слегка изогнутые.

Распространение. Латвия, Литва; тильжеская и стонишкяйская свиты, лохков, нижний девон; Белоруссия (Брестская впадина), Украина (Подолия); чортковский, иваневский горизонты и нижняя часть днестровской серии; Россия (Калининградская область, Тимано-Печорский регион, Урал, Северная Земля); Норвегия (Шпицберген), Арктическая Канада; лохков, нижний девон.

Nikolivia balabayi Karatajütè-Talimaa, 1978

Рис. 65

Thelodus oervigi: Obruchev, Karatajütè-Talimaa, 1967 (pars), p. 10, tab. 2.

Turinia? oervigi: Каратаюте-Талимаа, 1968, рис. 1, табл. 1, фиг. 1; Обручев, Каратаюте-Талимаа,

1968 pars, с. 68, табл. 2.

Nikolivia balabayi: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 147–151, табл. XLII, фиг. 9–10; табл. XLIII, фиг. 12, табл. XLVIII, фиг. 1–6, рис. 29, рис. 31, фиг. 2, 3, рис. 32, фиг. 1–4.

Голотип – LIG, № 15-67, туловищная чешуя; обн. Симаковцы, р. Белая, правый приток р. Серет, Подолия, Украина; чортковский горизонт, лохков, нижний девон [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XLVIII, фиг. 1].

Материал. Около тысячи чешуй хорошей сохранности. Коллекции (LIG 5, 15, 20, 25) хранятся в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Крупные чешуи длиной до 2 мм. Крона значительно больше основания – широкая, плоская, листовидная. Встречаются чешуи почти округлые или овальные с заостренным задним концом кроны, каплевидные, удлинненные и клиновидные. Края кроны большинства чешуй гладкие. Заднебоковые края некоторых чешуй слегка зазубренные. Передний край плавно закругленный, задний конец клиновидный, заостренный. Поверхность кроны может быть гладкая и плоская, а также рас-

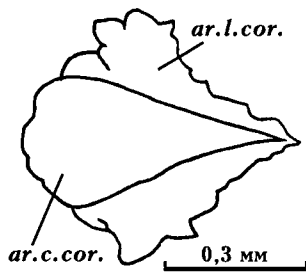


Рис. 66. *Nikolivia aligera* Karatajūtė-Talimaa. Голотип – LIG, 35-474, вид сверху [Karatajūtė-Talimaa, 2002, fig. 6H]. Обн. 4, сл. 3, р. Матусевича, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; подъемнинская свита, лохков, нижний девон

члененная на центральный широкий клиновидный отдел и более узкие боковые отделы. Поверхность нижней стенки кроны гладкая, плоская, иногда с небольшой медиальной возвышенностью позади основания. Шейка умеренной высоты, отчетливая, иногда в виде глубокой борозды. Основание небольшое, валикообразное, круглое или овальное, расположено в передней части чешуй. Пульпарное отверстие старых чешуй полностью не зарастает. Пульпарная полость относительно большая, широкая. В задней части кроны развит пульпарный канал. Дентинные каналы многочисленные в наружной стенке кроны и малочисленные в нижней стенке, относительно тонкие и прямые, ветвятся на 2–3 уровнях. Устьевые отверстия дентинных канальцев у молодых чешуй веретеновидные, расположенные поперечными рядами.

Распространение. Литва; стонишкяйская свита; Украина (Подолія); чортковский горизонт; Россия (Калининградская область, Тимано-Печорский регион); лохков, нижний девон.

Nikolivia aligera Karatajūtė-Talimaa, 2002

Рис. 66

Nikolivia aligera: Karatajūtė-Talimaa, 2002, p. 799–801, fig. 5, 6.

Голотип – LIG, № 35-474, переходная чешуя; разрез на р. Матусевича, обн. 4, сл. 3, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; подъемнинская свита, лохков, нижний девон [Karatajūtė-Talimaa, 2002, fig. 6H].

Материал. Около 80 чешуй хорошей сохранности. Коллекция (LIG 35) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Мелкие и средней величины чешуи (длиной 0,3–1,3 мм). Переходные чешуи относительно мелкие (0,4–0,7 мм). Крона состоит из широкого центрального отдела и крыловидных боковых. Туловищные чешуи более крупные (0,8–1,3 мм) каплевидные или килевидные. Крона состоит из широкого центрального отдела с гладкой поверхностью и одной пары более узких боковых или из одного желобовидного центрального и одной-двух

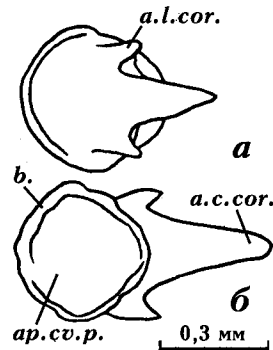


Рис. 67. *Gampsolepis insueta* Karatajūtė-Talimaa. Голотип – LIG, 15-111: а – вид сверху, б – вид снизу [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XLVIII, фиг. 14а, б]. Обн. Костельники, Подолия, Украина; чортковский горизонт, лохков, нижний девон

пар боковых отделов. Основание низкое, валикообразное, расположенное в передней части чешуи.

Распространение. Р. Матусевича, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; подъемнинская свита, лохков, нижний девон.

Род *Gampsolepis* Karatajūtė-Talimaa, 1978

Gampsolepis: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 156.

Типовой вид – *Gampsolepis insueta* Karatajūtė-Talimaa, 1978

Диагноз. Чешуи средней величины (длиной до 1,1 мм). Крона состоит из центрального шиповидного, слегка изогнутого отдела и двух более коротких остроконечных боковых. Основание развито в передней части чешуи в виде тонкой стенки, окружающей очень большое круглое или овальное пульпарное отверстие. Бороздка, отделяющая основание от кроны, неглубокая, еле заметная. Центральная пульпарная полость большая. Боковые ответвления полости развиты в боковых отделах кроны, небольшие, иногда отсутствуют. Стенки кроны тонкие. Дентинные канальцы относительно короткие, изогнутые, ветвистые. В пределах боковых выступов кроны дентинные канальцы наиболее длинные и прямые.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Украина (Подолія); чортковский и иваневский горизонты, лохков, нижний девон; Россия, (Тимано-Печорский регион); лохков, нижний девон.

Gampsolepis insueta Karatajūtė-Talimaa, 1978

Рис. 67

Gampsolepis insueta: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 156–159, табл. XLVIII, фиг. 8–14, рис. 32, фиг. 6, рис. 33.

Голотип – LIG, № 15-111, чешуя; обн. Костельники, Подолия, Украина; чортковский горизонт, лохков, нижний девон [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. XLVIII, фиг. 14].

Материал. 26 чешуй хорошей сохранности. Коллекция (LIG 15) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Украина (Подолия); чортковский и иваневский горизонты, лохков, нижний девон; Россия (Хорейверская депрессия Тимано-Печорского региона); лохков, нижний девон.

Род *Amaltheolepis* Ørvig, 1969

Amaltheolepis: Ørvig, 1969b, p. 274.

Типовой вид – *Amaltheolepis winsnesi* Ørvig, 1969.

Диагноз. Крупные чешуи (длиной до 2,4–3,0 мм), отличаются большим разнообразием формы кроны – шиповидной, листовидной, трехвершинной и переходной между ними. Задний конец кроны шиповидных чешуй сильно приподнят, крона покрыта редкими продольными ребрами. Крона клиновидных чешуй разделена на более широкий центральный отдел и одну пару боковых отделов с гладкими внешними краями. На поверхности центрального отдела развиты продольные ребра. На кроне трехвершинных чешуй выделяются слегка возвышающийся центральный отдел с резкими и довольно длинными продольными ребрами и относительно широкие боковые отделы. Заднебоковые края боковых отделов образуют самостоятельные вершины. Крона листовидных чешуй наиболее широкая. Заднебоковые края зазубренные. На нижней поверхности кроны развит срединный гребень, очень высокий у шиповидных чешуй. Иногда на нижней поверхности кроны развито несколько низких продольных ребрышек. Шейка слабо выраженная, низкая, в основном в виде борозды, отделяющей крону от основания. Основание низкое, овальное, валикообразное, значительно меньше кроны, развито в передней части чешуи, узкой полосой выступает вперед за пределы кроны. Пульпарное отверстие у молодых чешуй занимает большую часть основания; у взрослых – оно небольшое, овальное или щелевидное, расположено в центре основания или немного смещено назад. Дентинные каналы достигают большой длины, относительно тонкие, прямые и слабовеетвистые. Наружный слой кроны состоит из дуродентина, в котором дентинные каналы наиболее тонкие и расположены очень густо. Выстилающий пульпарную полость внутренний слой состоит из глобулярного (?) дентина. Линии нарастания отчетливые, волнистые, тонкие.

Видовой состав. *A. winsnesi* Ørvig, 1969; *A. bystrovi* Karatajūtė-Talimaa, 1978; *A. baltica* Karatajūtė-Talimaa, 1978.

Распространение. Литва; эмс, нижний девон; Подолия, Украина; прагиен, нижний девон; Шпицберген, Норвегия; прагиен, эмс, нижний девон; Тимано-Печорский регион, Россия; прагиен, нижний девон; Урал; прагиен, эмс, нижний девон; Новая Земля, архипелаг Северная Земля, Россия; эмс, нижний девон.

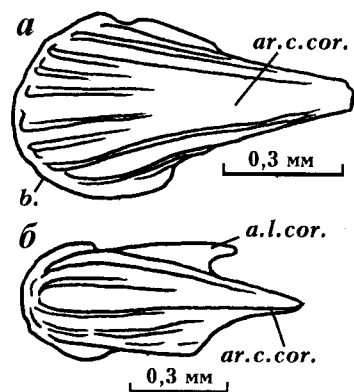


Рис. 68. *Amaltheolepis* cf. *A. winsnesi* Ørvig [Mark-Kurik, 1991, fig. 3, A1, A2]: а, б – вид сверху. О. Комсомолец, архипелаг Северная Земля, Россия; верхнеальбановская подсвета, эмс, нижний девон

Замечания. Чешуи сходные с *A. winsnesi* Ørvig, 1969 обнаружены в отложениях эмского возраста Шпицбергена и в аналогах верхнего эмса Новой Земли и Северной Земли (рис. 68). Коллекции LIG 20N, 45 хранятся в Институте геологии и географии Литвы.

Amaltheolepis bystrovi Karatajūtė-Talimaa, 1978

Рис. 69

Amaltheolepis bystrovi: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 166–169, табл. LII, рис. 34, фиг. 4–7.

Голотип – LIG, № 35-167, чешуя; о. Пионер, Северная Земля, Россия; эмс, нижний девон [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. LI, фиг. 3а, б].

Материал. Около 30 чешуй хорошей сохранности и много фрагментов. Коллекция (LIG 35) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Небольшие (длиной 0,8–1,2 мм) чешуи с клиновидной ребристой, реже гладкой, кроной и относительно большим низким основанием. На кроне выделяется центральный отдел, гладкий или покрытый резкими продольными ребрами разной длины. Боковые отделы узкие, состоящие из одного или двух продольных ребер. Иногда крона совсем гладкая. Задняя часть кроны единая, одновершинная. Шейка развита в виде неглубокой сплошной борозды. Основание совсем низкое, плоское или более выпуклое, со слегка утолщенной передней частью. Пульпарное отверстие помещается в центре основания или ближе к заднему концу. Нижняя поверхность кроны гладкая, с медиальным гребешком или несколькими продольными ребрышками. Пульпарная полость одна, относительно узкая и короткая. У взрослых чешуй это – узкий пульпарный канал. Относительно тонкие, прямые, ветвистые дентинные каналы открываются в пульпарную полость или пульпарный канал.

Распространение. Р. Пионерка, о. Пионер, Северная Земля, Россия; альбановская свита, нижняя часть эмса, нижний девон.

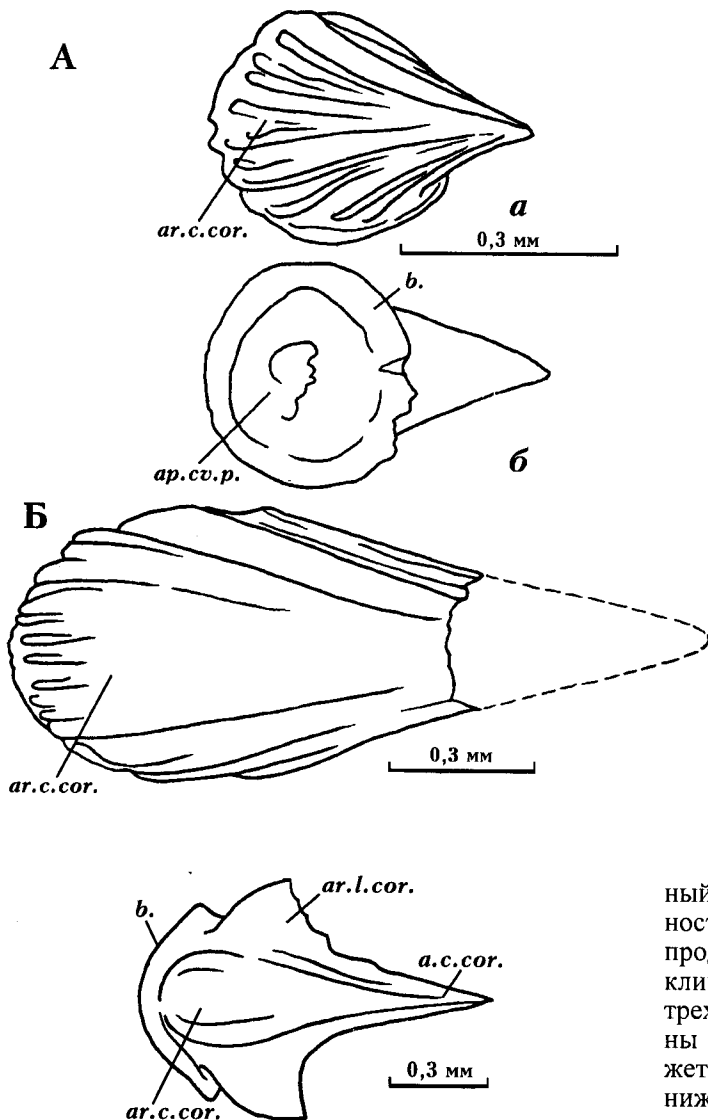


Рис. 69. *Amaltheolepis bystrovi* Karatajūtė-Talimaa

А – голотип – LIG, 35-167: а – вид сверху, б – вид снизу [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. LII, фиг. 3 а, б]. О. Пионер, архипелаг Северная Земля, Россия; нижнеальбановская подсвета, эмс, нижний девон.

Б – характерный экз. LIG, 15-164, вид сверху [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. LII, фиг. 9]. О. Пионер, архипелаг Северная Земля, Россия; нижнеальбановская подсвета, эмс, нижний девон

Рис. 70. *Amaltheolepis baltica* Karatajūtė-Talimaa. Голотип – LIG, 25-366, вид сверху [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. LIII, фиг. 4]. Скв. Лиепкальнис, гл. 673,10 м, Литва; сауноская свита, виешвильская серия, эмс, нижний девон

Amaltheolepis baltica Karatajūtė-Talimaa, 1978

Рис. 70

Amaltheolepis baltica: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 164–166, табл. LIII, фиг. 1–4.

Голотип – LIG, № 25-366, чешуя; гл. 673.10 м, скв. Лиепкальнис, Литва; виешвильская серия, сауноская свита, эмс, нижний девон [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. LIII, фиг. 4].

Материал. 10 чешуй. Коллекция (LIG 25) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Чешуи средней величины (длиной до 1,25 мм). Крона относительно широкая. Централь-

ный отдел, возвышающийся над остальной поверхностью кроны, килевидный, гладкий или покрытый продольными ребрами. Боковые отделы широкие, клиновидные или с заостренными вершинами. У трехвершинных чешуй боковые вершины обращены назад и в стороны, а центральная вершина может быть узкой и длинной. Края кроны гладкие. На нижней поверхности задней части кроны развит продольный гребень. Шейка узкая в виде борозды, отделяющей крону от основания. Основание круглое, овальное, ромбовидное, валикообразное, меньше кроны, расположено в передней части чешуи и узкой полосой выступает вперед за пределы кроны. Пульпарное отверстие большое.

Распространение. Северная Литва; сауноская свита, виешвильская серия, эмс, нижний девон.

Семейство Apalolepididae Turner, 1976

Типовой род – *Apalolepis* Karatajūtė-Talimaa, 1967.

Диагноз. Чешуи с большой плоской листовидной кроной и очень маленьким валикообразным, смещенным вперед основанием. Шейка отчетливая. Пульпарная полость низкая, но широкая, с ответвлениями в задней части. Дентинные каналы изогнутые, с расширенной устьевой частью. Базальный слой очень тонкий.

Состав. *Apalolepis* Karatajūtė-Talimaa, 1967; *Ska-molepis* Karatajūtė-Talimaa, 1978.

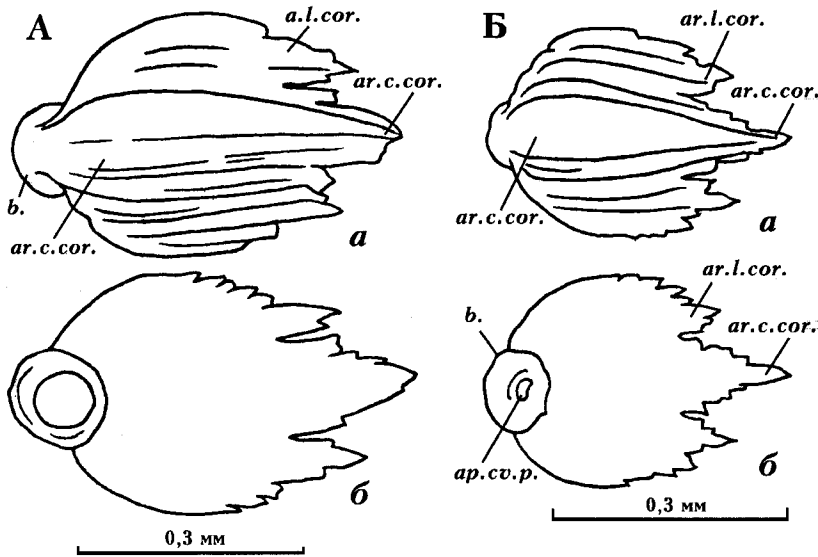


Рис. 71. *Apalolepis obruchevi* Karatajūtė-Talimaa

А – голотип – LIG, 5-00341: а – вид сверху, б – вид снизу [Obruchev, Karatajūtė-Talimaa, 1967, Pl. 1, Fig. 1, 2]. Обн. Городок, Подолия, Украина; чортковский горизонт, лохков, нижний девон.

Б – характерный экз. LIG, 15-97: а – вид сверху, б – вид снизу [Каратайте-Талимаа, 1978, табл. 1, фиг. 6 а, б]. Обн. Городок, Подолия, Украина; чортковский горизонт, лохков, нижний девон

Род *Apalolepis* Karatajūtė-Talimaa, 1967

Apalolepis: Obruchev, Karatajūtė-Talimaa, 1967, p. 10, pl. 1, fig. 1–3; Каратайте-Талимаа, 1968, с. 35; 1978, с. 128–129.

Типовой вид – *Apalolepis obruchevi* Karatajūtė-Talimaa, 1967.

Диагноз. Чешуи средней величины (до 1,25 мм в длину) листовидные, очень тонкие. Крона снаружи покрыта продольными ребрами. Задний отдел кроны расчленен на отдельные вершины или мелкозубчатый. Поверхность нижней стенки кроны гладкая, плоская или слегка вогнутая. Шейка высокая. Основание смещено вперед, маленькое, в виде узкого кольца или валика вокруг относительно большого пульпарного отверстия. Пульпарное отверстие полностью не зарастает. Пульпарная полость большая, широкая, но довольно низкая. В задней части кроны могут быть развиты боковые ответвления – пульпарные каналы, заходящие в боковые вершины заднего отдела кроны. Дентинные каналы отходят от пульпарной полости и пульпарных каналов. Дентинные каналы основного слоя направлены вперед, а каналы поверхностного слоя – вертикально или под небольшим углом назад. Нижняя стенка кроны состоит из более плотной дентиновой ткани.

Видовой состав. *A. obruchevi* Karatajūtė-Talimaa, 1967; *A. brotzeni* Karatajūtė-Talimaa, 1978.

Распространение. Литва; стонишкийский горизонт; Украина (Подолия); чортковский и иваневский горизонты; Россия (Урал?), Великобритания, Норвегия (Шпицберген), Арктическая Канада; лохков, нижний девон. В Хорейверской депрессии Тимано-Печорского региона (Россия) чешуи *Apalolepis* sp. обнаружены в отложениях нижнего прагиена, нижний девон.

Apalolepis obruchevi Karatajūtė-Talimaa, 1967

Рис. 11, 71

Apalolepis obruchevi: Obruchev, Karatajūtė-Talimaa, 1967, pl. 1, fig. 1, 2; Каратайте-Талимаа, 1968, с. 36–37, рис. 2, табл. II, фиг. 3–5, табл. III, фиг. 1, 3, 4; Каратайте-Талимаа, 1978, с. 129–133, табл. XLIX, L, фиг. 1–6, рис. 31, фиг. 1, рис. 35, рис. 36, фиг. 4–6.

Голотип – LIG, № 5-00341, туловищная чешуя; обн. Городок, Подолия, Украина; чортковский горизонт, лохков, нижний девон [Obruchev, Karatajūtė-Talimaa, 1967, pl. 1, fig. 1, 2].

Материал. Несколько тысяч чешуй разной степени сохранности. Коллекции (LIG 5, 15, 20, 25) хранятся в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Чешуи средней величины (длиной до 1,25 мм). Выделяются листовидные с тонкой плоской кроной туловищные чешуи и чешуи с центральным выступом или шипом в задней части кроны, которые можно расценивать как головные (?). Крона туловищных чешуй относительно широкая, передний край гладкий, закругленный, боковые края с нежными мелкими зубчиками, задний отдел сильно расчлененный. Центральная клиновидная вершина наиболее длинная и широкая, боковые вершины (одна-две пары) короче и не столь широкие. Края вершин заднего отдела кроны мелкозубчатые. Центральный отдел кроны довольно широкий, клиновидный, с плоской, немного вогнутой или желобовидной поверхностью. Продольные ребра, покрывающие боковые участки кроны, умеренной высоты, относительно узкие, разделенные довольно широкими продольными бороздами. Основание маленькое, смещенное вперед, кольцевидное, пульпарное отверстие большое. Пульпарная полость большая. В задней части кроны развит центральный пульпарный канал и менее широкие боковые. Дентинные каналы отходят от пульпар-

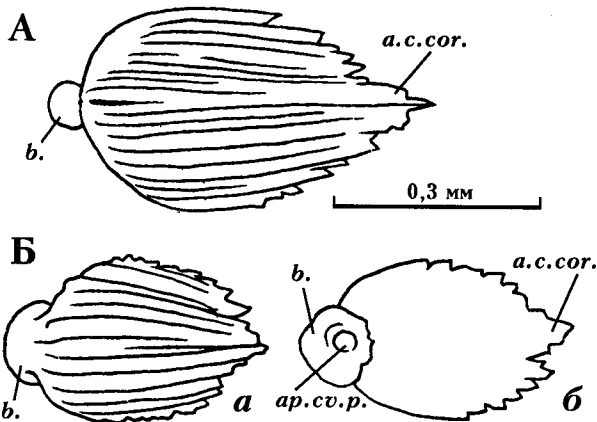


Рис. 72. *Apalolepis brotzeni* Karatajūtė-Talimaa

А – голотип – LIG, 5-00305, вид сверху [Obruchev, Karatajūtė-Talimaa, 1967, pl. 1, fig. 3]. Обн. Залещики, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохов, нижний девон.

Б – характерный экз. – LIG, 15-102, а – вид сверху, б – вид снизу [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. L, фиг. 7а, б]. Обн. Добровляны, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохов, нижний девон

ной полости и пульпарных каналов, располагаются поперечными рядами. Отверстия дентинных канальцев веретеновидные. В наружной стенке кроны дентинные канальцы многочисленные, более длинные по краям. Нижняя стенка кроны плотная.

Распространение. Литва; стонишкяйский горизонт, лохов, нижний девон; Украина (Подолия); чортковский горизонт, лохов, нижний девон; Норвегия (Шпицберген); лохов, нижний девон.

Apalolepis brotzeni Karatajūtė-Talimaa, 1978

Рис. 72

Apalolepis obruchevi: Karatajūtė-Talimaa, 1967, pl. I, fig. 3.

Apalolepis brotzeni: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 133–136, табл. L, фиг. 7–13, рис. 31, фиг. 1–3, рис. 37, 38.

Голотип – LIG, № 5-00305, туловищная чешуя; обн. Залещики, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохов, нижний девон [Obruchev, Karatajūtė-Talimaa, 1967, pl. I, fig. 3].

Материал. Несколько тысяч чешуй хорошей сохранности. Коллекции (LIG 5, 15, 25) хранятся в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. Чешуи средней величины (длиной до 1,23 мм). Крона удлинённая, каплевидная, тонкостенная. Боковые края кроны мелкозубчатые, задний конец относительно монолитный. Наружная стенка кроны покрыта многочисленными узкими продольными ребрами. Центральный участок кроны узкий, желобовидно вогнутый, иногда не выделяется. Основание маленькое, кольцевидное. Пульпарная полость единая, без боковых ответвлений. Направление дентинных канальцев в наружном и в

основном слоях разное, и граница между слоями резкая. В задней части центрального отдела кроны иногда имеется пульпарный канал.

Распространение. Литва; стонишкяйский горизонт, лохов, нижний девон; Украина (Подолия); иваневский горизонт, лохов, нижний девон.

Род *Skamolepis* Karatajūtė-Talimaa, 1978

Skamolepis: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 136–137.

Типовой вид – *Skamolepis fragilis* Karatajūtė-Talimaa, 1978.

Диагноз. Относительно мелкие листовидные чешуи, очень хрупкие. Максимальная длина чешуи не превышает 1 мм. Крона тонкая, плоская или изогнутая, круглая, овальная, иногда с выступающим назад остроконечным центральным отделом. Наружная поверхность покрыта довольно высокими ребрами, несущими продольный желобок, ребра разделены отчетливыми бороздами. Заднебоковые края кроны сильно зазубренные или гладкие. Нижняя поверхность кроны гладкая, слегка вогнутая. Шейка отчетливая, иногда высокая. Основание оттянуто вперед, круглое или ромбовидное, тонкое, в виде стенки, окружающей большое воронкообразное пульпарное отверстие. Края основания гладкие, иногда с центральным выступом на переднем крае. Развита одна пульпарная полость с ответвлениями – пульпарными каналами (1–3) в задней части кроны. У более старых чешуй сохраняются лишь узкие продольные пульпарные каналы, число которых зависит от числа продольных участков – ребер на кроне. Центральный пульпарный канал наиболее широкий. Дентинные канальцы открываются в пульпарную полость или пульпарные каналы, располагаются перпендикулярно поверхности каналов и полости.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Восточная Латвия; верхний эмс – нижний эйфель, нижний-средний девон; Норвегия (Шпицберген); нижний прагиен, верхний эмс, нижний девон; Россия (Тимано-Печорский регион, Московская синеклиза); эйфель, средний девон.

Skamolepis fragilis Karatajūtė-Talimaa, 1978

Рис. 73

Skamolepis fragilis: Каратаюте-Талимаа, 1978, с. 137–139, табл. LI, фиг. 2–7, рис. 34, фиг. 1–3.

Голотип – LIG, № 45-612, чешуя; гора Гельсвикфеллет, верховья р. Скамдален, Земля Андрэ, Шпицберген, Норвегия; подсвета Скамдален, основание серии Грей Хук, верхний эмс, нижний девон [Каратаюте-Талимаа, 1978, табл. LI, фиг. 7а, б, рис. 34, фиг. 1].

Материал. Около 50 чешуй, в основном, фрагментарных. 12 чешуй найдены в керне скв. Балтинова, Восточная Латвия, около 30 чешуй – в скважинах Тимано-Печорского региона и Московской

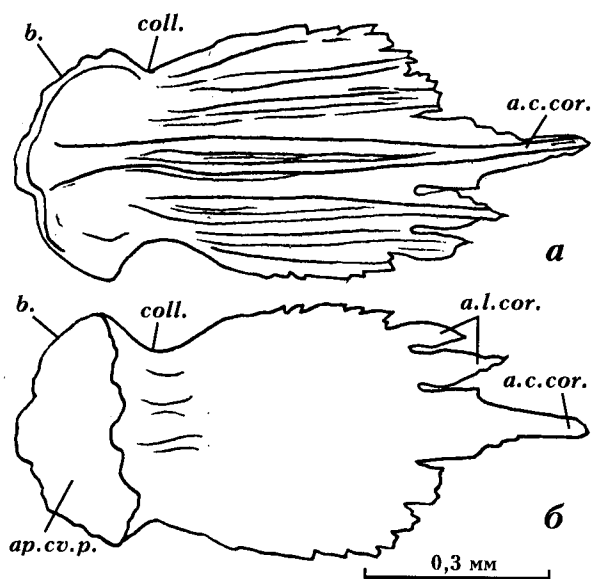


Рис. 73. *Skamolepis fragilis* Karatajūtė-Talimaa. Голотип – LIG, 45-612: а – вид сверху, б – вид снизу. [Каратайте-Талимаа, 1978, табл. LI, фиг. 7а, б, рис. 34, фиг. 1]. Гора Гельсвикфьеллет, верховья р. Скамдален, Шпицберген, Норвегия; подсвита Скамдален, серия Грей Хук, эмс, нижний девон

синеклизы, Россия. Коллекции (LIG 20M, 25, 45) хранятся в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Восточная Латвия; резекненская свита, верхний эмс – нижний эйфель, нижний – средний девон; гора Гельсвикфьеллет, верховья р. Скамдален, Земля Андрэ, Шпицберген, Норвегия; подсвита Скамдален, основание серии Грей-Хук, верхний эмс, нижний девон; Тимано-Печорский регион, Россия; лекейягинская свита, эйфель, средний девон; Московская синеклиза, Россия; мосоловский, чернорарский горизонты, эйфель, средний девон.

Отряд Furcacaudiformes

Диагноз (по [Wilson, Caldwell, 1998]). Бесчелюстные позвоночные, латерально сплюснутые с более высокой дорсальной стороны (горбатые); голова и бронхиальная часть слегка бочковидные (barrel-shape). Большие глаза размещены на боках непосредственно перед бронхиальными отверстиями; бронхиальные отверстия расположены косыми рядами. Большое бочковидное образование, напоминающее желудок и продолжающееся в виде короткой кишки, находится за бронхиальными отверстиями; анальное отверстие – на вентральной стороне перед хвостовым плавником. Хвостовой стебель дорсовентрально высокий, хвостовой плавник с большой дорсальной и вентральной лопастью и многими меньшими лопастями между ними. Чешуйный покров тело-

донного типа; чешуи длиной в основном меньше 0,4 мм с большим центральным пульпарным углублением и отчетливыми основанием, шейкой и кроной.

Состав. Pezopallichthyidae Wilson et Caldwell, 1998; Furcacaudidae Wilson et Caldwell, 1998.

Распространение. Украина (Подолія), Россия (Тимано-Печорский регион, архипелаг Северная Земля), Северо-Западные территории Канады (горы Маккензи, Канадские Арктические острова); венлок, нижний силур и лохков, нижний девон.

Семейство Furcacaudidae Wilson et Caldwell, 1998

Типовой род – *Furcacauda* Wilson et Caldwell, 1998.

Диагноз (по [Wilson, Caldwell, 1998, p. 15]). Тело сильно сплюснуто по бокам; голова маленькая и конусообразная. Имеются парные вентральные "плавниковые складки" ("fin-flaps"). Дорсальный плавник существует у большинства видов. Хвостовой стебель короткий и дорсовентрально чрезвычайно глубокий (около 3/5 или больше от глубины тела); хвостовой плавник составляет до 40% от всей длины туловища; число промежуточных складок (intermediate caudal fin lobes) хвостового плавника меньше десяти; дорсальные и вентральные промежуточные складки меньше центральных. Плавники покрыты чешуями. Кроны чешуй плоские и гладкие или с ребрышками и несколькими задними вершинами.

Состав. *Furcacauda* Wilson et Caldwell, 1998; *Sphenonectris* Wilson et Caldwell, 1998; *Cometicercus* Wilson et Caldwell, 1998; *Drepanolepis* Wilson et Caldwell, 1998.

Замечание. См. "Замечание" в данных о *Canonia* sp.

Incerti ordinis

Род *Canonia* Vieth, 1980

Canonia: Vieth, 1980, S. 28.

Типовой вид – *Canonia grossi* Vieth, 1980

Диагноз. Маленькие симметричные чешуи. Задний участок кроны чаще всего трехвершинный. У 55% чешуй медиальный отдел вогнутый, возвышается над боковыми. На боковых отделах развиты 1–2 продольных ребрышка. Шейка хорошо развита, основание высокое. У 45% чешуй – плоская поверхность кроны с 4–8 узкими продольными ребрышками и низким основанием. Дентинные каналы отходят только от пульпарной полости, соединяются между собой короткими перемычками и лакунообразными расширениями.

Видовой состав. Типовой вид и *Canonia* sp.

Распространение. Украина (Подолія), Россия (Тимано-Печорский регион, архипелаг Северная Земля); Северо-Западные территории Канады; лохков, прагиен (нижняя часть), нижний девон.

Замечание. Число видов не выяснено. Возможно присутствие других видов кроме типового. Относительно систематического положения рода *Canonía* см. "Замечание" в *Canonía* sp.

Canonía sp.

Материал. Около 150 чешуй. Коллекция (LIG 35) хранится в Институте геологии и географии Литвы в Вильнюсе.

Распространение. Разрез на р. Матусевича, обн. 4, сл. 3; разрез р. Подъемная, обн. 69, сл. 26, о. Октябрьской Революции, Северная Земля, Россия; подъемническая свита – средняя и верхняя части, лохков, нижний девон.

Замечание. Дентинные каналы, развитые в кроне чешуй *Canonía* sp. с Северной Земли, имеют довольно необычную форму, несвойственную ортодентину в чешуях сем. *Nikoliviidae*, к которому род

Canonía относили ранее. Короткие, прямые или слегка изогнутые ответвления – перемычки соединяют между собой расположенные вертикально дентинные каналы. На их месте иногда образуются небольшие расширения, напоминающие лакуны. Подобная дентиновая ткань развита в чешуях логанидных телодонтов. В связи с этим принадлежность рода *Canonía* отряду *Thelodontiformes* и сем. *Nikoliviidae* вызывает сомнение [Karatajūtė-Talimaa, 2002; Märss et al., 2002]. Чешуйный покров раннедевонских представителей отряда *Furcasaudiformes* (*Agnatha*) состоит из чешуй, морфологически схожих с чешуями телодонтов отряда *Thelodontiformes*, семейств *Nikoliviidae* и *Apalolepididae* [Wilson, Caldwell, 1998, fig. 3]. В связи с этим необходимо в будущем более подробно проанализировать и, возможно, пересмотреть систематическое положение родов, установленных по разрозненным чешуям. В первую очередь, это касается родов *Nikolivia* и *Canonía*.

Литература

- Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. Труды Зоологического института Академии Наук СССР. 1940. Т. 5. С. 87–517.
- Каратаюте-Талимаа В.Н. Данные к стратиграфии нижнего девона Южной Прибалтики. В кн.: Вопросы стратиграфии и палеогеографии девона Прибалтики. Под ред. Каратаюте-Талимаа В.Н. и Нарбутаса В.В. Вильнюс: Минтис, 1964. С. 21–39.
- Каратаюте-Талимаа В.Н. Новые телодонты, гетеростраки и артроиды из чортковского горизонта Подолии. В кн.: Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. Под ред. Обручева Д.В. М.: Наука, 1968. С. 33–42.
- Каратаюте-Талимаа В.Н. Ихтиофауна даунтона Литвы, Эстонии и Северного Тимана. В кн.: Палеонтология и стратиграфия Прибалтики и Белоруссии. Под ред. Григялиса А.А. Сборник II. Вильнюс: Минтис, 1970. С. 53–66.
- Каратаюте-Талимаа В.Н. Телодонты силура и девона СССР и Шпицбергена. Вильнюс: Мокслас, 1978. 336 с.
- Каратаюте-Талимаа В.Н. Телодонты подъемной свиты (нижний девон, жедин) Северной Земли и их корреляционное значение // Научные труды высших учебных заведений Литовской ССР. Геология. 1985. № 6. С. 50–60.
- Каратаюте-Талимаа В.Н. Позвоночные. В кн.: Силур и девон Юго-востока Западно-Сибирской плиты. Под ред. Кульнова Н.П. и Дубатолова В.Н. М.: Наука, 1990. С. 59–63.
- Каратаюте-Талимаа В.Н., Мярсс Т. Телодонты. Биостратиграфические очерки. В кн.: Стратиграфия силура и девона архипелага Северной Земли. Под ред. Матухина Р.Г. и Меннера В.В. Новосибирск: СНИИГТИМС, 1999. С. 121–127.
- Москаленко Т.А. Лландоверийские остатки *Agna-tha* в Сибири. В кн.: Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. Под ред. Обручева Д.В. М.: Наука, 1968. С. 29–32.
- Мярсс Т. Система боковой линии лудловского телодонта *Phlebolepis elegans* Pander // Известия АН Эстонской ССР. Геология. 1979. № 3. С. 108–111.
- Мярсс Т. Позвоночные силура Эстонии и Западной Латвии. Таллин: Валгус, 1986. 104 с.
- Мярсс Т., Эйнасто Р. Распределение вертебрал в разнофациальных отложениях силура Северной Прибалтики // Известия АН Эстонской ССР. Геология. 1978. Т. 27. № 1. С. 16–22.
- Новицкая Л.И. Морфология древних бесчелюстных (гетеростраки и проблема связи бесчелюстных и челюстноротых позвоночных). Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 196. М.: Наука, 1983. 184 с.
- Новицкая Л.И., Каратаюте-Талимаа В.Н. Замечания о кластическом анализе в связи с гипотезой миоптеригий и проблемой происхождения гнатостом. В кн.: Морфология и эволюция животных. М.: Наука, 1986. С. 102–125.
- Обручев Д.В. Подкласс *Thelodonti* (*Coelolepides*). В кн.: Основы палеонтологии. Бесчелюстные и рыбы. Под ред. Обручева Д.В. М.: Наука, 1964. С. 39–44.
- Обручев Д.В., Каратаюте-Талимаа В.Н. Фауны позвоночных и корреляция лудловских и нижнедевонских отложений Восточной Европы. В кн.: Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. Под ред. Обручева Д.В. М.: Наука, 1968. С. 63–70.
- Тесаков Ю.И., Предтеченский Н.Н., Хромых В.Г., Бергер А.Я. Стратиграфическая шкала силура Восточной Сибири // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1998. Т. 6. № 4. С. 32–51.
- Agassiz L. In: *Murchison R.I.* 1838. On the fishes in the Ludlow rocks, or upper beds of the Silurian System. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci., Liverpool, 7th Trans., 1837. 1838. P. 91.
- Agassiz L. In: *The Silurian System.* London, 1839.
- Aldridge R.J., Turner S. Britain's oldest agnathans // *Geological Magazine.* 1975. Vol. 112. N. 4. P. 419–420.
- Aldridge R.J., Turner S., Jones G.L., Harper D.A.T. Late Llandovery thelodonts and conodonts from the Kilbridge Formation, Co. Galway, western Ireland // *Geological Journal.* 1996. N 31. P. 359–367.
- Allen J.R.L., Halstead (Tarlo) L.B., Turner S. Dittonian ostracoderm fauna from the Brownstones of Wilderness Quarry, Mitcheldean, Gloucestershire // *Proceedings of the Geological Society of London.* 1968. N. 1649. P. 141–153.
- Blicek A., Goujet D. A propos de nouveau matériel de Thélodontes (Vertébrés Agnathes) d'Iran et de Thaïlande: aperçu sur la répartition géographique et stratigraphique des Agnathes des "régions gondwaniennes" au péalozoïque moyen // *Annales de la Société Géologique du Nord, XCVII,* 1978. P. 363–372.
- Blom H. *Loganellia* (Thelodonti, Agnatha) from the Lower Silurian of North Greenland, with special reference on their stratigraphical and palaeogeographical significance. *Acta Geologica Polonica.* 1999a. Vol. 49. N 2. P. 97–104.
- Blom H. Vertebrate remains from Upper Silurian. Lower Devonian beds of Hall Land, North Greenland // *Geology of Greenland Survey Bulletin.* 1999b. Vol. 182. P. 1–80.
- Bruggen W. van der. Thelodonten binnenste buiten gekeerd // *Grondboor en Hamer,* 3, 1993. P. 88–91.
- Bruggen W. van der. Over magen en staarten van thelodonten // *Grondboor en Hamer,* 1994. 4/5. P. 87–93.
- Fredholm D. Vertebrates in the Ludlovian Hemse Beds of Gotland, Sweden // *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar.* 1988. Vol. 110. N 2. P. 157–179.
- Fredholm D. Agnathan vertebrates in the Lower Silurian of Gotland, Sweden // *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar.* 1990. Vol. 112. N 1. P. 61–84.
- Gagnier P.-Y., Turner S., Friman L., Soares-Riglos M. and Janvier Ph. The Devonian vertebrate and mollusc fauna from Seripona (Dept. of Chuquisaca, Bolivia) // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen,* 1988. 176. P. 269–297.
- Gross W. Die Agnathen und Acanthodier der Obersilurischen Beyrichienkalks // *Palaeontographica.* 1947. H. 96. Abt. A. P. 91–161.
- Gross W. Über Thelodontier-Schuppen // *Palaeontographica.* 1967. H. 127A. S. 1–67.

- Gross W. Die Agnathen-Fauna der silurischen Halla-Schichten Gotlands // Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar. 1968a. H. 90. S. 369–400.
- Gross W. Porenschuppen und Sinneslinien des Thelodontiers *Phlebolepis elegans* Pander // Paläontologische Zeitschrift. 1968b. H. 42. N 3/4. S. 131–146.
- Gross W. Unterdevonische Thelodontier- und Acanthodier-Schuppen aus Westaustralien // Paläontologische Zeitschrift. 1971. H. 45. N 3/4. S. 97–106.
- Hoppe K.-H. Die Coelolepiden und Acanthodier des Obersilur der Insel Ösel. Ihre Paläobiologie und Paläontologie // Palaeontographica. 1931. Vol. 76. N 1-3. S. 35–94.
- Hoppe K.-H. *Phlebolepis elegans* Pander aus dem Obersilur der Insel Ösel // Cbl. Miner. Geol. Paläontol. 1934. Abt. B. N 2. S. 124–130.
- Karatajūtė-Talimaa V. Taxonomy of loganiid thelodonts // Modern Geology. 1997. Vol. 21. N 1/2. P. 1–15.
- Karatajūtė-Talimaa V. Determination methods for the exoskeletal remains of early vertebrates // Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Geowissenschaftliche Reihe, 1998. Bd. 1. S. 21–52.
- Karatajūtė-Talimaa V. Lower Devonian (Lochkovian) thelodonts from the October Revolution Island (Severnaya Zemlya Archipelago) // Geodiversitas. 2002. Vol. 24. N 4. P. 791–804.
- Karatajūtė-Talimaa V., Brazauskas A. Distribution of Vertebrates in the Silurian of Lithuania // Geologija. 1994. N 17. P. 106–114.
- Karatajūtė-Talimaa V., Märss T. Upper Silurian thelodonts of Severnaya Zemlya Archipelago // Geodiversitas. 2002. Vol. 24. N 2. P. 405–443.
- Karatajūtė-Talimaa V., Predtechenskiy N. The distribution of the vertebrates in the Late Ordovician and Early Silurian palaeobasins of the Siberian Platform // Bulletin du Museum Nationale D'Histoire Naturelle. Paris. 1995. N 4. P. 39–55.
- Kiaer J. New coelolepids from the upper Silurian of Oesel (Estonia) // Publications of the Geological Institution of the Tartu University. 1932. N 27. P. 1–8.
- Lehman J.-P. Les poissons du Downtonien de la Scanie (Suède) // Mem. Fac. Sci. Univ. Paris, Rennes, 1937. P. 1–98.
- Mark-Kurik E. Contribution to the correlation of the Emsian (Lower Devonian) on the basis of placoderm fishes // Newsletter in Stratigraphy. 1991. Vol. 25. N 1. P. 11–23.
- Märss T. *Thelodus admirabilis* n. sp. (Agnatha) from the Upper Silurian of the East Baltic // Eesti NSV TA Toimetised. Geoloogia. 1982. Vol. 31. N 3. P. 112–116.
- Märss T. Squamation of the thelodont agnathan *Phlebolepis* // Journal of Vertebrate Paleontology. 1986. Vol. 6. N 1. P. 1–11.
- Märss T. Vertebrates // A Global Standard for the Silurian System. National Museum of Wales, Geological Series. Cardiff, 1989. Vol. 9. P. 284–289.
- Märss T. Vertebrates. In: Field Meeting, Estonia 1990. An Excursion Guidebook. Kaljo D., Nestor H., eds. Tallinn, 1990. P. 93–96.
- Märss T. *Loganellia* (Thelodonti, Agnatha) from the Jaagarahu Stage, Wenlock, Estonia // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Geology. 1996. Vol. 45. N 4. P. 189–202.
- Märss T. Vertebrates of the Pridoli and Silurian-Devonian boundary beds in Europe // Modern Geology. 1997. Vol. 21. N 1/2. P. 17–42.
- Märss T. Thelodonts and eustatic sea-level changes. In: Geology of the Devonian System. Yushkin N.P., Tsyganko V.S., Männik P., eds. Syktyvkar: Geoprint. 2002. P. 100–102.
- Märss T. *Paralogania* from the Rootsiküla, Wenlock and Paadla, Ludlov, stages of Estonia // Proceeding of the Estonian Academy of Sciences. Geology. 2003. Vol. 52. N 2. P. 98–112.
- Märss T., Caldwell M., Gagnier P.-Y., Goujet D., Männik P., Martma T. and Wilson M. Distribution of Silurian and Lower Devonian vertebrate microremains and conodonts in the Baillie-Hamilton and Cornwallis Island sections, Canadian Arctic // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Geology. 1998. Vol. 47. N 2. P. 51–76.
- Märss T., Fredholm D., Talimaa V., Turner S., Jeppsson L., Nowlan G. Silurian Vertebrate Biozonal Scheme. Premiers Vertébrés et Vertébrés Inférieurs // Geobios, M.S. Lyon. 1995. N 19. P. 368–372.
- Märss T., Fredholm D., Talimaa V., Turner S., Jeppsson L., Nowlan G. Towards the Silurian Vertebrate Biozonal Scheme // The James Hall Symposium: Second International Symposium on the Silurian System. Program and Abstracts. N.Y.: Univ. of Rochester. 1996. P. 73–74.
- Märss T., Karatajūtė-Talimaa V. Ordovician and Lower Silurian thelodonts from Severnaya Zemlya Archipelago // Geodiversitas. 2002. Vol. 24. N 2. P. 381–404.
- Märss T., Ritchie A. Articulated thelodonts (Agnatha) of Scotland // Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences. 1998. Vol. 88. Part 3. P. 143–195.
- Märss T., Soehn K.L., Wilson M.V.H. Microvertebrate-based correlations of the Llandovery-Wenlock boundary in some sections of the Selwyn and Franklinian sedimentary basins, northern Canada. IGCP 406 Meeting: Circum-Arctic Palaeozoic Faunas and Facies. Abstracts // Ichthyolith Issues. Special Publications. 1998. N 4. P. 37–39.
- Märss T., Wilson M.V.H., Thorsteinsson R. New thelodont (Agnatha) and possible chondrichthyan (Gnathostomata) taxa established in the Silurian and Lower Devonian of Arctic Canada // Proceedings of the Academy of Sciences of Estonia. Geology. 2002. Vol. 51. N 2. P. 88–120.
- Martinsson A. Beyrichiacean ostracodes associated with the earliest Silurian vertebrates from Gotland // Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar. 1966. Vol. 88. P. 327–339.
- Müller C.G., Märss T. A conodont, thelodont and acanthodian fauna from the Lower Pridoli (Silurian) of the Much Wenlock Area, Shropshire // Palaeontology. 1999. Vol. 42. N 4. P. 691–784.
- Novitskaya L., Turner S. *Turinia pagei* (Powrie): A new reconstruction of the soft organs of the cephalothorax // Memoirs of the Queensland Museum. 1998. Vol. 42. N 2. P. 533–544.
- Obruchev D.V., Karatajūtė-Talimaa V.N. Vertebrate faunas and correlation of the Ludlovian - Lower Devonian in Eastern Europe // Journal of Linnean Society (Zoology). 1967. Vol. 47. N 311. P. 5–14.
- Ørvig T. The dermal skeleton; general considerations // Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny. Nobel Symposium 4. Stockholm: Almqvist and Wiksell, 1968. P. 373–397.
- Ørvig T. The vertebrate fauna of the primaeva beds of the Fraenkelryggen formation of Vestspitsbergen and its biostratigraphic significance // Lethaia. 1969a. Vol. 2. N 3. P. 219–239.
- Ørvig T. Vertebrates from the Wood Bay Group and the position of the Emsian-Eifelian boundary in the Devonian of Vestspitsbergens // Lethaia. 1969b. Vol. 2. N 4. P. 273–328.
- Ørvig T. Thelodont scales from the Grey Hoek formation of Andree Land, Spitsbergen // Norsk Geologisk Tidsskrift. 1969c. Vol. 49. N 4. P. 387–401.
- Pander C. Monographie der fossilen Fische des Silurischen Systems der Russisch-Baltischen Gouvernements. St. Petersburg, 1856. 91 p.

- Powrie J.* On the earliest known vestiges of vertebrate life; being a description of the fish remains of the Old Red Sandstone of Forfarshire // Transactions of the Geological Society of Edinburgh. 1870. N 1. P. 284–301.
- Ritchie A.* *Phlebolepis elegans*, an Upper Silurian thelodont from Oesel, with remarks on the morphology of thelodonts // Current problems of lower vertebrate phylogeny. Nobel Symposium 4. Stockholm: Almqvist and Wiksell, 1968. P. 81–88.
- Rohon J.V.* Die obersilurischen Fische von Oesel. II Theil. Selachii, Dipnoi, Ganoidei. Pteraspidae und Cephalaspidae // Mémoires de L'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg. St. Pétersbourg. 1893. Vol. 41. N 5. P. 1–124.
- Stensiö E.A.* Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. In: Traité de Zoologie. Grassé P.P., ed. 1958. Vol. 13. N 1. P. 173–425.
- Stensiö E.A.* Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. In: Traité de Paléontologie. Piveteau J., ed. Paris: Masson, 1964. P. 96–385.
- Stetson H.C.* Studies on the morphology of the Heterostraci // Journal of Geology. 1931. N 39. P. 141–154.
- Talimaa V.* Significance of thelodonts (Agnatha) in correlation of the uppermost Ordovician to Lower Devonian of the northern part of Eurasia. Palaeozoic Vertebrate Biochronology and Global Marine - Nonmarine Correlation. Final Report of IGCP 328 (1991-1996) // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. 2000. N 223. P. 69–80.
- Tesakov Yu. I.* Silurian of the Siberian Platform and Taimyr. Lower-Middle Palaeozoic Events Across the Circum-Arctic // Ichthyolith Issues. Special Publications. 1999. N 5. P. 12–13.
- Traquair R.H.* The Extinct Vertebrate Animals of the Moray Firth Area. In: A Vertebrate Fauna of the Moray Basin, Edinburgh. Harvie-Brown J.H., Buckley D.E., eds. 1896. P. 235–285.
- Traquair R.H.* Report on fossil fishes. Summary of Progress of the Geological Survey of United Kingdom, 1897, 1898. P. 72–76.
- Traquair R.H.* Report on Fossil Fishes collected by the Geological Survey of Scotland in the Silurian Rocks of the South of Scotland // Transactions of the Royal Society of Edinburgh. 1899a. N 39. P. 827–864.
- Traquair R.H.* On *Thelodus pagei*, Powrie, sp. from the Old Red Sandstone of Forfarshire // Transactions of the Royal Society of Edinburgh. 1899b. N 39. P. 595–602.
- Traquair R. H.* Supplementary report on fossil fishes collected by the Geological Survey of Scotland in Upper Silurian rocks of Scotland // Transactions of the Royal Society of Edinburgh. 1905. N 40. P. 879–888.
- Turner S.* Siluro-Devonian thelodonts from the Welsh Borderland // Journal of the Geological Society. 1973. N 129. P. 557–584.
- Turner S.* Thelodonti (Agnatha). In: Fossilium Catalogus I: Animalia, Pars. Westphal F., ed. 1976. P. 122.
- Turner S.* A new articulated thelodont (Agnatha) from the Early Devonian of Britain // Palaeontology. 1982. Vol. 25. N 4. P. 879–889.
- Turner S.* *Thelodus macintoshi* Stetson 1928, the largest known thelodont (Agnatha: Thelodonti) // Breviora. 1986a. N 486. P. 1–18.
- Turner S.* Vertebrate fauna of the Silverband Formation, Grampians, western Victoria // Proceedings of the Royal Society of Victoria. 1986b. Vol. 98. P. 53–62.
- Turner S.* Monophyly and interrelationships of the Thelodonti. Early vertebrates and related problems of evolutionary biology. Science Press, Beijing, 1991. P. 87–119.
- Turner S.* Devonian thelodont scales (Agnatha, Thelodonti) from Queensland // Memoirs of the Queensland Museum. 1995. Vol. 38. N 2. P. 677–685.
- Turner S., Van der Bruggen W.* The Thelodonti, an important but enigmatic group of Palaeozoic fishes // Modern Geology. 1993. N 18. S. 125–140.
- Turner S., Dixon J.* Lower Silurian thelodonts from Prince of Wales Island, Northwest territories // Lethaia. 1971. N 4. P. 385–392.
- Turner S., Dring R.S.* Late Devonian thelodonts (agnatha) from the Gneudna Formation, Carnarvon Basin, Western Australia // Alcheringa. Vol. 5. P. 39–48.
- Turner S., Nowlan G.S.* Early Silurian microvertebrates of eastern Canada // Bulletin du Museum Nationale D'Histoire Naturelle, Paris. 1995. Vol. 17. N 1-4. P. 513–529.
- Turner S., Peel J.S.* Silurian thelodont scales from North Greenland // Grønlands Geologiske Undersøgelse. Rapport 132, 1986. P. 79–88.
- Turner P., Turner S.* Thelodonts from the Upper Silurian of Ringerike, Norway // Norsk Geologisk Tidsskrift. 1974. N 54. P. 182–192.
- Turner S., Young G.C.* Thelodont scales from the Middle-Late Devonian Aztec Siltstone, southern Victoria Land, Antarctica // Antarctic Science. 1992. N 4. P. 89–105.
- Vergoossen J.M.J.* On complex dermal elements in *Loganellia* species (Agnatha, Thelodonti) from the Upper Llandovery of Scotland // Geologie en minbouw. 1992. N 71. P. 51–64.
- Vieth J.* Thelodontier-, Acanthodier- und Elasmobranchierschuppen aus dem Unter-Devon der Kanadischen Arktis (Agnatha, Pisces) // Göttinger Arbeiten zur Geologie und Paläontologie. 1980. H 23. S. 69.
- Wang, S., Dong Z., Turner S.* Discovery of Middle Devonian Turiniidae (Thelodonti: Agnatha) from western Yunnan, China // Alcheringa. 1986. N 10. P. 315–325.
- Westoll T.S.* A new Cephalaspid fish from the Downtonian of Scotland, with notes on the structure and classification of Ostracodermes // Transactions of the Royal Society of Edinburgh. 1945. Vol. 61. N 13. P. 341–357.
- Wilson M.V.H., Caldwell M.W.* New Silurian and Devonian fork-tailed “thelodonts” are jawless vertebrates with stomachs and deep bodies // Nature. 1993. N 361. P. 442–444.
- Wilson M.V.H., Caldwell M.W.* The Furcacaudiformes: A new order of jawless vertebrates with thelodont scales, based on articulated Silurian and Devonian fossils from Northern Canada // Journal of Vertebrate Paleontology. 1998. Vol. 18. N 1. P. 10–29.

Условные обозначения к разделу *Thelodonti*

Сокращения на рисунках [Новицкая, 1983 и Мярсс, 1986], с дополнениями

a.c.cor. – apex centralis coronae – центральная вершина кроны;

a.l.cor. – apex lateralis coronae – боковая вершина кроны;

ar.c.cor. – area centralis coronae – центральный отдел кроны;

ap.c.d. – apertura canalis dentini – отверстие дентинового канала;

ap.cv.p. – apertura cavi pulpae – пульпарное отверстие;

ar.l.cor. – area lateralis coronae – боковой отдел кроны;

b. – basis – основание;

c.d. – canalis dentini – дентиновый канал;

c.d.b. – canalis dentini basalis – дентиновый канал основания;

cl.c. – calcar – шпора;

cl.d. – canaliculus dentini – дентинный каналец;

c.n. – capsula nasalis – носовая капсула;

coll. – collum – шейка;

cor. – corona – корона;

cost.p.l. – costa posterior lateralis – ребро на задне-боковой стенке кроны;

c.p. – canalis pulpae – пульпарный канал;

c.p.l. – canalis pulpae lateralis – боковой пульпарный канал;

cv.f. Sh. – cavae fibrarum Sharpeyi – полости шарпеевых волокон;

cv.p. – cavum pulpae – пульпарная полость;

dien. – diencephalon;

f.p. – fovea pulpae – пульпарное углубление;

lac. – lacunae – лакуны (расширения дентиновых каналов);

med. – medulla (myelencephalon);

mes. – mesencephalon;

orb. – orbita – орбита;

os. – os – рот;

p.cor.an. – pars coronae ancoroideus – якоревидный отдел кроны;

pin. – macula pinealis (pineal macula);

pn.an. – pinna analis – анальный плавник;

pn.caud. – pinna caudalis – каудальный плавник;

pn.dors. – pinna dorsalis – дорсальный плавник;

pn.pect. – pinna pectoralis – пекторальный плавник;

pr.b.r. – processus basalis rectus – вертикальный отдел основания;

pr.c.l.lat. – pori canalium lineae lateralis – поры каналов боковой линии;

s.br. – sacculus branchialis – бронхиальный мешок;

s.incr. – striae incrementi – линии нарастания;

sp.l.cor. – spina lateralis coronae – шипик на задне-боковой стенке кроны;

tel. – telencephalon;

tr.olf. – tractus olfactorii – ольфакторный тракт.

ТАБЛИЦЫ I-II
К ПОДКЛАССУ THELODONTI

Табл. I. Фиг. 1–3. *Valiukia flabellata* Karatajūtė-Talimaa et Märss, 2002. Туловищные чешуи: 1 – голотип – LIG, № 35-844, вид со стороны кроны; 2 – экз. LIG, № 35-853, вид со стороны кроны; 3 – экз. LIG, № 35-855, вид со стороны основания. Местонахождение на р. Матусевича, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур. Масштаб – 100 мкм. Fig. 14 A, H, M (Karatajūtė-Talimaa, Märss, 2002).

Таблица I

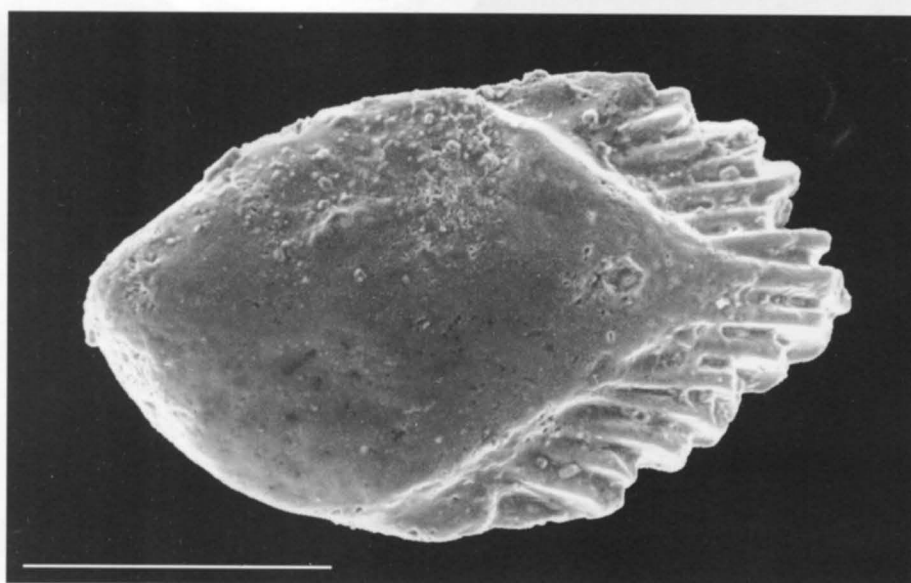
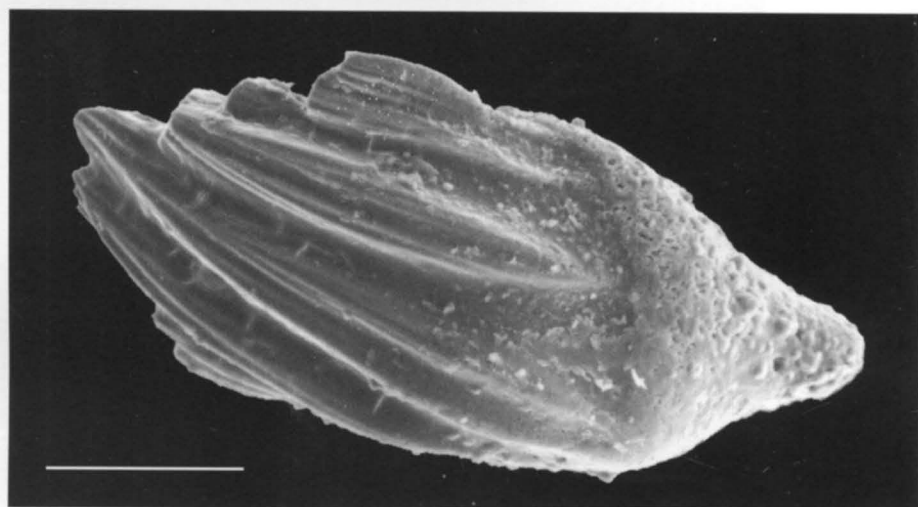
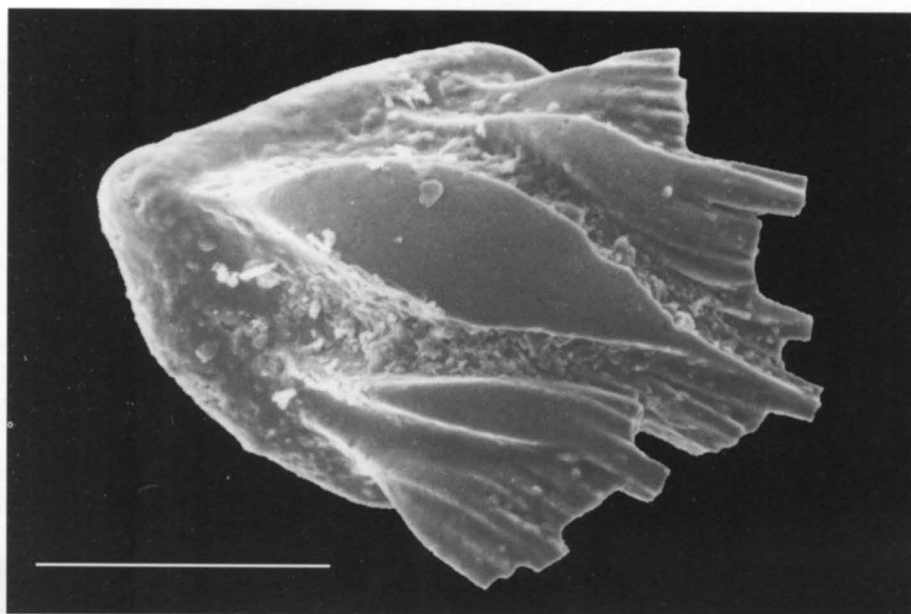
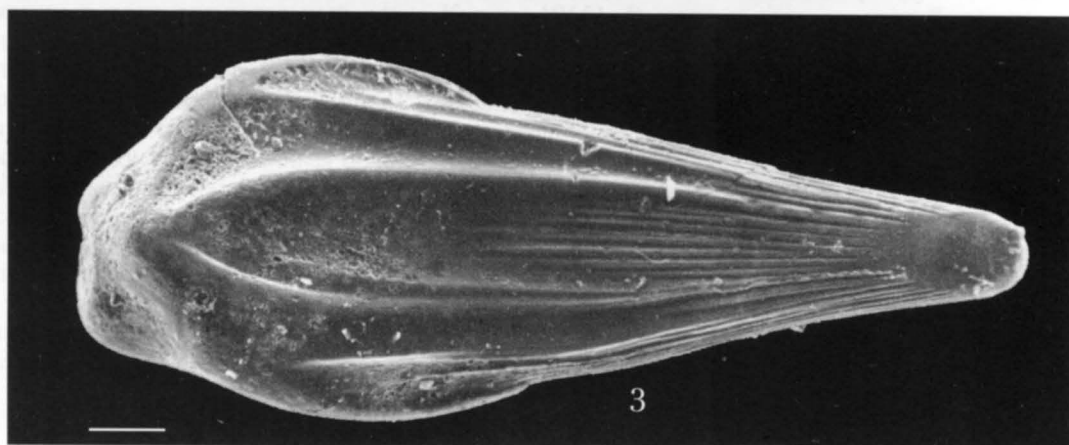
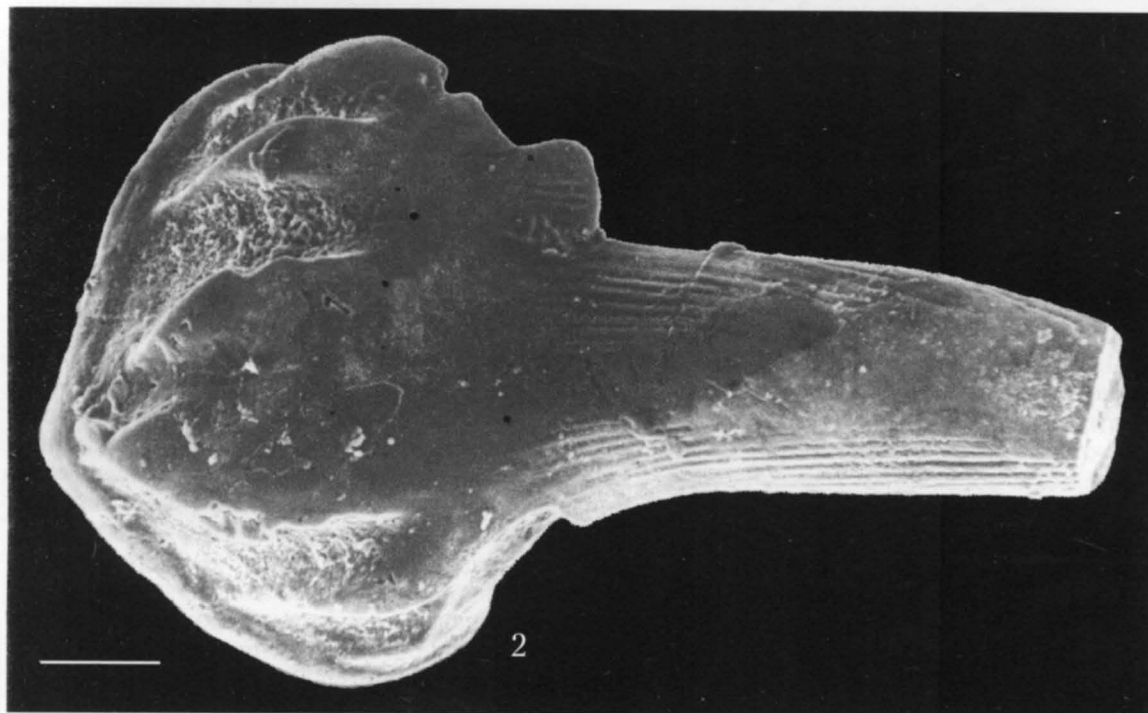
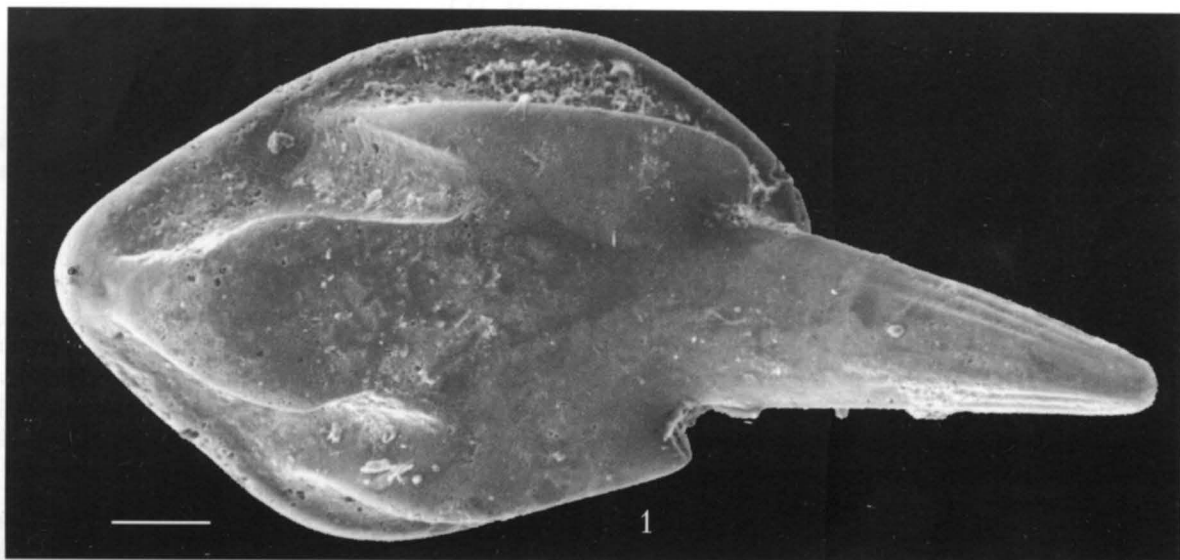


Табл. II. Фиг. 1–3. *Paralogania menneri* Karatajütè-Talimaa et Märss, 2002. Чешуи, вид со стороны кроны; 1, 2 – переходные(?) чешуи: 1 – экз. LIG, № 35-871; 2 – экз. LIG, № 35-879; 3 – туловищная чешуя, экз. LIG, № 35-871. 1 – о. Комсомолец; 2, 3 – р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур. Масштаб – 100 мкм. Fig. 7 F, L, S (Karatajütè-Talimaa, Märss, 2002).



Подкласс Heterostraci. Гетеростраки

Л.И. Новицкая

Морфология

Краткая общая характеристика. Гетеростраки – архаичные первичноводные бесчелюстные позвоночные, обладавшие панцирем и первично не имевшие костных клеток в экзо- и эндоскелете; населяли шельфовые зоны морей и континентальные водоемы в раннем и среднем палеозое; вымерли в позднем девоне. Древнейшие находки известны из отложений верхнего кембрия и нижнего ордовика [Bockelie, Fortey, 1976; Ritchie, Gilbert-Tomlinson, 1977; Repetski, 1978; Ritchie, 1985; Gagnier et al., 1986; Gagnier, 1989; Smith, Sansom, 1995].

Гетеростраки разнообразны по внешнему виду и размерам: длина панциря мелких циатаспид приблизительно 2 см, длина дорсальной пластинки поздних псаммостеид (*Obruchevia*) достигала 40 см, длина животных в целом составляла, соответственно, – от 5–6 см до 1,3 м. Во внешней морфологии отчетливо различаются головотуловищный отдел, покрытый панцирем, и хвостовой – покрытый чешуями (рис. 1). Имелись дорсальный и вентральный ряды коньковых чешуй. Плавники отсутствовали, за исключением хвостового, служившего локомоторным органом. Панцирь гетеростраков, как жесткая гидродинамическая конструкция (выпуклая вентральная сторона, уплощенная или слегка вогнутая дорсальная), создавал при движении вперед силу, направленную вверх, что обеспечивало возможность "взлета" со дна (экспериментальные исследования моделей гетеростраков в аэро- и гидродинамических потоках [Kerzmaek, 1943; Алеев, Новицкая, 1983]). После прекращения работы хвостового плавника гетеростраки плавно опускались на грунт. Панцирь, являясь полифункциональной структурой, выполнял в том числе функцию несущей плоскости. В эволюции гетеростраков это его значение усиливалось за счет появления дополнительных несущих плоскостей – уплощенной боковой каймы различной конфигурации (*Amphiaspidiformes*) или *cornualia* у *Pteraspidoformes*. Такие элементы панциря вместе с тем уменьшали возникающий при движении в воде вращательный эффект, обусловленный формой тела, имевшего нередко почти круглое поперечное сечение (*Cyathaspidiformes*, *Pteraspidoformes*) (рис. 2а, б). Уплощенные выступы на боковых перегибах панциря уменьшали "верткость" животного, обеспечивая большую стабильность в сохранении направления движения. Этому способствовало также формирование дорсальных гребней и шипов (рис. 2в). Известно несколько разновидностей хвостового плавника: гипоцеркальный (некоторые *Pteraspidoformes*) [White, 1935]; слабо гипоцеркальный (*Psammosteiformes*: *Drepanaspis*) [Gross, 1963], вилкообраз-

ный (*Cyathaspidiformes*: *Nahanniaspis mackenziei*, *Dinaspidella elizabethae*) [Pellerin, Wilson, 1995], усеченный (*Cyathaspidiformes*: *Ctenaspis*) [Dineley, 1976]. В последние годы установлено одновременное присутствие в хвостовом плавнике нотохорда, уходящего в вентральную лопасть, и утолщенного дорсального хрящевого стержня (*Cyathaspidiformes*: *Anglaspis heintzi*) [Новицкая, 2000]. Наличие этих двух хрящевых стержней обеспечивало жесткость формы плавника (рис. 3). Его действие сравнимо с действием равнолопастного плавника у рыб. Перепонка хвостового плавника гетеростраков была покрыта чешуями и поддерживалась несколькими хрящевыми лучами. Их положение можно определить по размерам чешуй, более крупных вдоль лучей (рис. 4).

Внешняя морфология гетеростраков (наличие панциря, обычно тяжелый, относительно грубо моделированный хвостовой плавник, высокий и довольно длинный хвостовой стебель и др.) дает основание считать, что движение в толще воды могло осуществляться лишь на сравнительно короткие расстояния, после чего животное отдыхало. Более долгоплавующими могли быть гетеростраки с вилкообразным хвостовым плавником. Местами обитания были лагуны, прибрежные зоны моря, небольшие водоемы, а также неглубокие, хорошо прогревавшиеся и изобиловавшие островами эпиконтинентальные моря, например, Курейское, существовавшее [Матухин, Меннер, 1974] в раннем девоне на территории Сибири. Примером захоронения лагунного типа может служить местонахождение на р. Тарее (п-ов Таймыр, Россия), известное разнообразием амфиаспид, населявших в раннем девоне Тарейскую лагуну, развивавшуюся в сторону постепенного ее раскрытия [Черкесова, 1994]. Найдки гетеростраков связаны также с пресноводными отложениями, например, с красноцветами (Украина; днестровская серия, н. девон) дельтового или речного происхождения [Обручев, 1964]. Существует мнение об обитании псаммостеид в реках с довольно сильным течением [Обручев, Марк-Курик, 1965]. В целом, гетеростраки были несомненно эвригалинными животными [Denison, 1956; Обручев, 1964 и др.]. По образу жизни – это бентические и нектонные формы [Pellerin, Wilson, 1995]. Их морфология позволяет судить о них как о илоядах или планктоноядах, хотя многие из них были тем и другим одновременно. Значительную часть их пищевого рациона составляли мелкие бес позвоночные: черви, остракоды, моллюски и их личинки, в том числе свободноплавающие [Новицкая, Талимаа, Лебедев, 1983]. Ротовые пластинки сохраняются редко, известны, в основном, у птераспид [Kjaer, 1928, 1930; White, 1935; Stensiö, 1958]. Эти

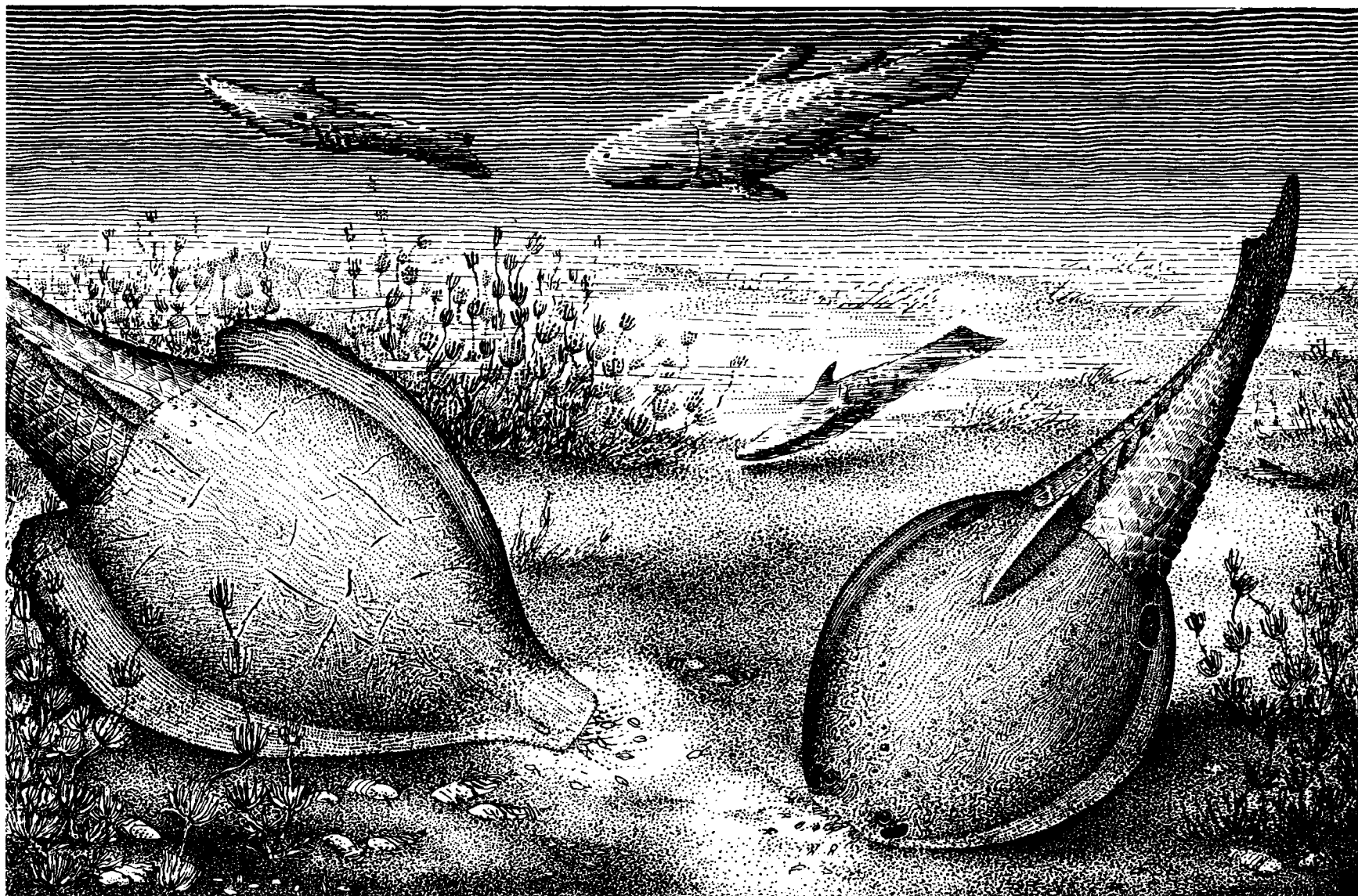


Рис. 1. Реконструкция гетеростраков *Lecaniaspis lata* Novitskaya (слева) и *Olbiaspis coalescens* Obruchev (справа) в прижизненной обстановке, на дне Курейского моря; хвостовые отделы гипотетические [Новицкая, 2000]

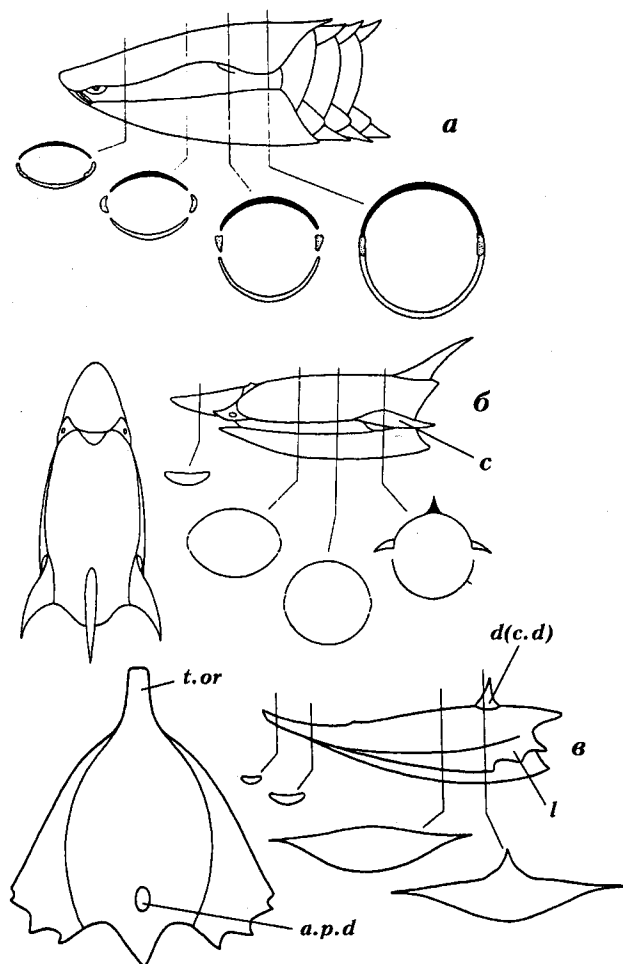


Рис. 2. Поперечные сечения через панцирь и пост-панцирный отдел: *a* – *Poraspis* cf. *polaris* Kiaer, по [Kiaer, Heintz, 1935]; *б* – *Podolaspis lerichei* (Zych), панцирь в плане показан слева; *в* – *Eglonaspis rostrata* Obruchev, панцирь в плане показан слева [Новицкая, 2000]

a.p.d – место прикрепления дорсального шипа; *с* – корнуальные пластинки; *d (c.d)* – дорсальный шип; *l* – боковая кайма; *t.or* – ротовая трубка

пластинки были узкими, иногда довольно длинными (*Protopteraspis*) [Kiaer, 1928], помещались в складках кожи и обладали некоторой подвижностью, действовали как совок или, прижимаясь к восходящей пластинке ростра, как цедильный аппарат [White, 1935, 1961; Обручев, 1949; Heintz, 1962; Denison, 1964]. Короткие и массивные ротовые пластинки псаммостеид (*Psammosteus megalopteryx*) [Tarlo, 1961], возможно, были приспособлены к раздавливанию небольших тонких раковин. Предполагается, что гетеростраки могли "клевать" [White, 1935]. Высказано мнение об их принадлежности к некрофагам [Janvier, 1974], но это трудно увязать со слабостью ротовых пластинок и отсутствием данных о существовании у гетеростраков сильной ротовой мускулатуры, характерной для падалеядов (подробнее см. [Новицкая, 1983]). В палеозойских биоценозах гетеростраки, по-видимо-

му, нередко становились объектом нападения рыб (Placodermi, Crossopterygii) и, возможно, крупных эвриптерид (Eurypteroidea).

Экзоскелет. Головотуловищный панцирь состоял из крупных и мелких, парных и непарных пластинок. Поскольку в эндоскелете гетеростраков отсутствовали перихондральные окостенения, экзоскелет является основным источником информации об их морфологии, в том числе о положении глаз, ротового и жаберных отверстий, пинеального пятна, сейсмочувствительных каналов боковой линии и некоторых мягких органов (см. раздел "Внутреннее строение").

Начало исследований экзоскелета гетеростраков уходит к работам Х. Пандера [Pander, 1856] и Е. Ланкестера [Lankester, 1868], предложившего термин Heterostraci и указавшего на их отличия от остеостраков (Osteostraci). На протяжении следующих почти 150 лет изучение морфологии гетеростраков, их эволюции и филогенетических связей основывается почти исключительно на данных об экзоскелете, или эти данные учитываются [Lankester, 1868-1874; Schmidt, 1873a, b; Agassiz, 1835; Alth, 1886a, b; Woodward, 1891, 1934; Rohon, 1901; Dollo, 1903; Leriche, 1903, 1924, 1925; Drevermann, 1904; Bryant, 1926, 1932-1936; Stensiö, 1926, 1958, 1964; Zych, 1927, 1931; Kiaer, 1928, 1930, 1932; Kiaer, Heintz, 1935; Gross, 1930, 1933a, b, 1935, 1937, 1947, 1950, 1963; Branson, Mehl, 1931; Brotzen, 1933a, b, 1936; Обручев, 1933-1964; Wills, 1935; White, 1935, 1938, 1946, 1950, 1973; Denison, 1953, 1955, 1956, 1960, 1961, 1963, 1964, 1967, 1970, 1973; Быстров, 1955; Bystrow, 1959; Ørving, 1957a, b; 1958a, b, 1961, 1968; Lehman, 1959; Tarlo (Halstead), 1960, 1961, 1962a, b, 1964, 1965; Halstead, 1973a, b; Новицкая, 1965, 1968, 1970, 1971, 1972, 1975, 1976, 1977, 1983, 1995, 2000; Novitskaya, 1973, 1977a, b, 1981, 1993, 2000; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, Юрьева, 1994; Miles, 1971; Broad, Lenz, 1972; Broad, 1973; Broad, Dineley, 1973; Blicke, 1975, 1977, 1981, 1982, 1984; Blicke, Heintz N., 1979, 1983; Loeffler, Dineley, 1976; Loeffler, Jones, 1976, 1977; Bockelie, Fortey, 1976; Märss, 1977a, b; Gagnier, Blicke, Rodrigo, 1986; Gagnier, 1989; Pellerin, Wilson, 1995; Smith, Sansom, 1995; Soehn, Wilson, 1995 и многие другие].

Крупными обобщениями по морфологии гетеростраков, включающими анализ проблем, связанных с этой частью агнат, являются сводки Э. Стеншэ [Stensiö, 1958, 1964], Д.В. Обручева [Обручев, 1964], монография Л.И. Новицкой [Новицкая, 1983]. Результаты этих исследований резко различны в интерпретации внутреннего строения и филогенетических связей гетеростраков (см. соответствующие разделы этого справочника). Глава о гетеростраках, основанная на исследованиях Э. Стеншэ, содержится в монографии Э. Ярвика [Jarvik, 1980]. Специальные монографии посвящены отдельным крупным и наиболее изученным группам: птераспидам [White, 1935; Fahlbusch, 1957; Blicke, 1984], циатаспидам [Kiaer, Heintz, 1935; Denison, 1964],

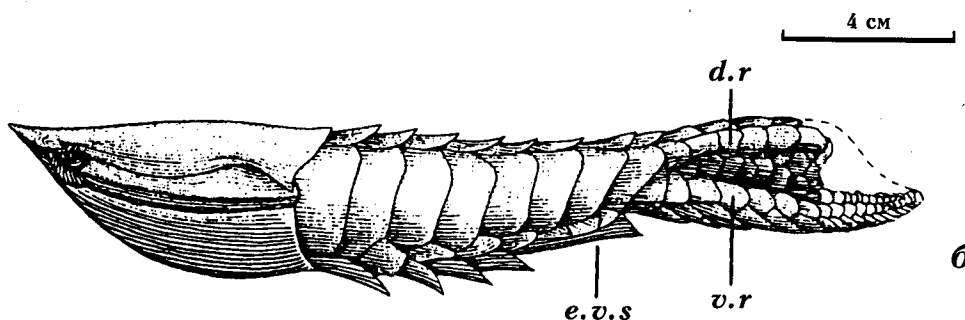
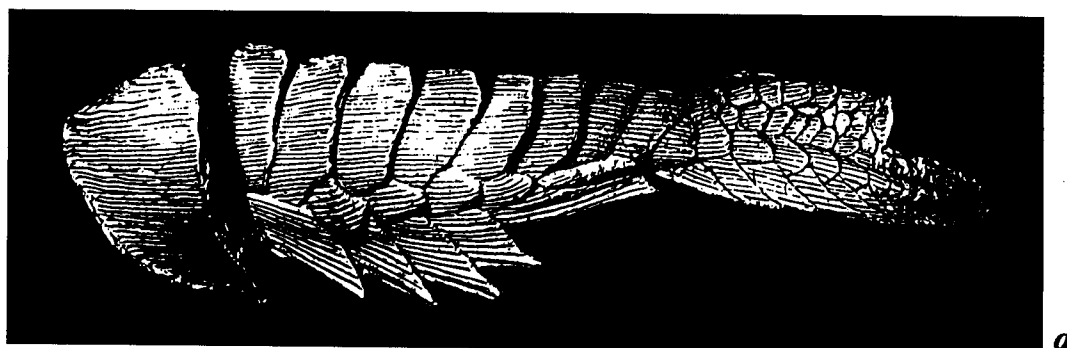


Рис. 3. *Anglaspis heintzi* Kiaer: а – фотография слепка постпанцирного отдела, ПИН, № 3949/II-7, оригинал хранится в Палеонтологическом музее г. Осло; б – реконструкция [Новицкая, 2000]
e.v.s – удлиненная вентральная чешуйка (аналог анального плавника); *d.r* – чешуи, маркирующие положение дорсального хрящевого луча хвостового плавника; *v.r* – чешуи, маркирующие положение нотохорда

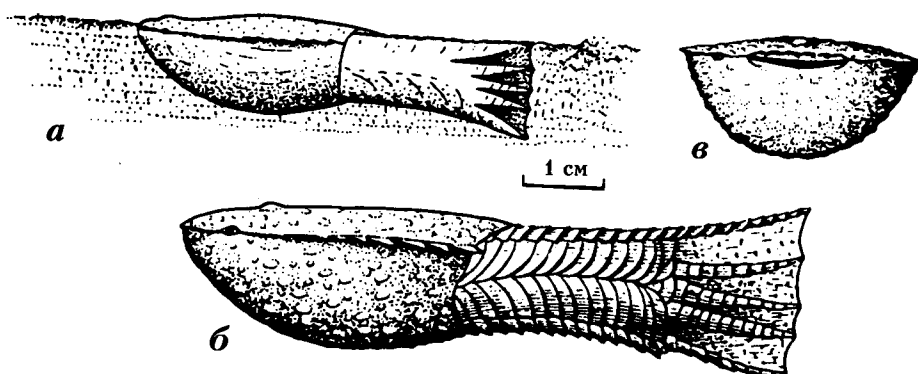


Рис. 4. Реконструкция *Stenaspis obrucheви* Dineley: а – в прижизненной обстановке, б – вид сбоку, в – вид спереди [Dineley, 1976]

псаммостеидам [Tarlo, 1964, 1965; Обручев, Марк-Курик, 1965], амфиаспидам [Novitskaya, 1971], агнатам, в том числе гетеростракам Северо-Западных территорий Канады [Dineley, Loeffler, 1976], некоторым циатаспидам и птераспидам Шпицбергена [Blieck, 1982]. Морфология экзоскелета циатаспид, амфиаспид и птераспид, найденных в России и сопредельных странах (на территории, объединявшейся как СССР), рассмотрена в монографии Л.И. Новицкой [Новицкая, 1986]. Перечень названных публикаций, хотя и далеко неполный, может служить информационной базой о состоянии изученности Heterostraci. По теоретическим и практическим вопросам, которые могут возникнуть у читателя, но не освещены в рамках этого тома, автор рекомендует обращаться к указанным источникам.

Строение панциря. В панцире различаются поверхностный слой (скульптурный или орнаментальный), средний (включающий ретикулярный и

канцелярный, иногда переходящие один в другой без заметной границы) и базальный (изопединовый) (рис. 5). Скульптура поверхностного слоя образована у позднекембрийского-ордовикского *Anatolepis* наиболее древней разновидностью дентина [Smith, Sansom, 1995], у ордовикских форм – микротубулярным дентином (*Astraspis*) или макротубулярным (*Eriptychius*), у более поздних гетеростраков – ортодентином [M.M. Smith, I.J. Sansom, M.P. Smith, 1995]. Иногда имеется эмалеподобный слой. У некоторых циатаспид отмечен слой витродентина (Cyathaspidiformes, *Allocryptaspis*) [Denson, 1964]. Средний и базальный слои образованы аспидином – разновидностью древней костной ткани, не имевшей костных клеток [Gross, 1930]; в аспидине заметны следы шарпеевых волокон [Gross, 1947 и др.] (рис. 6). Как исключение, аспидин может формировать скульптуру поверхностного слоя панциря (Cyathaspidiformes: *Ctenaspis*; Pсаммостеи-

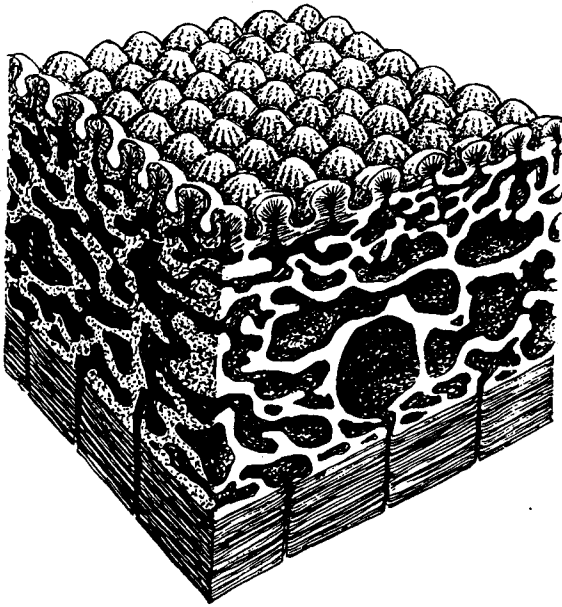


Рис. 5. Диаграмма, показывающая строение панциря гетерострака. На вертикальном сечении видны дентиновые бугорки поверхностного слоя, средний аспидиновый слой, представленный губчатой тканью (спонгиозой), и базальный аспидиновый – изопединовый слой [Halstead, 1974]

formes: *Obruchevia*). В этих случаях дентин отсутствует.

Поверхностный слой. Основными элементами орнамента являются дентиновые бугорки и гребешки. Их разделяют межреберные желобки, дно и стенки которых состоят из аспидина. В гребешках нередко хорошо различим ряд слагающих их бугорков (лепидоморов) [Stensiö, 1964]. Форма бугорков и гребешков варьирует от самой простой (*Syathaspidiformes*) до чрезвычайно сложной (*Psammosteiformes*: *Ganosteus stellatus*, *Pycnosteus tuberculatus* и др. См. систематическую часть). Бугорки и гребешки нередко формируют тессеры ("чешуи", по [Stensiö, 1958, 1964]), представляющие собой чешуеобразные участки, покрывающие поверхность панциря (*Tesseraspis*, *Astraspis*, *Tolypelepis*) или ее часть (*Gabreyaspis*, *Steinaspis* и др.) (рис. 7). Тессеры могут соприкасаться между собой (*Amphiaspidiformes*: *Gabreyaspis*) или не соприкасаться (там же: *Olbiaspis*), иногда они перекрываются чешуеобразно (*Syathaspidiformes*: *Tolypelepis*), могут заполнять промежутки между пластинками панциря (*Psammosteiformes*). Границы между тессерами заметны в орнаментальном и ретикулярном слоях панциря, но могут проследиваться и в верхней части канцелярного слоя (некоторые *Psammosteiformes*) [Новицкая, 1965]. Различаются две разновидности тессер: цикломориальные, т.е. концентрически последовательно нарастающие вокруг центрального бугорка (примордиума), и синхромориальные, в которых дентиновые гребешки расположены параллельно друг другу и формируются одновременно [Stensiö, 1958, 1964]. Цикломори-

альный способ формирования поверхностного слоя панциря рассматривается иногда как более древний [Stensiö, цитированные работы], но у гетеростраков, найденных в нижнем ордовике Шпицбергена [Bockelie, Fortey, 1976] и Австралии [Ritchie, Gilbert-Tomlinson, 1977], не обнаружены следы цикломориального роста. Древнейший из известных гетеростраков *Anatolepis* (верхний кембрий – средний ордовик) имеет скульптуру в виде индивидуальных дентиновых бугорков с широкой центральной пульпарной полостью и волнистыми дентиновыми канальцами; эмалевые колпачки отсутствуют [Smith, Sansom, 1995].

В дентиновых бугорках простой формы имеется одна центральная полость пульпы, из которой к поверхности бугорка расходятся дентинные канальцы (циатаспиды, амфиаспиды). В бугорках сложной формы присутствуют несколько пульпарных полостей (*Psammosteiformes*: *Pycnosteus tuberculatus* и др.). В дентиновых гребешках развит один или два продольных пульпарных канала. На отдельных участках гребешков парные пульпарные каналы могут сливаться в один (*Amphiaspidiformes*: *Kureykaspis*, *Edaphaspis*) [Novitskaya, 1971]. Парные продольные пульпарные каналы соединяются между собой более или менее густой сетью анастомозов. В дентиновых гребешках, достигающих значительной для гетеростраков ширины (около 2 мм), пульпарные каналы помещаются близко к боковым краям гребешков. Между ними возникает сеть анастомозирующих каналов, часть которых также становится пульпарными (амфиаспиды: *Lecaniaspis*, *Empedaspis*, *Eglonaspis* и др.). Продольные пульпарные каналы как парные, так и непарные, соединяются с межреберными желобками короткими поперечными каналами.

Ретикулярный слой расположен непосредственно под орнаментальным, обычно он заметно тоньше нижележащего канцелярного, включает каналы, соединяющие пульпарные каналы соседних дентиновых гребешков (бугорков) и каналы, уходящие к камерам канцелярного слоя (*Syathaspidiformes*, *Amphiaspidiformes*) (рис. 8). Ретикулярный слой может отсутствовать (*Syathaspidiformes*: *Anglaspis*). В этом случае дентинные канальцы орнаментальных гребешков открываются непосредственно в призматические камеры канцелярного слоя. Ретикулярный слой может быть образован мелкоячеистой губчатой тканью (*Pteraspidiformes*, *Psammosteiformes*). Как исключение, губчатая ткань известна в ретикулярном слое у *Amphiaspidiformes* (*Amphiaspis*).

Канцелярный слой состоит из призматических камер, разделенных тонкими аспидиновыми стенками (*Syathaspidiformes*, *Amphiaspidiformes*, некоторые *Pteraspidiformes*) или образован губчатой тканью (*Psammosteiformes*, *Tesseraspidiformes*, часть *Pteraspidiformes*). Призматические камеры расположены беспорядочно по отношению к дентиновым гребешкам, но иногда следуют за их ходом (*Amphiaspidiformes*: *Putoranaspis prima*). Камеры

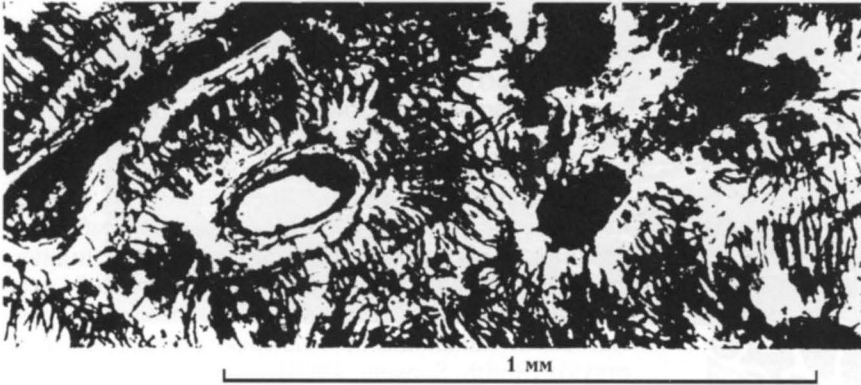


Рис. 6. Микрофотография аспидина [Halstead, 1974]

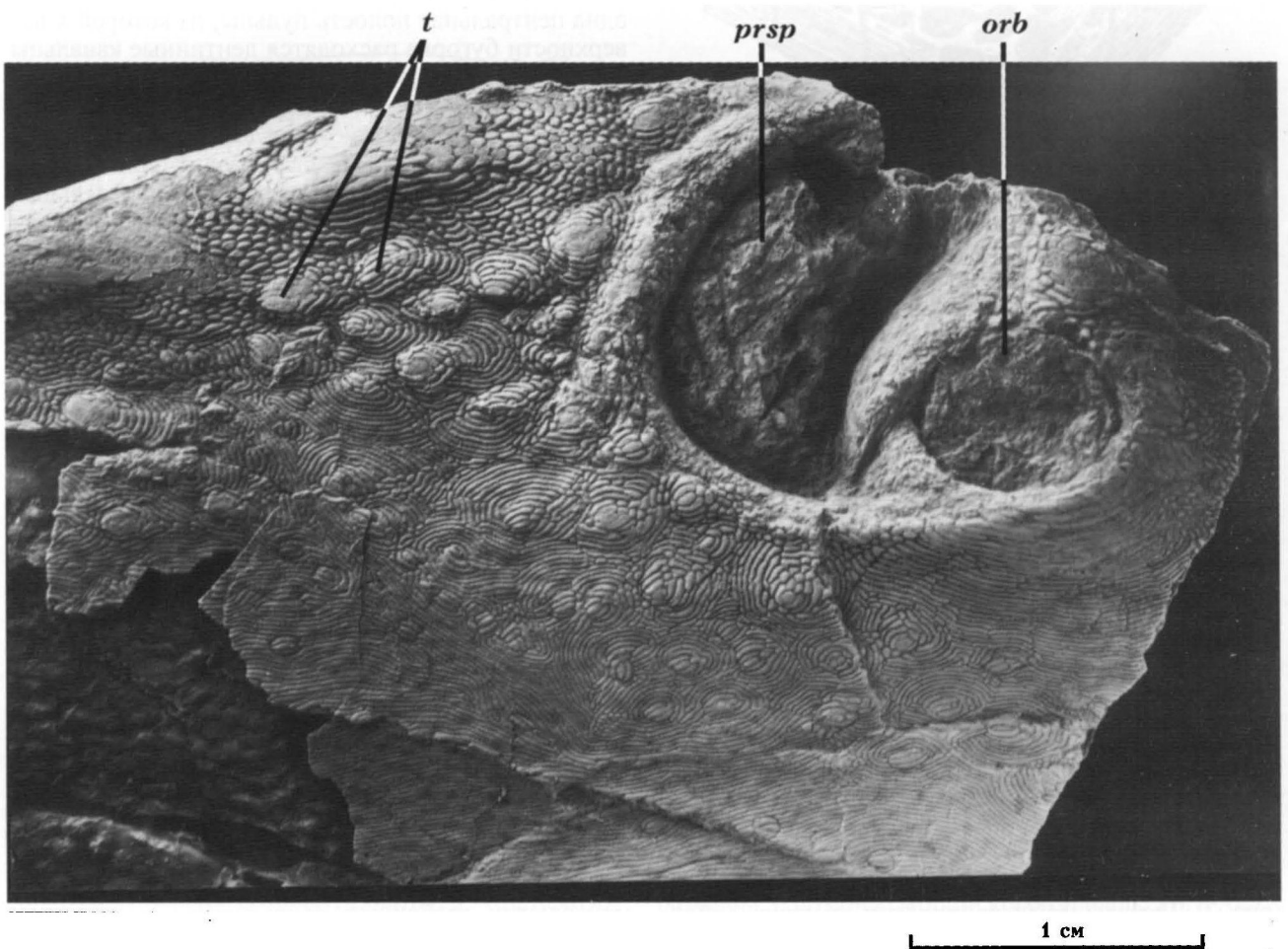


Рис. 7. *Gabreyaspis tarda* Novitskaya (голотип, ПИН, № 1925/4). Местонахождение на прав. бер. р. Тарей, Таймыр, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон. Тессеры у переднего края панциря

orb – орбита; *prsp* – преспиракулярное отверстие; *t* – тессеры

обычно образуют один этаж, на периферии пластинок – два (*Suathaspidiformes*, зубцы боковой каймы у *Amphiaspidiformes*: *Hibernaspis* и др.) (рис. 8). В ряде групп гетеростраков канцелярный слой одной особи одновременно содержит как призматические камеры, так и губчатую ткань, присутствующую в краевых зонах панциря: в ростральной области у циатаспид, в зубцах боковой каймы не-

которых амфиаспид, в выступающих частях панциря птераспид (корнуальные пластинки, дорсальные шипы, передняя часть ростральных пластинок). Подробнее см. [Новицкая, 1983].

Базальный слой образован горизонтально налегающими одна на другую пластинками аспидина, имеет небольшую или умеренную толщину, содержит немногочисленные каналы, открывающиеся на

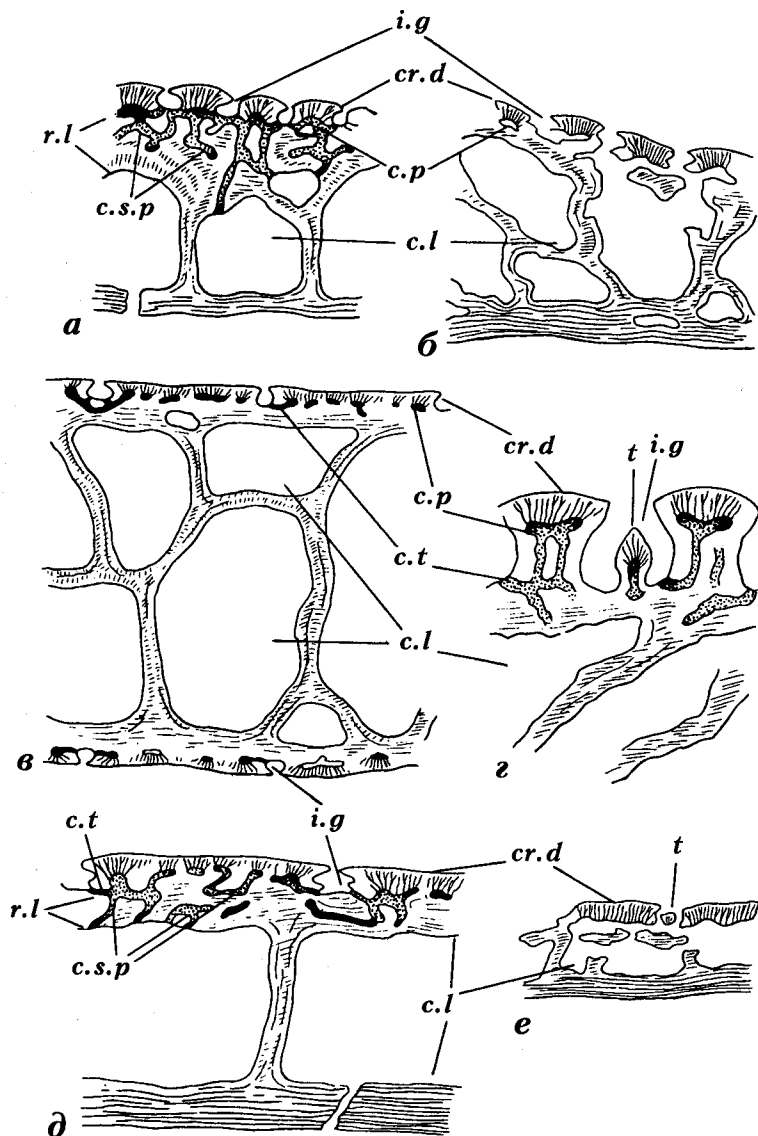


Рис. 8. Схема строения панциря амфиаспид: а – *Tareyaspis venusta* Novitskaya, б – *Olbiaspis coalescens* Obruchev, в – *Hibernaspis macrolepis* Obruchev, г – *Siberiaspis plana* Obruchev, д – *Lecaniaspis lata* Novitskaya, е – *Aphasaspis kiaeri* Obruchev [Новицкая, 1983]

с.л – канцелярный слой; с.р – пульпарный канал; с.с.р – каналы субэпидермального плексуса; с.т – поперечные каналы, соединяющие продольные пульпарные с межреберными желобками; cr.d – дентиновые гребешки; i.g – межреберные желобки; r.l – ретикулярный слой; t – дентиновые бугорки в межреберных желобках

его верхней и нижней поверхностях. Строение слоя монотонное.

Изменчивость. Топографическая изменчивость поверхностного слоя может быть ярко выражена. Исключительно резко меняется скульптура на различных участках панциря некоторых амфиаспид (рис. 9, 10). Топографическая изменчивость в канцелярном слое состоит, главным образом, в смене призматических камер губчатой тканью в периферических частях панциря (см. раздел "канцелярный слой"). Эта замена в большей мере осуществляется у птераспид. Появление губчатой ткани в краевых пластинках панциря, испытывавших наибольшие механические нагрузки, позволяет говорить о связи между микростроением и функцией, т.е. в этом смысле об адаптивности строения среднего слоя панциря. Присутствие в канцелярном слое призматических камер или губчатой ткани считалось признаком, имеющим решающее значение в систематике [Обручев, 1945, 1964; Stensiö, 1958;

Bystrow, 1959; Ørvig, 1965; Tarlo, 1962a, b, 1967; и др.]. Обнаружение приуроченности описанных разновидностей строения среднего слоя к определенным участкам панциря указывает на необходимость более осторожного использования в целях систематики отдельно взятых характеристик, в том числе относящихся к микростроению экзоскелета.

Внутривидовая (индивидуальная) изменчивость остается малоизученной, что, прежде всего, связано с отсутствием по многим видам гетеростраков массовых и достаточно полных материалов. Сведения о ней можно найти в тексте и фототаблицах монографий о псаммостеидах [Обручев, Марк-Курик, 1965] и амфиаспидах [Новицкая, 1971; Новицкая, 1983]. Например, в поверхностном слое панциря различных экземпляров *Olbiaspis coalescens* изменчивость выражается в степени развитости тессер. Показателем индивидуальной изменчивости могут служить резкие различия в количестве дентиновых бугорков, рассеянных между гребешками (Amphias-

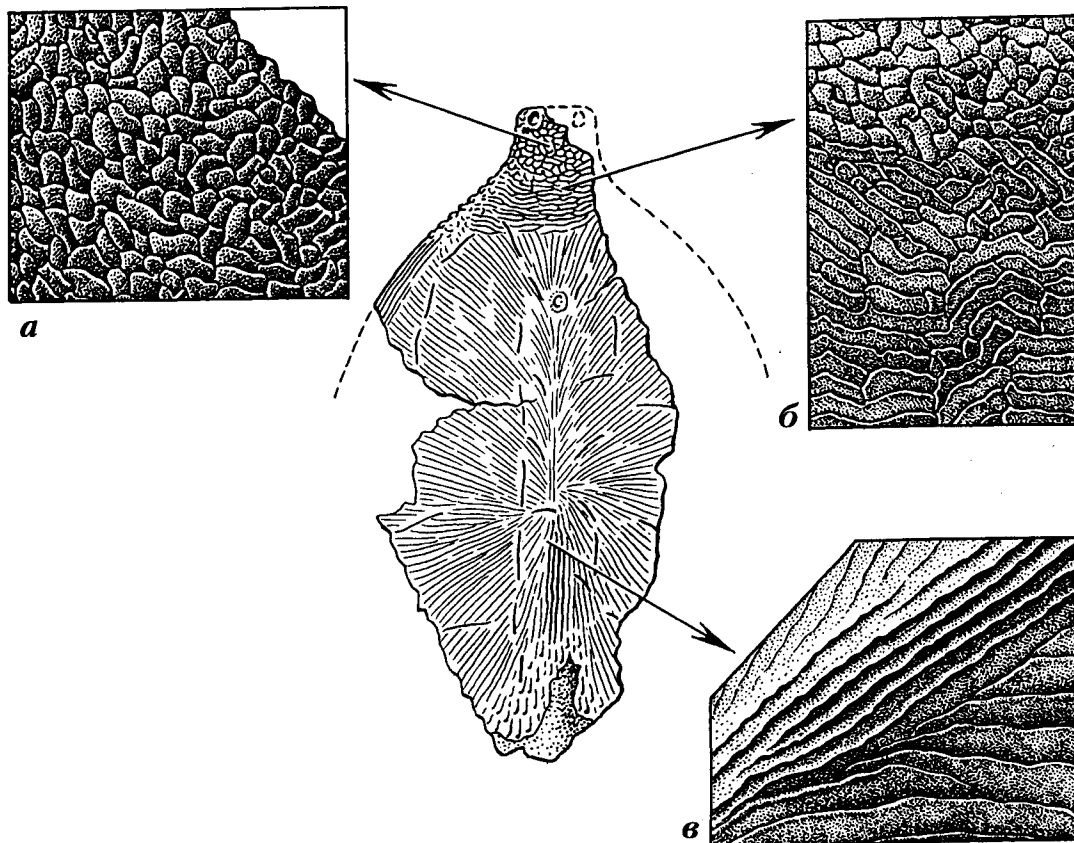


Рис. 9. Топографическая изменчивость скульптуры на дорсальной стороне панциря *Empedaspis inermis* Novitskaya (голотип, ПИН, № 1925/46) [Новицкая, 1983]: а – скульптура на передней части ротовой трубки, б – из области основания ротовой трубки, в – из области дорсального гребня в задней части панциря

pidiformes: *Aphataspis kiaeri*, *Kureykaspis salebrosa*, *Tareyaspis venusta*).

Амплитуда изменчивости в строении экзоскелета гетеростраков, прежде всего топографической, свидетельствует о том, что в отдельных случаях (*Gabreyaspis tarda* и некоторые другие амфиаспиды) изменчивость может резко выходить за пределы вариаций, свойственных другим видам, и даже группам более высокого таксономического ранга. Это ставит серьезные задачи в систематике и стратиграфии, особенно, если речь идет об использовании мелкофрагментарных остатков [Новицкая, 1995].

Сенсорная система боковой линии представлена у гетеростраков каналами или бороздами, иногда теми и другими одновременно. Каналы помещаются в среднем слое панциря, между дентиновым и ретикулярным слоями, или между ретикулярным и канцелярным, или в канцелярном слое. Их диаметр обычно меньше размера призматических камер, но иногда превышает толщину пластинки панциря. В последнем случае каналы хорошо заметны в рельефе его поверхности (*Cyathaspidiformes*: *Liliaspis*, *Paraliliaspis*) [Новицкая, 1972; Novitskaya, 1973; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, Юрьева, 1994]. Простой, по-видимому, архаичный тип сейсмочувствительной системы включает продольные и поперечные каналы (*Cyathaspidiformes*, *Amphiaspi-*

diformes) (рис. 11). На дорсальной стороне панциря продольные каналы представлены супраорбитальными – почти параллельными у древних форм и заметнее расходящимися у более поздних, дорсомедиальными и дорсолатеральными (рис. 12–15). Последние образуют одну линию с инфраорбитальными каналами, дорсомедиальные – с супраорбитальными. Супраорбитальные каналы иногда смыкаются позади пинеального пятна – *Cyathaspidiformes*: *Poraspis* [Kiaer, Heintz, 1935]; *Pteraspidi-* *formes* (рис. 15). В этих случаях медиальная часть супраорбитальных каналов выделяется некоторыми исследователями в качестве "пинеального канала", а происхождение супраорбитального канала трактуется как продольно-поперечное: в состав канала включают переднюю часть продольных дорсомедиальных каналов и переднюю пару поперечных комиссур [Stensiö, 1926, 1958, 1964; Kiaer, Heintz, 1935; Säve-Söderbergh, 1941]. Эти выводы основаны на изучении нижнедевонских гетеростраков (*Poraspis* и *Pteraspis*), стоящих довольно высоко на эволюционной лестнице агнат. Исследование более древних форм, известных из силура (*Tolypelepis*: н. лудлов-н. девон; *Archegonaspis*: лудлов, в. силур, и др.), показало, что их супраорбитальные каналы оканчиваются перед передними концами продольных дорсомедиальных каналов и что на этом уров-

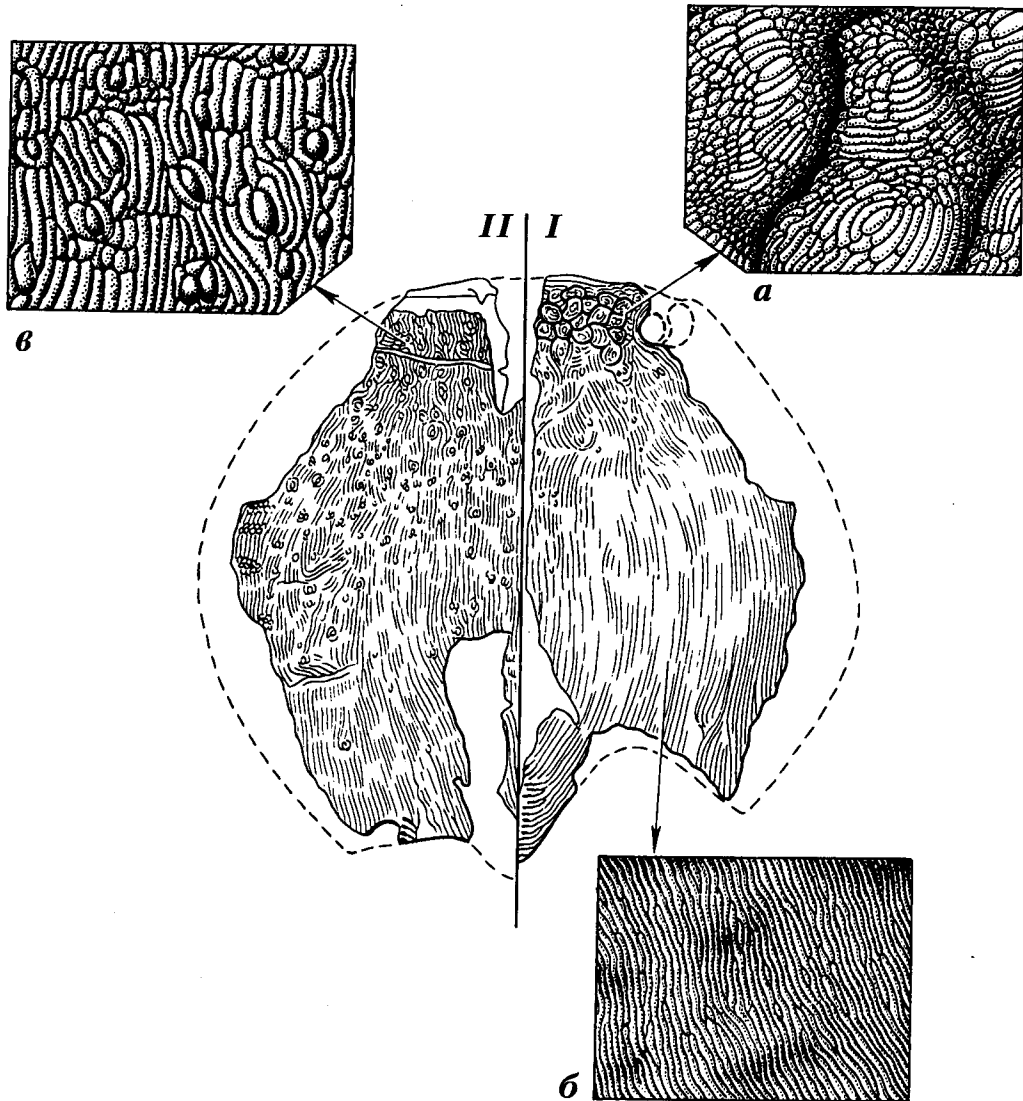


Рис. 10. Топографическая изменчивость скульптуры на панцире *Gabreyaspis tarda* Novitskaya (голотип, ПИН, № 1925/4) [Новицкая, 1983]

I – дорсальная сторона панциря, II – вентральная.

a – скульптура из передней части дорсальной стороны панциря (тессеры), б – из задней части дорсальной стороны панциря, в – из передней части вентральной стороны панциря

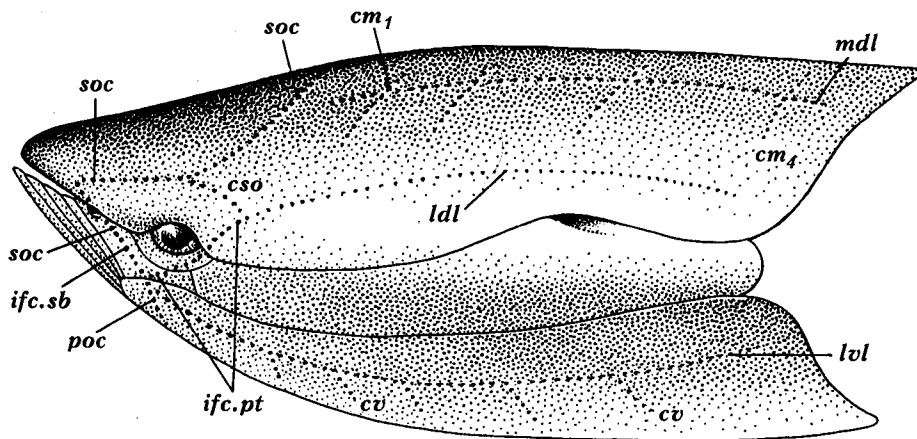


Рис. 11. Схема расположения сенсорных линий у гетеростраков (циатаспид), обобщено [Новицкая, 1983]

$cm_{1,4}$ – дорсальные поперечные комиссуры, cso – супраорбитальная комиссура, cv – вентральные поперечные комиссуры, $ifc.pt$, $ifc.sb$ – посторбитальная и суборбитальная части инфраорбитального канала, ldl – продольный дорсолатеральный канал, lvl – продольный вентролатеральный канал, mdl – продольный дорсомедиальный канал, poc – посторбитальный канал, soc – супраорбитальный канал

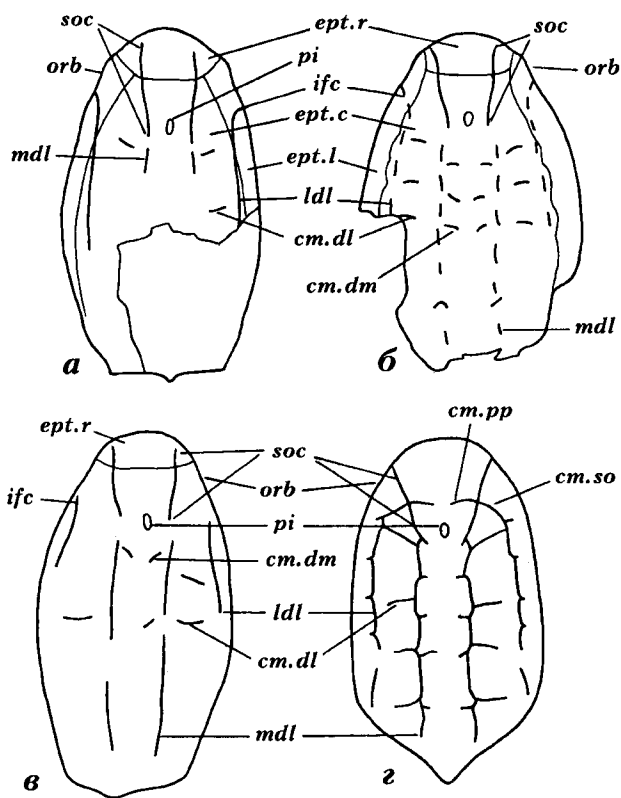


Рис. 12. Схема расположения сейсмочувствительных каналов на дорсальном щите циатаспид: *a* – *Archegonaspis bimarlis* Novitskaya (голотип, ПИН, № 3048/1), *б* – *Tolypelepis undulata* Pander (слепок, ПИН, № 2571/592), *в* – *Ptomaspis canadensis* Denison, *г* – *Dinaspidella robusta* Kiaer (*б* – по фотографии из [Kiaer, 1932]; *в* – по [Denison, 1964]; *г* – из [Kiaer, 1932])

cm.dl – поперечные дорсолатеральные комиссуры, *cm.dm* – поперечные дорсомедиальные комиссуры, *cm.pp* – препинеальная комиссура, *cm.so* – супраорбитальные комиссуры, *ept.c* – центральный эпитегум, *ept.l* – латеральные эпитегумы, *ept.r* – ростральный эпитегум, *ifc* – инфраорбитальные каналы, *ldl* – продольные дорсолатеральные каналы, *mdl* – продольные дорсомедиальные каналы, *orb* – орбита, *pi* – пинеальное пятно, *soc* – супраорбитальные каналы

не нет поперечных комиссур [Новицкая, 1983] (рис. 12). В эволюции гетеростраков сближение и смыкание супраорбитальных каналов (последнее характерно для птераспид) является результатом изменения их формы, а не результатом включения в их состав поперечных элементов (комиссур). Супраорбитальные и инфраорбитальные каналы иногда соединяются супраорбитальной поперечной комиссурой (Cyathaspidoformes: *Poraspis*, *Anglaspis*, *Liliaspis* и др.), у архаичных циатаспид она отсутствует (*Archegonaspis*, *Tolypelepis*, *Ptomaspis*, *Americaspis*). Продольные каналы нередко состоят из коротких отрезков. Между продольными дорсомедиальными каналами, а также между ними и дорсолатеральными имеются поперечные комиссуры. В редких случаях развивается препинеальная комиссура (Cyathaspidoformes: *Dinaspidella robusta*) [Kiaer,

1932]. Иногда сенсорные каналы сменяются в периферических зонах панциря сенсорными бороздами (Cyathaspidoformes: *Liliaspis*, *Paraliliaspis*) [Novitskaya, 1973; Новицкая, Каратают-Талимаа, Юрьева, 1994]. Одновременное присутствие сенсорных каналов и борозд отмечено также у *Anglaspis*, имеющего борозды только на вентральной стороне панциря [Kiaer, 1932], и у дрепанаспид [Gross, 1933a]. Типичная схема расположения сенсорных линий может осложняться появлением беспорядочно анастомозирующих коротких веточек, образующих густую сеть (Irregulareaspidoformes). Как исключение, может возникать центральный постеродорсальный продольный канал (*Liliaspis*) (рис. 16). У других гетеростраков и рыб его гомологи неизвестны [Novitskaya, 1973].

На вентральной стороне панциря развиты V-образные посторальные каналы, позади них – несколько пар V-образных вентромедиальных каналов, продольные вентролатеральные каналы и, медиально по отношению к ним, поперечные комиссуры (рис. 17). Поперечные комиссуры иногда располагаются латерально относительно продольных вентролатеральных каналов (Amphiaspidoformes: *Amphiaspis*, *Gabreyaspis*, *Lecaniaspis* и др.) [Обручев, 1939, 1964; Новицкая, 1968, 1983] (рис. 18, 19). Этот признак расценивался как показатель глубокого дивергентного разрыва между амфиаспидами и остальной частью гетеростраков [Stensiö, 1964], однако на массовом материале выяснилось, что поперечные комиссуры могут помещаться одновременно латерально и медиально по отношению к продольным вентролатеральным каналам (*Argyriaspis*, *Putoranaspis*) (рис. 19в, д), т.е. разрыва по указанному признаку не существует.

Присутствие системы борозд на поверхности панциря и, одновременно, каналов – в его среднем слое известно у некоторых амфиаспид: *Siberiaspis plana*, *Olbiaspis*, *Angaraspis*, *Argyriaspis*. Положение внутренних каналов и поверхностных борозд не совпадает или совпадает частично (рис. 20), но, в основном, внутренние каналы также образуют рисунок из продольных, поперечных и V-образных линий. Двойная система сенсорных линий у амфиаспид, возможно, связана со спецификой их обитания на глинистом дне, в зоне с сильно замутненной водой, что требовало усиления системы ориентации.

Простой рисунок сенсорных каналов у циатаспид (см. выше) во многом сходен с рисунком сенсорных борозд у амфиаспид и расположением сенсорных каналов у древних птераспид. Система каналов птераспид может быть легко представлена как производная сенсорной системы циатаспид (рис. 21). В эволюции от морфологического уровня циатаспид к птераспидам и, далее, в эволюции птераспид, происходит удлинение супраорбитальных каналов, связанное с образованием у птераспид длинного ростра. Задняя часть супраорбитальных каналов приобретает поперечное положение, обусловленное появлением контактного орбито-пинеального пояса. Редуцируются передние (постпине-

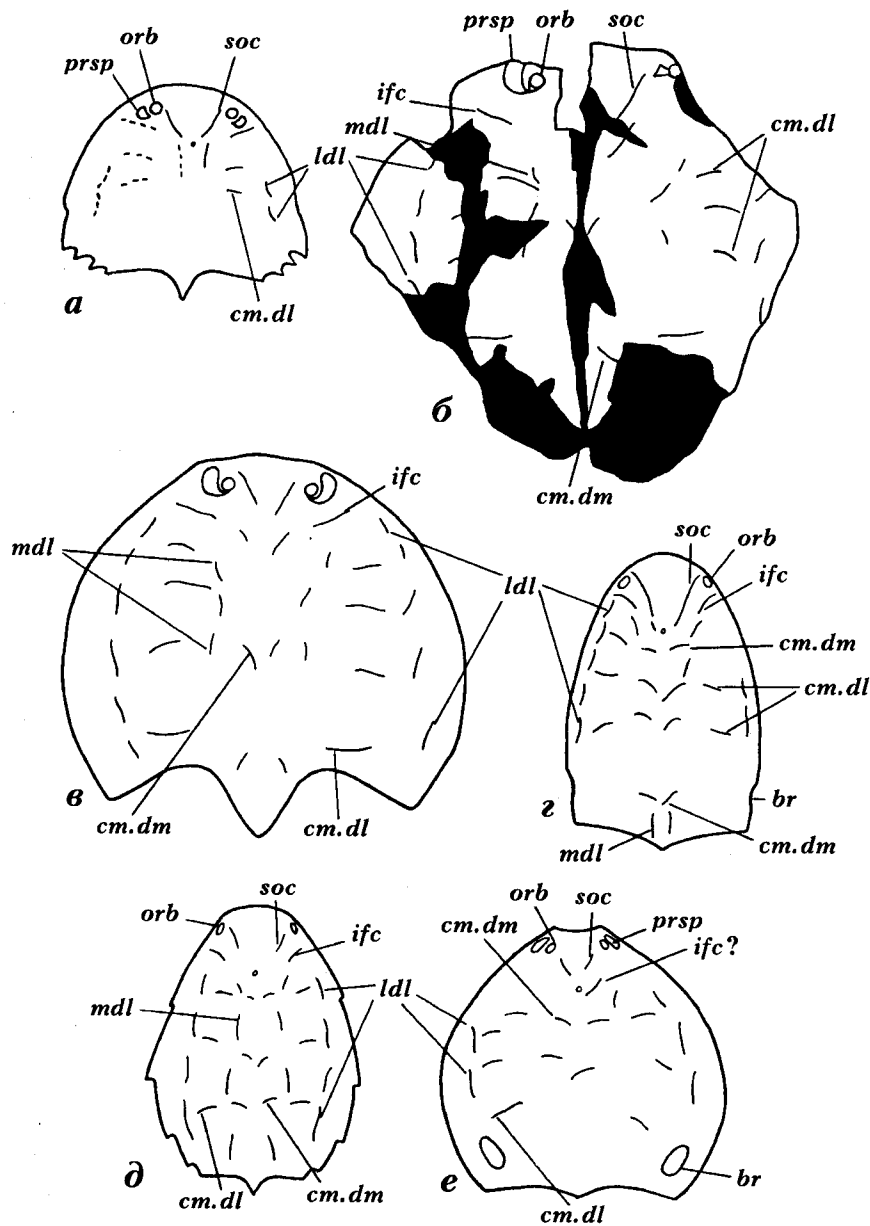


Рис. 13. Схема расположения сенсорных борозд на дорсальной части панциря амфиаспид [Новицкая, 1983]: *a* – *Prosarctaspis taimyrica* Novitskaya (по голотипу, ПИН, № 1925/3), *б* – *Gabreyaspis tarda* Novitskaya (по голотипу, ПИН, № 1925/4), *в* – *Gabreyaspis tarda* Novitskaya, реконструкция сенсорных борозд, *г* – *Putoranaspis prima* Obruchev (по голотипу, ПИН, № 1489/214), *д* – *Aphataspis kiaeri* Obruchev, реконструкция по экз. ПИН, № 1489/120, *е* – *Olbiaspis coalescens* Obruchev, реконструкция по голотипу ПИН, № 1489/4 и экземплярам ПИН, № 1489/74 и 76

br – бронхиальные отверстия, *prsp* – преспиракулярные отверстия. Остальные обозначения см. в объяснении к рис. 12. Сенсорные борозды у амфиаспид соответствуют одноименным каналам у циатаспид

альные) дорсальные поперечные комиссуры. Расположение поперечных комиссур и продольных дорсомедиальных каналов приобретает радиальность, что особенно заметно в области ювенильной дорсальной пластинки (рис. 22).

Достаточно широко признается гомологичность некоторых сейсмочувствительных линий гетеростраков, в основном, птераспид, и низших гнатостом – кистеперых и лучеперых рыб [Säve-Söderbergh, 1941; Holmgren, 1942; Stensiö, 1958, 1964; Denison, 1964]. Гомологии становятся яснее при сравнении менее специализированных групп. Система сейсмочувствительных каналов у гетеростраков, прежде всего реализовавшаяся у древних Cyathaspidiformes, по видимому, близка к морфоэволюционному уровню, исходному для формирования сейсмочувствительной системы архаичных акул (Elasmobranchii). Сравнение данных по сейсмочувствительной системе

циатаспид и эмбрионов акул (зародыш 22 мм, по [Holmgren, 1940]) показало возможность гомологизации их супраорбитальных и инфраорбитальных каналов, а также дорсолатеральных каналов гетеростраков и главной боковой линии рыб [Новицкая, 1983]. Некоторое сходство в сейсмочувствительной системе птераспид и современных циклостом (миног) проявляется лишь в наиболее древних чертах – продольном и поперечном расположении основных сейсмочувствительных линий.

Рост и регенерация пластинок панциря. История представлений о росте панциря у гетеростраков [Hertwig, 1876; Jaekel, 1903; Обручев, 1945; Stensiö, 1958; Tarlo, 1960, 1962a, b; Ørvgvig, 1961; и др.] рассмотрена в монографии Р. Денисона [Denison, 1964]. Обсуждаемые в ней вопросы во многом сохраняют актуальность.

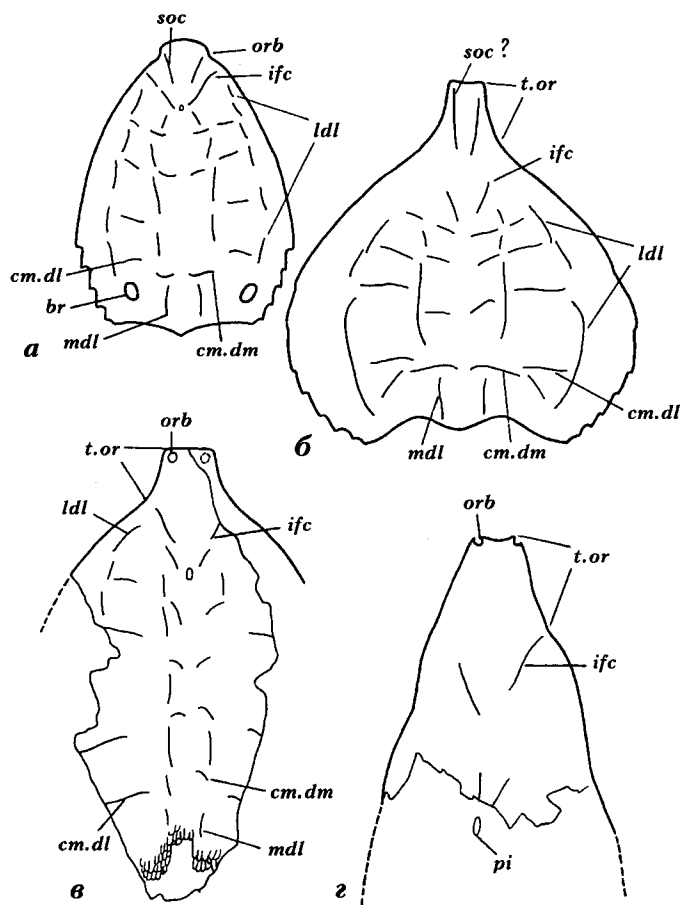


Рис. 14. Схема расположения сенсорных борозд на дорсальной части панциря амфиаспид [Новицкая, 1983]: *a* – *Gerronaspis dentata* (Obruchev), реконструкция по экз. ПИН, № 2573/13, *б* – *Lecaniaspis lata* Novitskaya, реконструкция по голотипу ПИН, № 2573/3 и экземплярам ПИН, № 2918/4 и № 1489/308, *в* – *Empedaspis inermis* Novitskaya, по голотипу ПИН, № 1925/46, *г* – *Pelurgaspis macrorhyncha* Obruchev, по голотипу ПИН, № 1489/3

t.or – ротовая трубка. Остальные обозначения см. в объяснениях к рис. 12 и 13

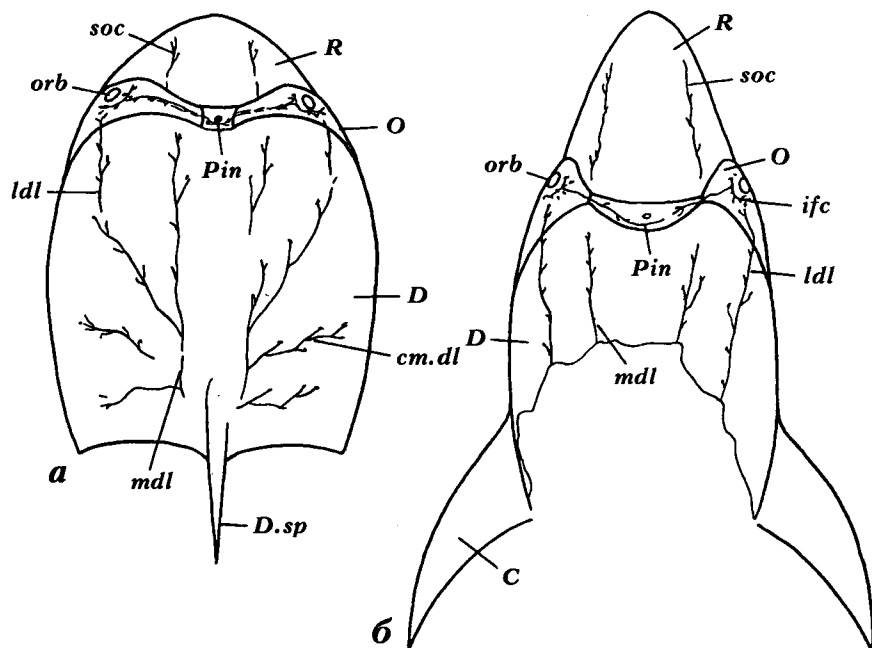


Рис. 15. Сенсорные каналы на дорсальном панцире птераспид: *a* – *Zascinaspis heintzi* (Brotzen), частичная реконструкция по экз. ПИН, № 3592/22 и 23, *б* – *Mylopteraspis gracilis* Stensiö, частичная реконструкция преимущественно по экз. ПИН, № 3592/50

C – корнуальная пластинка, *D* – дорсальная пластинка, *O* – орбитальная пластинка, *Pin* – пинеальная пластинка, *R* – роstralная пластинка, *D.sp* – дорсальный шип. Остальные обозначения см. рис. 12

Рост панциря осуществлялся различными способами. По всей вероятности, часть гетеростраков не имела панциря на личиночных стадиях. Прежде всего, это относится к тем циатаспидам, экзоскелет которых был представлен крупными пластинками, покрытыми однотипными продольными дентино-

выми гребешками. В этих случаях панцирь появлялся после достижения животным взрослых размеров (в дефинитивном состоянии). На ранних стадиях формирования панциря у этих циатаспид имелся только очень тонкий слой дентина, образующий "колпачки" на гребешках и переходивший

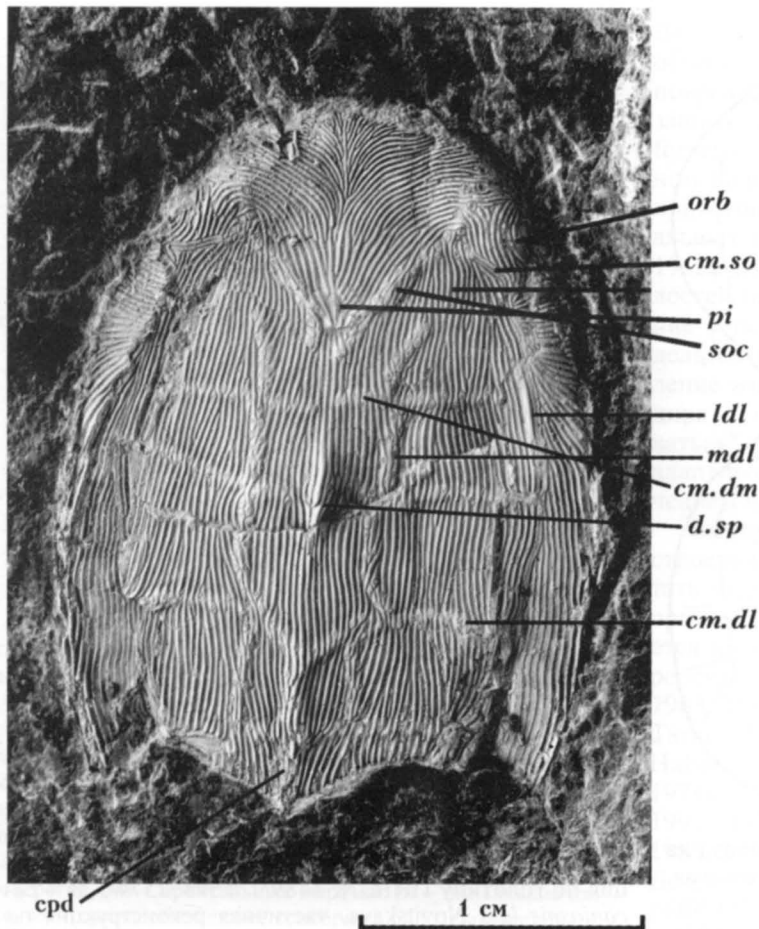


Рис. 16. *Liliaspis philippovae* Novitskaya (голотип, ПИН, № 3198/1): местонахождение на р. Уса, Полярный Урал, Россия; овинпармский горизонт, лохков, нижний девон; расположение сенсорных каналов и борозд на дорсальной стороне панциря [Novitskaya, 1973]

cm.dl – поперечные дорсолатеральные комиссуры, *cm.dm* – поперечные дорсомедиальные комиссуры, *cm.so* – супраорбитальные комиссуры (частично представлены бороздами), *cpd* – центральный постеродорсальный продольный канал, *d.sp* – дорсальный шип, *ldl* – продольные дорсолатеральные борозды, *mdl* – продольные дорсомедиальные каналы, *orb* – орбиты, *pi* – пинеальное пятно, *soc* – супраорбитальные каналы

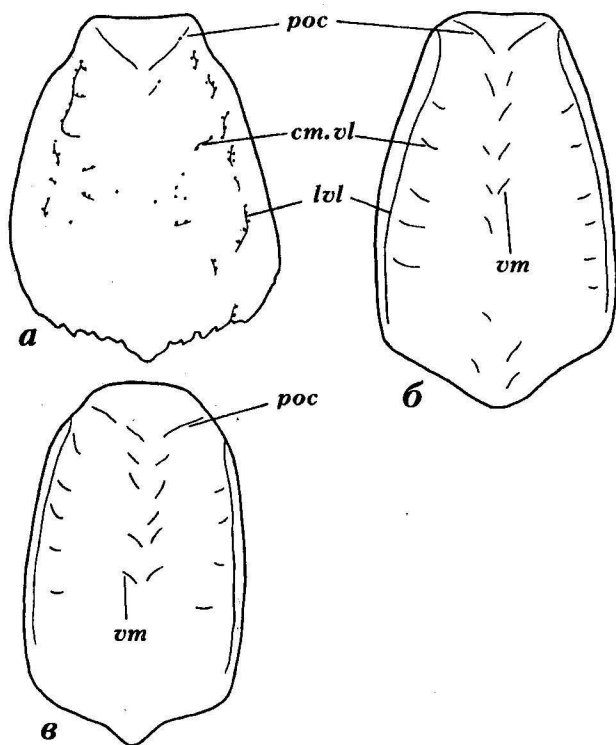


Рис. 17. Схема расположения сеймосенсорных каналов на вентральном щите циатаспид: *а* – *Tolypelepis undulata* Pander (частичная реконструкция по данным [Märss, 1977a]), *б* – *Poraspis polaris* Kiaer (обобщено по шпицбергенскому материалу из коллекций ПИН), *в* – *Anglaspis insignis* Kiaer (по фотографии из [Kiaer, 1932])

cm.vl – латеральные вентральные поперечные комиссуры, *lvl* – вентролатеральные продольные каналы, *poc* – посторбитальный канал, *vm* – вентромедиальные каналы

в тонкий слой аспидина, огибавшего межреберные желобки (сечения через экзоскелет *Cyathaspis* cf. *acadica*) [Denison, 1964]. Слой дентина одинаково развит на всех гребешках, что указывает на его одновременное появление на всей поверхности панциря. Такое состояние поверхностного слоя обнаружено и у *Allocryptaspis laticostata* на экземпляре, имеющем размеры взрослой особи [Denison, 1964]. По мере увеличения индивидуального возраста животного слой дентина и аспидина утолщались. Вместе с тем, за счет наложения новых аспидиновых слоев утолщались перегородки между призматическими камерами в канцелярном слое и нарастал базальный слой. На личиночных стадиях сформировавшегося панциря были лишены также раннедевонские амфиаспиды. Их дорсобранхиальные и вентральные щи-

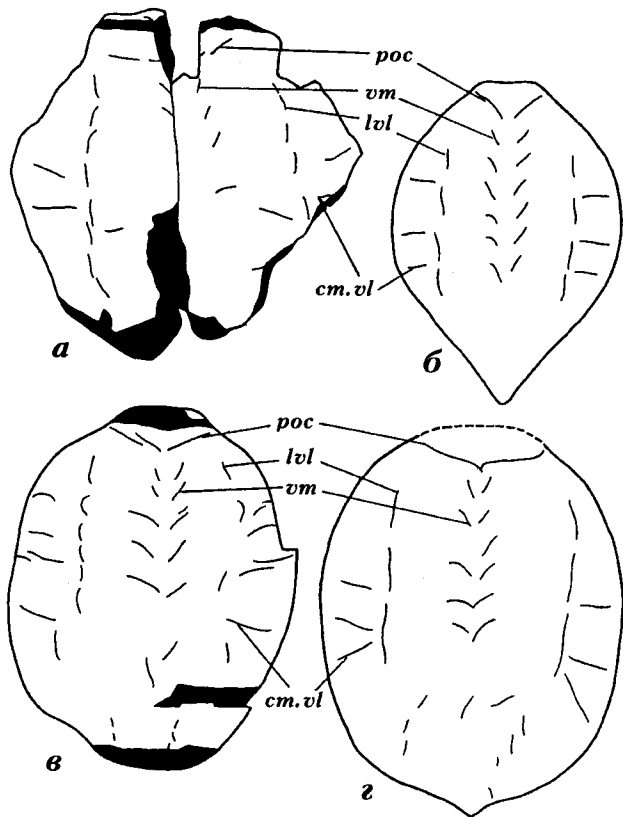


Рис. 18. Схема расположения сенсорных борозд на вентральной части панциря амфиаспид [Новицкая, 1983]: *a* – *Gabbriaspis tarda* Novitskaya, по голотипу, ПИН, № 1925/4, *б* – *Olbiaspis coalescens* Obruchev, реконструкция по экз. ПИН, № 1489/76 и 101, *в* – *Pelaspis teres* Novitskaya, по голотипу, ПИН, № 1925/71, *г* – *Tareyaspid venusta* Novitskaya, реконструкция по экз. ПИН, № 1925/10 и 72

cm.vl – вентральные поперечные комиссуры, *lvl* – вентролатеральные продольные борозды, *poc* – посторальные сенсорные борозды, *vm* – вентромедиальные сенсорные борозды

ты, принадлежащие одному и тому же виду (массовые находки на реках Курейка и Тарей, север России), имеют практически одинаковые размеры. Отсутствуют следы ювенильных пластинок. В процессе роста особи отдельные элементы поверхностного слоя панциря (кольцеобразные дентиновые гребешки вокруг пор сенсорных каналов; дентиновые гребешки, окаймляющие сенсорные борозды; тессеры) возникали ранее остальных. На это указывает положение соседних гребешков, огибающих такие участки. Но, в целом, формирование экзоскелета, в том числе скульптурного слоя, завершалось после достижения этими гетеростраками дефинитивных размеров.

Появление пластинок панциря на ювенильных стадиях свойственно Pteraspidiformes и Psammosteiformes. В обеих группах известны находки ювенильных экземпляров [Обручев, Марк-Курик, 1965; Denison, 1973; White, 1973 и др.]. Стадии роста пластинок отчетливо различимы в поверхностном слое взрослых особей (рис. 22). У псаммостеид

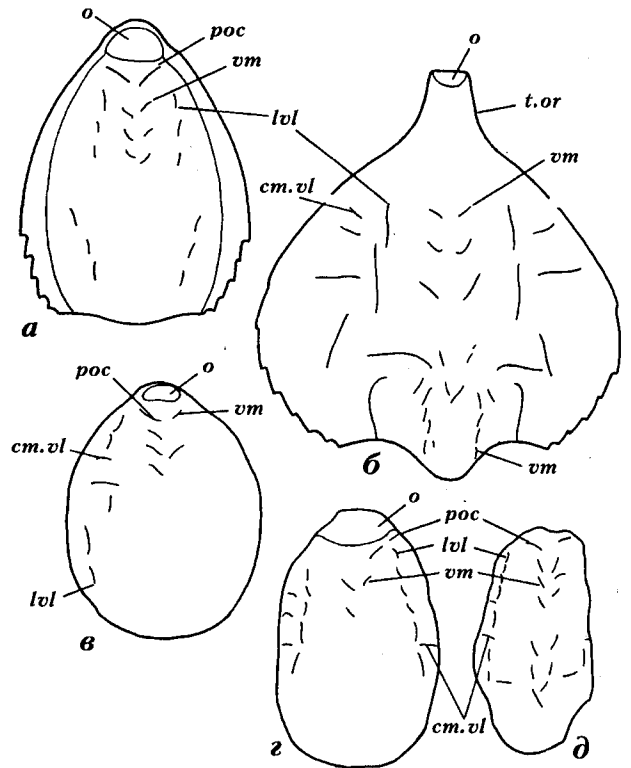


Рис. 19. Схема расположения сенсорных борозд на вентральной части панциря амфиаспид [Новицкая, 1983]: *a* – *Gerronaspis dentata* (Obruchev), реконструкция по голотипу ПИН, № 1489/7 и экз. 2574/3, *б* – *Lecaniaspidis lata* Novitskaya, частичная реконструкция по экз. ПИН, № 2918/4 и 1489/308, *в* – *Arguriaspidis tcherkesovae* Novitskaya, по голотипу – ПИН, № 1925/26 и экз. 1925/38, *г* – *Putoranaspidis prima* Obruchev (*г* – ПИН, № 1489/232, *д* – ПИН, № 1489/231), два последних экземпляра показывают внутривидовую изменчивость в наборе сенсорных борозд

o – наружное отверстие ротовой полости, *t.or* – ротовая трубка. Остальные обозначения даны в объяснениях к рис. 18

имелись погруженные генерации дентиновых гребешков [Новицкая, 1965]. Их присутствие означает, что в процессе роста пластинки панциря утолщались не только снизу, как это считалось ранее [Gross, 1930], но и сверху, за счет перестройки поверхностного слоя, т.е. смены генераций дентиновых гребешков. По мере утолщения пластинки погруженные генерации дентиновых гребешков резорбировались, замещаясь аспидиновыми балками, образовывавшими средний, преимущественно ретикулярный, слой. Смена генераций дентиновых гребешков известна также у тессераспид [Wills, 1935].

Многие группы гетеростраков (амфиаспиды, псаммостеиды, птераспиды) приобрели способность к регенерации поврежденных участков панциря [Gross, 1930, 1933a; Быстров, 1955; Heintz, 1957; Tarlo, 1964, 1965; Новицкая, 1965; Ørvig, 1968; Novitskaya, 1971; Denison, 1973 и др.]. Регенерация поверхностного слоя могла быть связана с залечиванием укусов или других повреждений.

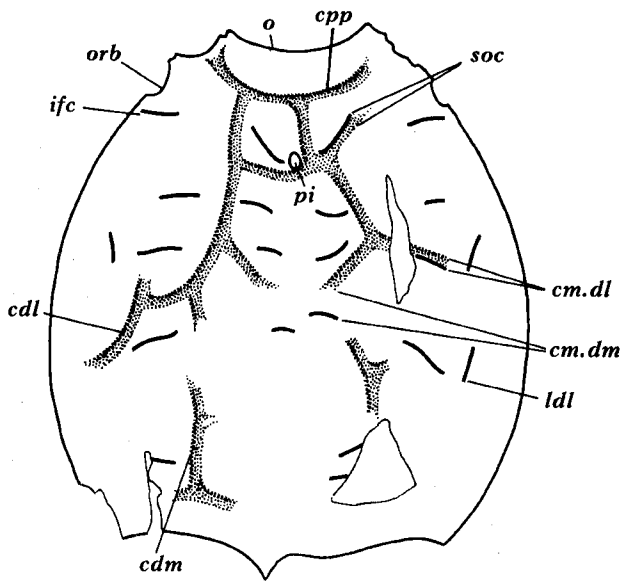


Рис. 20. Схема расположения сенсорных борозд и каналов на дорсальной части панциря *Siberiaspis plana* Obruchev (по голотипу ПИН, № 1489/6) [Новицкая, 1983]. Борозды показаны линиями, каналы – точками.

cdl – дорсолатеральный продольный канал, *cdm* – дорсомедиальный продольный канал, *cm.dl* – дорсолатеральные поперечные комиссуры, *cm.dm* – дорсомедиальные поперечные комиссуры, *cpr* – препинеальный канал, *ifc* – инфраорбитальные сенсорные борозды, *ldl* – дорсолатеральные сенсорные борозды, *o* – передний край ротового отверстия, *orb* – орбитальные вырезки, *pi* – пинеальное пятно, *soc* – супраорбитальные сенсорные борозды и каналы

Вновь сформированные дентиновые гребешки обычно отличаются размерами от гребешков на неповрежденных участках панциря. Своеобразной защитной адаптацией гетеростраков (*Psammosteiformes*) являлась пломбировка вторичным дентином полостей панциря, вскрывавшихся в процессе прижизненного стирания его пластинок – бронхальных и вентральной [Быстров, 1955; Новицкая, 1965]. Можно предположить, что пломбировка полостей панциря, а также его значительное утолщение у псаммостеид были реакцией на обитание в дельтах и околodelьтовых пространствах. Утяжеление животных за счет увеличения толщины панциря и приобретение ими способности "заякориваться" [Обручев, Марк-Курик, 1965] делали их адаптированными к жизни в потоках с сильным течением и, в какой-то мере, подвижным грунтом.

Внутреннее строение. Изучение внутреннего строения гетеростраков (*Heterostraci*), если не считать отдельных упоминаний об отпечатках мягких органов, началось в середине XX века и продолжается по мере появления новых материалов или переосмысления ранее известных [Stensiö, 1932, 1958, 1963, 1964, 1968; Watson, 1954; Heintz, 1962, 1963; Tarlo, 1964; Halstead, Whiting, 1965; Whiting, Halstead, 1965; Halstead, 1973a; Новицкая, 1973, 1974a, 1998; Novitskaya, 1975, 1977b, 1981, 1992, 1993, 1998; Новицкая, Каратайте-Талимаа, 1986, 1989; Janvier, 1974, 1975; Forey, Janvier, 1993 и др.]. Детальный анализ различных интерпретаций внутренних органов *Heterostraci* дан в монографии автора [Новицкая, 1983]. В настоящем справочнике излагается краткая информация о фактических материалах и основанных на них реконструкциях.

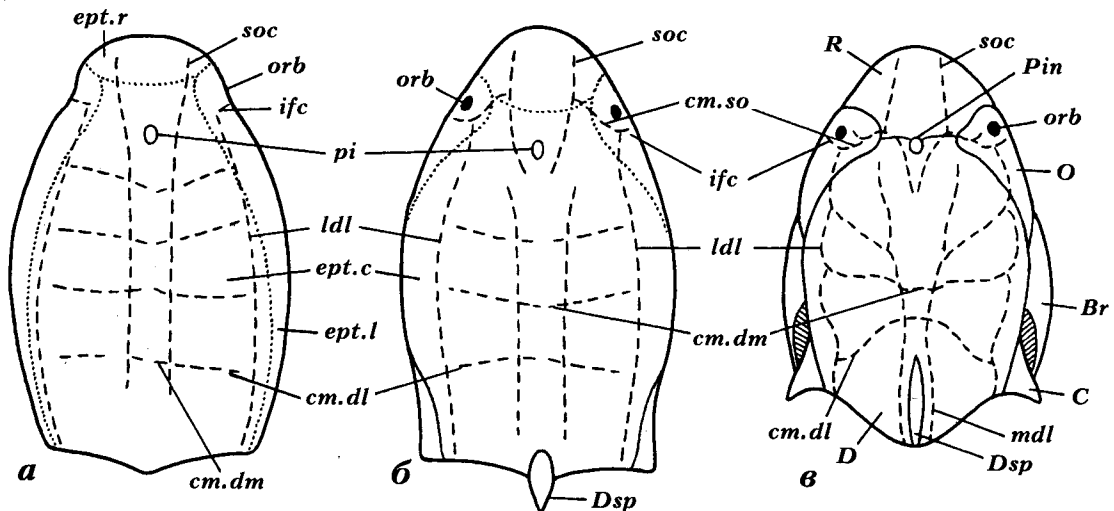


Рис. 21. Схема перехода от сенсорной системы циатаспид к системе птераспид [Новицкая, 1983]: а – примитивная циатаспида типа *Archegonaspid*, б – гипотетическая стадия, в – примитивная птераспида, *Protopteraspid* (в – по [Kiaer, 1928])

Br – бронхальная пластинка, *C* – корнуальная пластинка, *D* – дорсальная пластинка, *Dsp* – дорсальный шип, *O* – орбитальная пластинка, *Pin* – пинеальная пластинка, *R* – роstralная пластинка, *cm.dl* – поперечные дорсолатеральные комиссуры, *cm.dm* – поперечные дорсомедиальные комиссуры, *cm.so* – супраорбитальные комиссуры, *ept.c* – центральный эпитегум, *ept.l* – латеральный эпитегум, *ept.r* – роstralный эпитегум, *ifc* – инфраорбитальный канал, *ldl* – продольные дорсолатеральные каналы, *mdl* – продольные дорсомедиальные каналы, *orb* – орбита, *pi* – пинеальное пятно, *soc* – супраорбитальные каналы

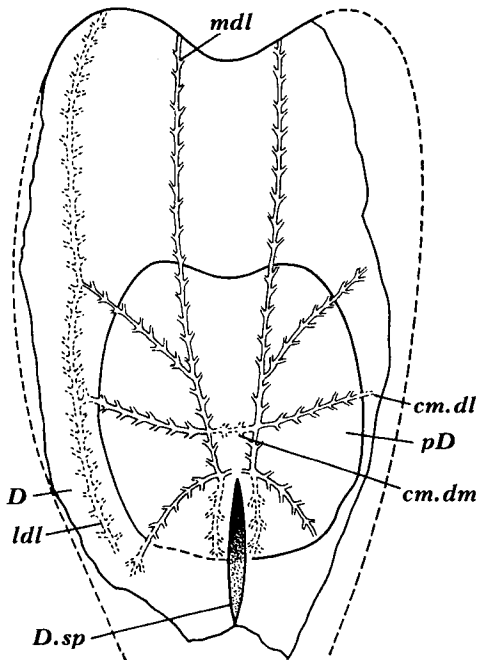


Рис. 22. *Podolaspis?* sp. (экз. ПИН, № 3592/69).
 Схема расположения сенсорных каналов на дорсальной пластинке
pD – место ювенильной пластинки. Остальные обозначения как на рис. 21

Эндоскелет. Эндокраний был хрящевым, не имел окостенений, в ископаемом состоянии не сохраняется. Некоторое представление о нем дает внутренняя поверхность панциря. Судя по отпечаткам на ней мягких органов, эндокраний находился непосредственно под экзоскелетом, подстилая его, был вытянут в длину. Отделы эндокrania – этмоидный, орбито-темпоральный, отический и окципитальный могут быть выделены условно: границы между ними отсутствуют (рис. 23, 24). Протяженность отделов определяется следующим образом: от переднего края панциря до задней границы отпечатков носовых капсул – этмоидный отдел (подробнее: [Новицкая, 1983]), от переднего края орбит до передней границы полукружных каналов – орбито-темпоральный, протяженность отического отдела определяется по положению полукружных каналов, окципитального – по расстоянию от задней границы полукружных каналов до заднего края панциря (рис. 23, 24б). Этмоидный отдел у гетеростраков с выраженным ростром (например, *Pteraspidoformes*) состоял из рострального и супраназального хрящей. Длина рострального хряща меняется: от очень короткого (циатаспиды, некоторые амфиаспиды) до довольно длинного (птераспиды). Ростральный хрящ мог отсутствовать (некоторые амфиаспиды). В этмоидном отделе сохраняются отпечатки носовых капсул. Такие находки хорошо известны у *Syathaspidoformes* и *Pteraspidoformes* [Kiaer, Heintz, 1935; Denison, 1964; Новицкая, 1974а, 1983; Blicek, 1982 и др.]. Носовые капсулы были парными, крупными, располагались вблизи переднего края головы (рис. 23, 24). На ма-

териалах хорошей сохранности отчетливо видны латеральные каналы, ведущие из носовых мешков к парным ноздрям (рис. 23, с.nas.l). Вырезки наружных ноздрей найдены в экзоскелете некоторых циатаспид [Kiaer, Heintz, 1935, pl. XXVI, fig. 1]. Вырезки расположены в ростральной области на вентральной стороне, немного впереди орбит. Строение обонятельного аппарата (парность носовых мешков, наличие латеральных каналов, идущих к парным ноздрям, переднее положение носовых мешков) сходно у *Heterostraci* и челюстноротых позвоночных (*Gnathostomata: Elasmobranchii*). Также сходна значительная удаленность у тех и других носовых мешков от *telencephalon* на длину ольфакторных трактов (см. раздел о головном мозге). Указанные признаки принципиально отличают *Heterostraci* от *Osteostraci*, *Muxini* и *Petromyzontida*. Строение обонятельного аппарата гетеростраков несовместимо с гипотезой Э. Стеншё [Stensiö, 1958, 1964] о существовании у них преназального синуса миксиньего типа (подробнее см. [Новицкая, 1983]). Попытки доказать присутствие преназального хода у гетеростраков путем их сравнения с галеаспидами (*Agnatha*) [Forey, Janvier, 1993], не являются убедительными, поскольку галеаспиды имели совершенно особое строение ольфакторной области (см. главу "Проблемы, решение которых связано с изучением *Heterostraci*": раздел "Дивергенция позвоночных").

Интерпретация носовых мешков, вмещаемых этмоидным отделом, важна для понимания положения гетеростраков в системе позвоночных (раздел "Онтогенез", глава "Филогенетические связи"). Остальные отделы эндокrania, по косвенным данным, характеризуются следующим.

Орбито-темпоральный отдел имел Т-образную форму, резко сужался позади орбит, между передними жаберными мешками (рис. 23б, *orbtem*). Длина этого отдела иногда значительно превосходила длину этмоидного. Например, у высокоспециализированных амфиаспид с ротовой трубкой орбито-темпоральный отдел составлял около трети длины эндокrania: *Empedaspis inermis*, *Pelurgaspis macrorhyncha* (рис. 24в).

Отический отдел – самый небольшой в эндокрании – включал отпечатки вертикальных полукружных каналов, представленных передней и задней парами (рис. 23, 24, *ot*). Присутствие у гетеростраков только вертикальных полукружных каналов является примитивным состоянием в эволюции позвоночных.

Окципитальный отдел – наиболее длинный в эндокрании продолжался от задней границы лабиринта до заднего медианного конца головотуловищной части (рис. 24б, *occip*). Судя по положению жаберных мешков, окципитальный отдел расширялся к заднему краю панциря.

В целом, эндокраний гетеростраков состоял из обычных для позвоночных отделов. В этмоидном отделе супраназальный хрящ покрывал парные носовые мешки. Хрящевые носовые капсулы обычно имели крупные размеры, напоминали носовые капсулы у низших челюстноротых (*Gnathostomata*).

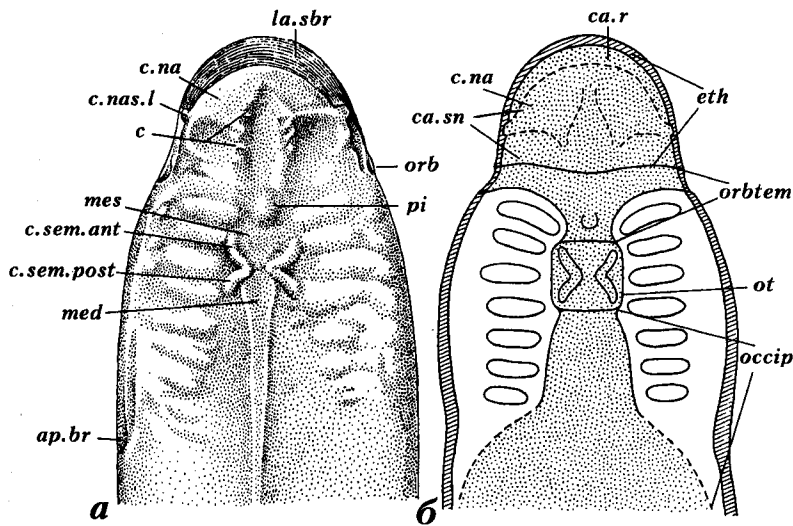


Рис. 23. *Poraspis pompeckji* Brotzen: а – ядро с отпечатками внутренних органов (рисунок сделан на основе фотографии экз. NHRM, № С 1600; опубликован в: [Stensiö, 1964]), б – схема, показывающая приблизительное соотношение отделов эндокrania у *Poraspis* (место, занимаемое эндокранием, покрыто точками)

ap.br – вырезка наружного жаберного отверстия, с – следы кровеносных каналов на ольфакторных стебельках, ca.r – роstralный хрящ, ca.sn – супраназальный хрящ, c.na – носовые капсулы, c.nas.l – каналы, ведущие из носовых капсул к ноздрям, c.sem.ant, c.sem.post – передние и задние полукружные каналы, eth – этmoidный отдел эндокrania, la.sbr – суброstralная кайма, med – место myelencephalon, mes – место mesencephalon, occip – окципитальный отдел эндокrania, orb – вырезка орбиты, orbtem – орбитотемпоральный

отдел эндокrania, ot – отический отдел эндокrania, pi – пинеальный бугорок

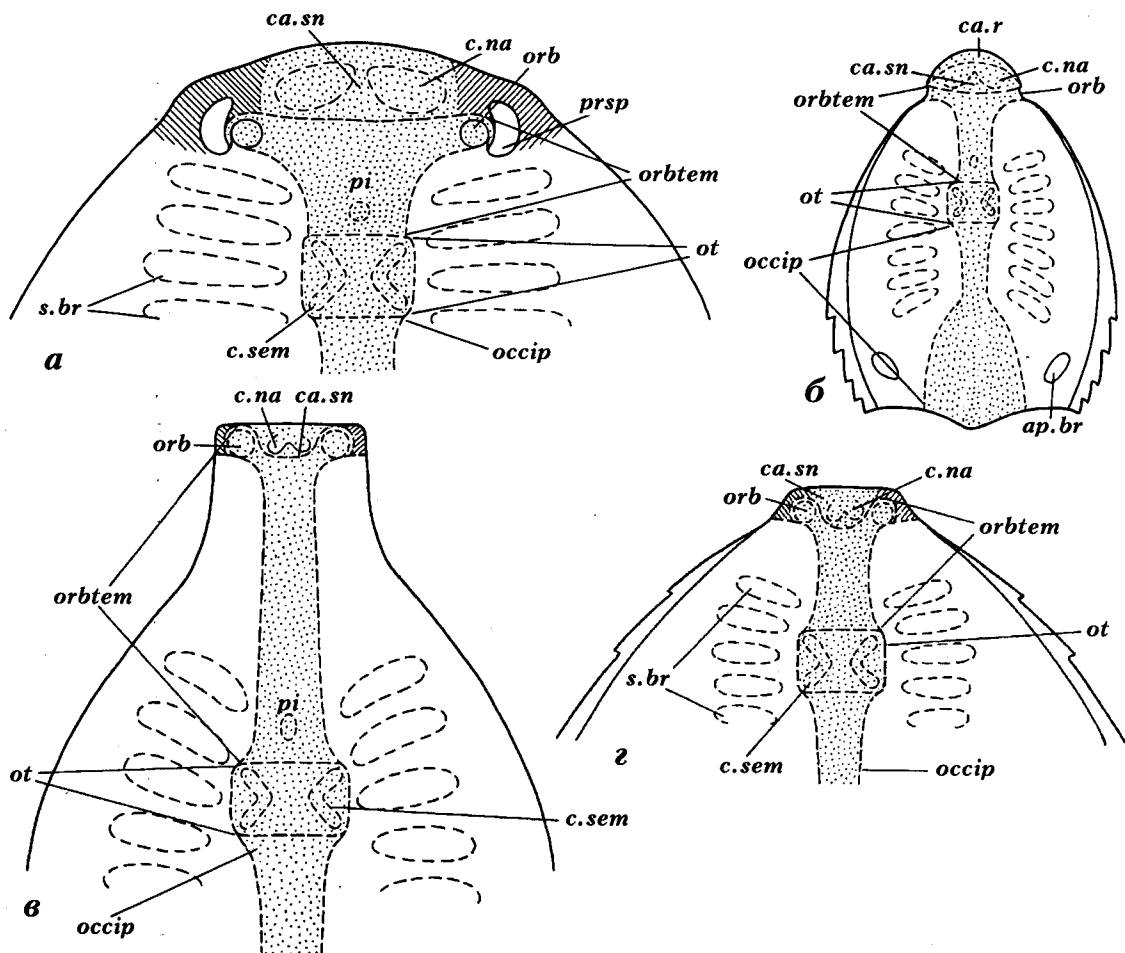


Рис. 24. Схематическая реконструкция формы отделов эндокrania [Новицкая, 1983]: а – *Gabreyaspis tarda* Novitskaya, б – *Gerronaspis dentata* (Obruchev), в – *Empedaspis inermis* Novitskaya, г – *Hibernaspis macrolepis* Obruchev. Точками обозначен хрящ эндокrania, косой штриховкой – место, занимаемое премандибулярными висцеральными дугами

ap.br – брахиальные отверстия, ca.r – роstralный хрящ, ca.sn – супраназальный хрящ, c.na – носовые капсулы, c.sem – полукружные каналы, occip – окципитальный отдел эндокrania, orb – орбиты, orbtem – орбитотемпоральный отдел эндокrania, ot – отический отдел, pi – место пинеального бугорка, prsp – преспиракулярные отверстия, s.br – место жаберных мешков

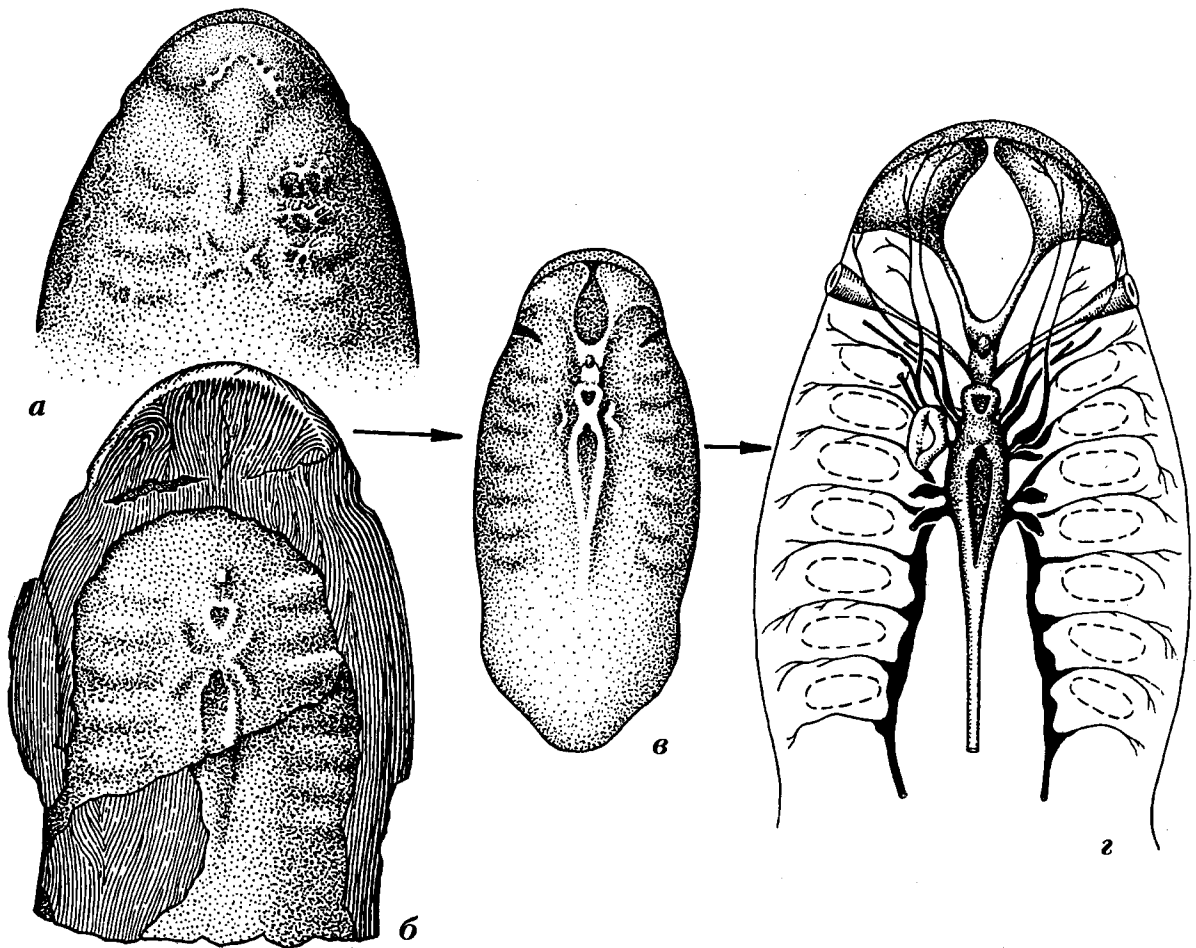
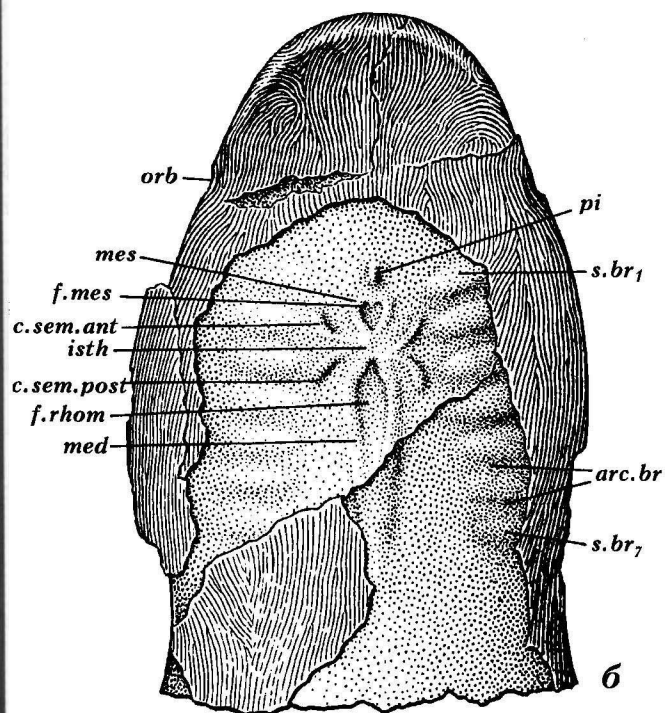


Рис. 25. Схема, показывающая последовательные этапы реконструкции внутреннего строения гетеростраков на основе палеонтологического материала: *a* – *Poraspis polaris* Kiaer, передняя часть ядра со следами внутренних органов, ПИН, № 2150/14, Шпицберген; нижний девон; *б* – *Poraspis pompeckji* (Brotzen), ядро с хорошо сохранившимися естественными следами головного мозга, полукружных каналов и жаберных мешков, ПИН, № 3592/76, с. Залешики, Подолия, Украина; нижний девон; *в* – промежуточная стадия реконструкции, суммирующая известные данные; *г* – реконструкция носовых мешков, головного мозга, лабиринта (левой части) и краниальных нервов (см. также рис. 26, 27)

Головной мозг и краниальные нервы. Реконструкции мозга и главных нервных стволов основаны на фактических данных [Новицкая, 1974а; Novitskaia, 1975] (рис. 25). Головной мозг гетеростраков включал следующие отделы: продолговатый, средний, промежуточный и передний.

Продолговатый мозг (myelencephalon, rhombocerphalon, medula oblongata, med; рис. 26, 27, med). Переднее окончание этого отдела находилось между задними полукружными каналами, далее назад он постепенно сужался и переходил в спинной мозг. Центральная часть продолговатого мозга занята ромбоидальной ямкой (*fossa rhomboidalis*), передняя граница которой или широко закруглена, или образует небольшое углубление, вдающееся вперед (рис. 26). Достаточно явственных указаний на присутствие заднего мозга (metencephalon) у гетеростраков нет, хотя, судя по косвенным данным, у некоторых из них зачаточный задний мозг мог присутствовать [Новицкая, 1983].

Средний мозг (mesencephalon, mes) располагался между передними полукружными каналами. Его граница с продолговатым мозгом устанавливается по сужению, соответствующему перешейку (*isthmus*), отделяющему у позвоночных средний мозг от заднего. *Isthmus* находился у гетеростраков на уровне медиальных выступов, образующихся в месте соединения передней и задней пары полукружных каналов [Новицкая, 1974а]. Присутствие *isthmus* дает основание отказаться от гипотетической реконструкции [Stensiö, 1958, 1964], на которой myelencephalon у гетеростраков показан равномерно широким, как у миксин, продолжающимся в область передних полукружных каналов. Передняя граница среднего мозга заметна иногда в виде короткой поперечной борозды между пинеальным бугорком и передними концами полукружных каналов. Средний мозг короткий, назад сужается, имеет крупную срединную полость, форма которой может быть сердцевидной (рис. 26а, б; f. mes). Не-



a

б

Рис. 26. *Poraspis pompeckji* (Brotzen): *a* – естественный слепок головного мозга на ядре *Poraspis pompeckji* (Brotzen), экз. ПИН, № 3592/76, с. Залещики, Подолія, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон; *б* – рисунок того же экземпляра [Новицкая, 1983]

arc br – отпечатки жаберных дуг, *c.sem.ant* – передние полукружные каналы, *c.sem.post* – задние полукружные каналы, *f.mes* – желудочек среднего мозга, *f.rhom* – ромбоидальная ямка, *isth* – isthmus, *med* – продолговатый мозг (myelencephalon), *mes* – средний мозг (mesencephalon), *orb* – орбита, *pi* – пинеальный бугорок, *s.br₁₋₇* – выпуклости, показывающие положение жаберных мешков

большие размеры среднего мозга обусловлены слабым развитием зрительных долей у гетеростраков.

Промежуточный мозг (diencephalon, dien) примыкал к mesencephalon в месте расположения упоминавшейся поперечной борозды, его передняя граница находилась под передней половиной пинеального пятна (подробнее: [Новицкая, 1983]) (рис. 27). Пинеальный орган, являющийся светочувствительным у миног [Карамян, 1976], в том числе у пескоройки (*Ammocoetes*), у которой он обеспечивает суточный цикл смены окраски [Fontaine, 1958], вероятно, выполнял роль фоторецептора и у гетеростраков. Во всяком случае, так могло быть на личиночных (допанцирных) стадиях развития, а также у форм, имевших в дефинитивном состоянии сквозное пинеальное отверстие. У гетеростраков с зараставшим пинеальным отверстием функция этого органа, по-видимому, менялась.

Передний мозг (telencephalon, tel) располагался в основном впереди diencephalon. Его положение было нестабильным по отношению к дорсальной поверхности diencephalon [Новицкая, 1974а, 1983]. В тех случаях, когда telencephalon помещался несколько ниже верхней поверхности diencephalon, эндоскелет над telencephalon показывал небольшую впадину. Такая впадина заметна у некоторых гетеростраков на поверхности внутренних ядер панциря. Передний мозг имел хорошо развитые длинные ольфакторные стебельки или тракты (*pedunculi, tracti olfactorii*), подходившие к парным носовым мешкам (рис. 27, 28), т.е. в этом отношении гетеростраки обладали важнейшим признаком организации, свойственным челюстноротым позвоночным (Gnathostomata). Длина ольфакторных стебельков особенно возрастала у специализированных гетеростраков, имевших хорошо развитую ротовую

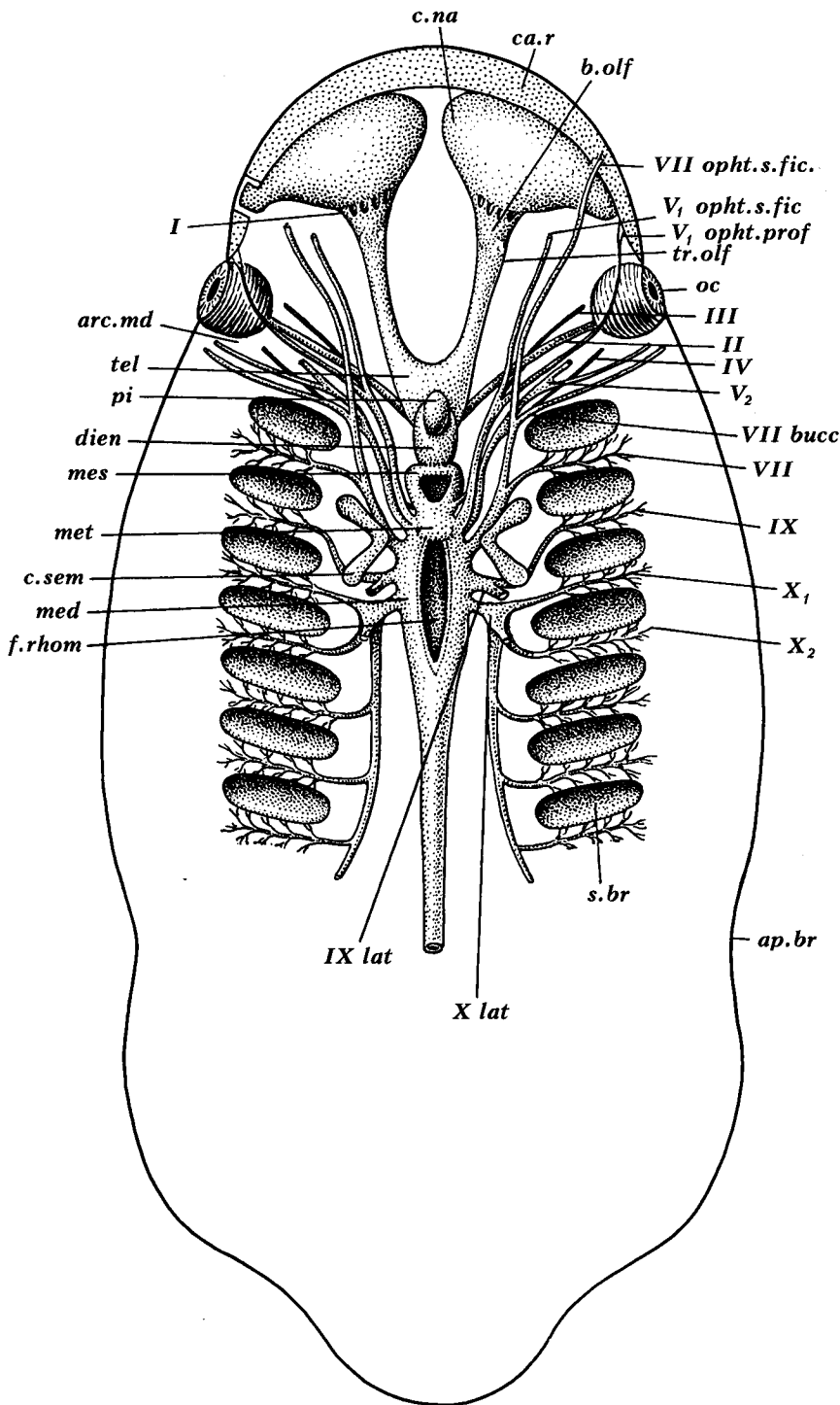


Рис. 27. Реконструкция мозга и краниальных нервов *Poraspis* [Новицкая, 1983]

ap.br – бранхиальное отверстие, *arc.md* – место мандибулярной дуги, *b.olf* – обонятельные луковицы, *ca.r* – ростральный хрящ, *c.na* – носовая капсула, *c.sem* – полукружные каналы, *dien* – dien-cephalon, *f.rhom* – ромбоидальная ямка, *med* – myelencephalon, *mes* – mesencephalon, *met* – metencephalon, *oc* – глаз, *tr.olf* – ольфакторный тракт, *pi* – пинеальный орган, *s.br* – место бранхиальных мешков, *tel* – telencephalon, *I* – ольфакторные нервы, *II* – зрительный нерв, *III* – n.oculomotorius, *IV* – n.trochlearis, *V₁opht.prof* – n.ophtalmicus profundus *V₁*, *V₁opht.s.fic* – n.ophtalmicus superficialis *V₁*, *V₂* – nervus trigeminus 2, *VII bucc* – n.buccalis VII, *VII opht.s.fic* – n.ophtalmicus superficialis VII, *IX* – бранхиальная ветвь языкоглоточного нерва (n. glossopharyngeus), иннервирующая первую постгиоидную жаберную дугу, *IX lat* – ветвь языкоглоточного нерва, иннервирующая сенсорную систему задней половины головы, *X₁*, *X₂* и т.д. – ветви блуждающего нерва (n. vagus), иннервирующие жаберные дуги, *X lat* – ветвь блуждающего нерва, иннервирующая сенсорные органы задней половины головы

трубку (*Empedaspis*, *Pelurgaspis*). В этих случаях длина трубки увеличивала расстояние между telencephalon, занимавшим обычное положение, и носовыми капсулами, помещавшимися у переднего дорсального края ротовой трубки [Новицкая, 1974a, 1983] (рис. 29).

В целом, мозг *Heterostraci* сходен, прежде всего, с мозгом акул. От мозга акул, имеющих сильно развитый мозжечок (cerebellum), что связано с их высокой двигательной активностью [Cordier, 1954], мозг гетеростраков, если иметь в виду принципи-

альную схему строения, отличается, главным образом, отсутствием cerebellum или, может быть, его совершенно зачаточным состоянием. Некоторые признаки сходства мозга гетеростраков с мозгом остеоостраков являются наиболее древними признаками организации мозга позвоночных.

Краниальные нервы. Принципиальная схема иннервации и протяженности краниальных нервов у гетеростраков реконструирована на основе следующих фактических данных: 1) положения отделов головного мозга (см. выше), с которыми связа-

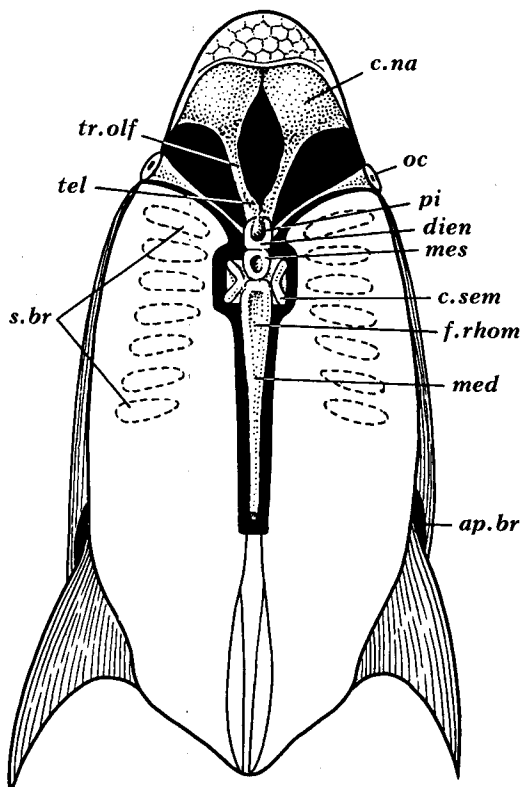


Рис. 28. Схема расположения отделов головного мозга у птераспид типа *Podolaspis* [Новицкая, 1983]
Буквенные обозначения те же, что на рис. 27

ны определенные нервные стволы у позвоночных, 2) положения иннервируемых органов (носовых мешков, глаз, ротовой полости, сейсмочувствительных каналов и борозд, жаберных дуг и мешков и др.) [Новицкая, 1974а; Novitskaya, 1975]. В реконструкциях учитывается схема иннервации, свойственная позвоночным [Шмальгаузен, 1947] (рис. 27, 29).

Обонятельные нервы (*n. olfactorii*, I), по-видимому, были нормально развиты. Поскольку *tracti olfactorii* у гетеростраков вблизи носовых капсул расширяются, образуя *bulbi olfactorii*, можно предполагать, что собственно обонятельные нервы были очень короткими, например, как у акул.

Зрительные нервы (*n. optici*, II) отходили от дна *diencephalon* (это свойственно всем позвоночным) и обычно имели умеренную длину (циатаспиды, птераспиды, большинство амфиаспид). Той же длины были глазодвигательные нервы: *n. oculomotorius* (III), *n. trochlearis* (IV) и *n. abducens* (VI), снабжавшие глазодвигательную мускулатуру. Последняя была слабо развитой у гетеростраков, судя по небольшим размерам их глаз, плотно окруженных экзоскелетом. У специализированных гетеростраков, имевших глаза на конце ротовой трубки (амфиаспиды: *Hibernaspis*, *Empedaspis*, *Pelurgaspis*), длина зрительных и глазодвигательных нервов резко возрастала, достигая от 1/3 до половины длины эндокрания (рис. 29). Нервы, снабжающие глаза, полно-

стью редуцировались у слепых эглонаспид (*Eglonaspis*, *Lecaniaspis*), утративших всякие следы орбит.

Тройничный нерв (*n. trigeminus*, V) был, очевидно, связан с переднебоковой стенкой *myelencephalon*, как у всех позвоночных [Шмальгаузен, 1947; Cordier, 1954]. По всей вероятности, у гетеростраков имела глубокая глазничная ветвь (*n. optalmicus profundus*, V₁), иннервировавшая кожу переднего конца головы и достигавшая, таким образом, значительной длины (рис. 27). Собственно тройничный нерв дифференцировался на две ветви – максиллярную и мандибулярную. Мандибулярная ветвь (V₂), проходившая по мандибулярной жаберной дуге, иннервировала переднюю полу-жабру мандибулярного (спиракулярного) жаберного мешка, располагавшегося между мандибулярной и гиоидной жаберными дугами. Максиллярная ветвь снабжала ротовую полость и переднюю стенку преспиракулярного жаберного отверстия, помещавшегося между мандибулярной и премандибулярной жаберными дугами (некоторые *Amphiaspidiformes*: *Gabreyaspis*, *Tareyaspis*, *Olbiaspis*, *Angaraspis* и др.) (подробнее: [Новицкая, 1983]). У гетеростраков, не имевших преспиракулярных жаберных отверстий, максиллярная ветвь иннервировала ротовую полость.

Слуховые нервы (*n. acusticus*, VIII), по-видимому, отходили от переднебоковой стенки *myelencephalon*, близко к корням лицевого нерва (как у современных акул [Marinelli, Strenger, 1959]), были очень короткими. Вопрос об их слиянии с лицевым нервом не ясен.

Лицевой нерв (*n. facialis*, VII), снабжающий сейсмочувствительные органы боковой линии, был у гетеростраков хорошо развит. У большинства *Heterostraci*, обладавших супраорбитальными сенсорными каналами, присутствовала поверхностная глазничная ветвь бокового нерва (*n. optalmicus superficialis*, VII), иннервировавшая этот канал (рис. 27). Названная ветвь редуцировалась у специализированных форм, утративших супраорбитальные сенсорные линии (*Amphiaspidiformes*: *Empedaspis*, *Pelurgaspis*). Щечная ветвь бокового нерва (*n. buccalis*, VII) иннервировала инфраорбитальные сенсорные каналы и ротовую полость (рис. 27, 29). Собственно лицевой нерв иннервировал у гетеростраков, как и у других позвоночных [Шмальгаузен, 1947], гиоидную жаберную дугу.

Языкоглоточный нерв (*n. glossopharyngeus*, IX) иннервировал остальные сейсмочувствительные линии (каналы и борозды) и первую жаберную дугу.

Блуждающий нерв (*n. vagus*, X) также иннервировал сейсмочувствительные каналы, расположенные позади инфраорбитальных, и жаберные дуги, следующие после первой (рис. 27, 29).

В целом, организация нервной системы сходна у гетеростраков и челюстноротых позвоночных (*Gnathostomata*). У тех и других передний мозг образует ольфакторные тракты; как правило, хорошо развита поверхностная глазничная ветвь бокового нерва

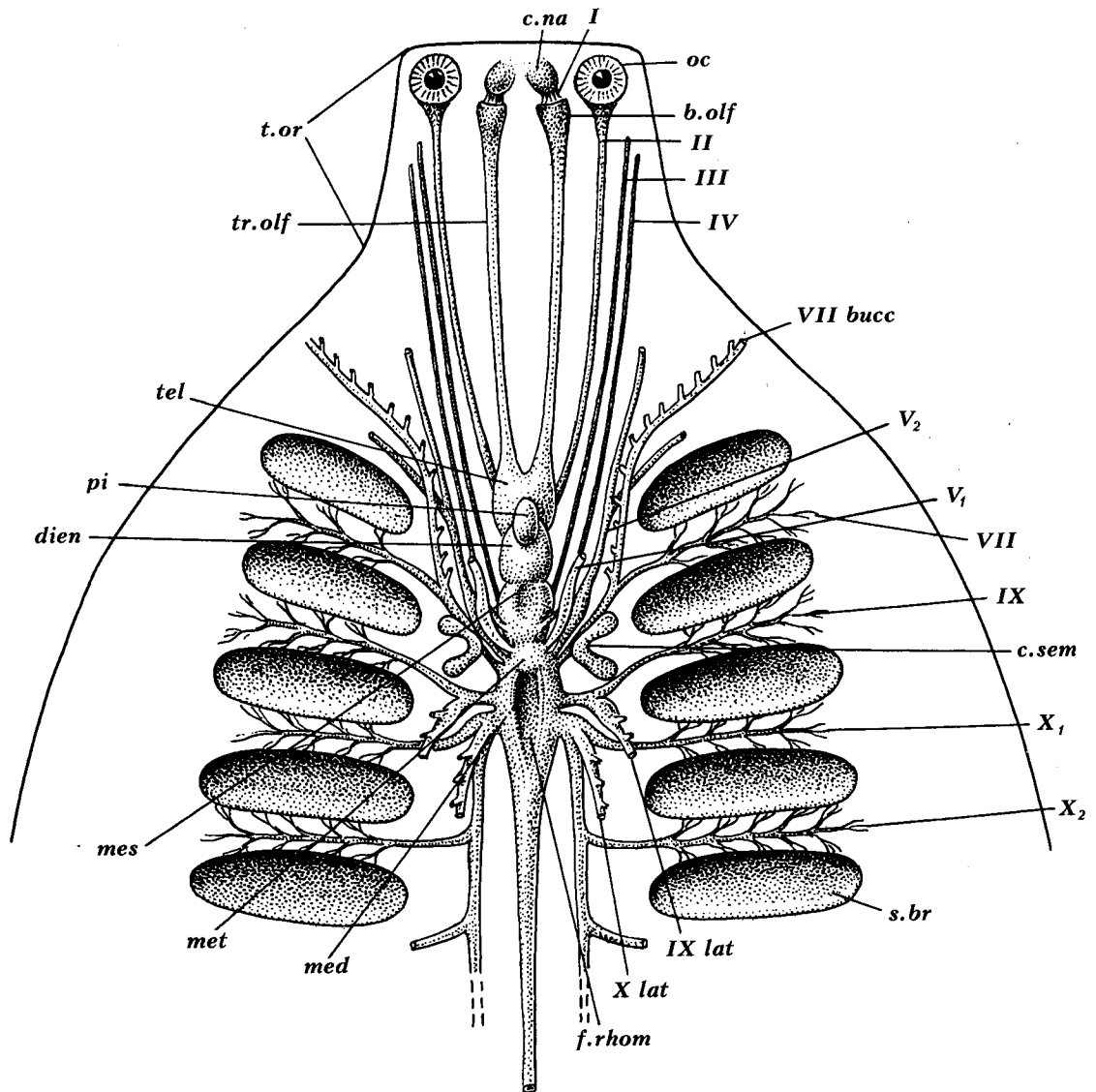


Рис. 29. Обобщенная реконструкция мозга и краниальных нервов амфиаспиды, имеющей ротовую трубку. Реконструкция основана на *Empedaspis inermis* Novitskaya (голотип, ПИН, № 1925/46), *Hibernaspis macrolepis* Obruchev (экз. ПИН, № 1489/1), *Hibernaspis tenuicristata* Novitskaya (голотип, ПИН, № 2573/20) по [Новицкая, 1974] V_1, V_2 – ветви тройничного нерва, *t.or* – ротовая трубка, остальные обозначения те же, что на рис. 27

(n. ophthalmicus superficialis, VII), иннервирующая супраорбитальный сенсорный канал. В связи с этим сходством важно отметить, что ольфакторные тракты и супраорбитальные каналы отсутствуют у *Osteostraci* [Stensiö, 1964], а также у *Lampetra* и *Muxini* [Marinelli, Strenger, 1954, 1956].

Висцеральный аппарат. У ордовикских гетеростраков *Sacabambaspis* имелись отдельные жаберные отверстия, помещавшиеся на очень небольших жаберных пластинках, между дорсальным и вентральным щитами панциря [Gagnier, 1989]. Строение *Arandaspis* в этом отношении не ясно [Ritchie, Gilbert-Tomlinson, 1977]. О сериях жаберных отверстий сообщается также у *Astraspis* [Elliott, 1987; по Forey, Janvier, 1993]. Это – примитивное состояние. Фактический материал по другим гетеростракам пред-

ставлен, в основном, отпечатками жаберных дуг и расположенных между ними жаберных мешков. Отпечатки тех и других сохраняются на внутренней стороне панцирей. На ядрах мешкам соответствуют выпуклости. Кроме того, латерально по отношению к жаберным мешкам нередко заметны следы индивидуальных выводных каналов, ведущих из жаберных мешков в общий выводной канал, открывающийся в задней половине панциря наружным жаберным отверстием (специализированное состояние) (рис. 30). Отпечатки висцеральных органов, имеющих такой план организации, наиболее полно известны у *Suathaspidiformes*. Их интерпретация в главных чертах широко принимается [Kiaer, 1930, 1932; Kiaer, Heintz, 1935; Zych, 1931; Wills, 1935; Watson, 1954; Stensiö, 1958, 1964 – жаберные камеры;

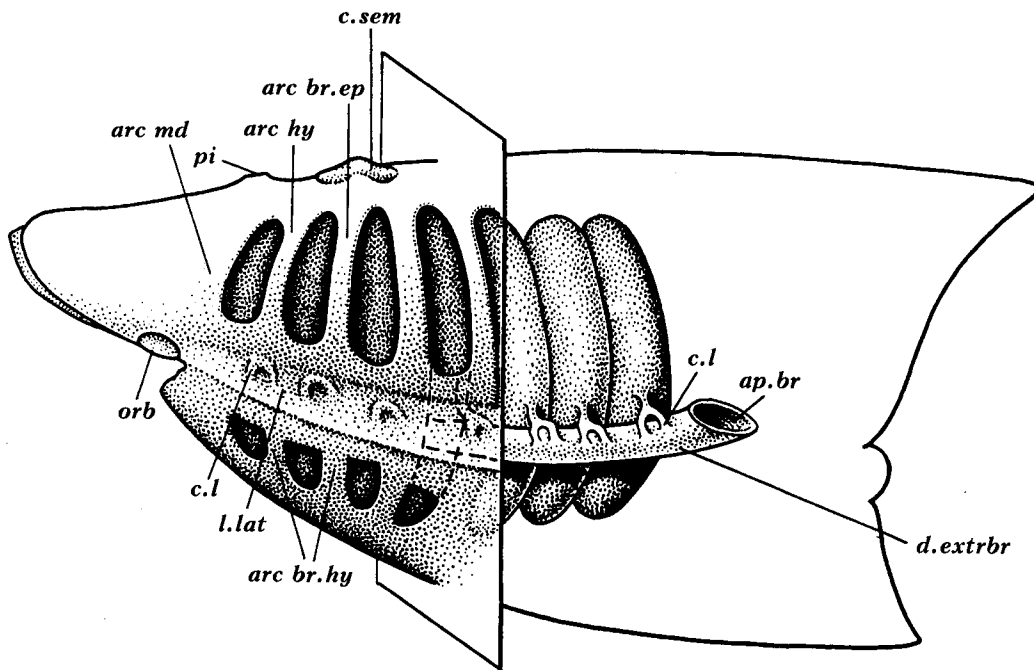


Рис. 30. Реконструкция висцерального аппарата циатаспид. Позади вертикальной плоскости эндоскелет не показан [Новицкая, 1983]

ap.br – наружное жаберное отверстие общего выводящего канала, *arc br.ep* – эпитрематические части висцеральных дуг, *arc br.hy* – гипотрематические части висцеральных дуг, *arc hy* – гиоидная дуга, *arc md* – мандибулярная дуга, *c.l* – индивидуальные выводящие каналы жаберных мешков (и, перед вертикальной плоскостью, эндоскелетные валики над ними), *c.sem* – полукружные каналы, *d.extrbr* – общий выводящий жаберный канал, *l.lat* – уплощенная боковая кайма висцерального эндоскелета, вмещающая жаберные каналы, *orb* – орбита, *pi* – пинеальный бугорок

Denison, 1964; Обручев, 1964; Новицкая, 1968, 1974а, 1983, 1998 и др. – жаберные мешки]. Другое объяснение жаберных структур дано Л. Холстедом и Х. Уайтингом [Halstead, Whiting, 1965; Halstead, 1969; 1973а, б], считавшими, что медиальные ряды отпечатков оставлены головными миотомами, а латеральные – жаберными дугами. Эта интерпретация не была поддержана. Анализ обеих точек зрения содержится в монографии о морфологии гетеростраков [Новицкая, 1983].

На материалах по циатаспидам отчетливо различаются семь пар жаберных мешков. Разделяющие их жаберные дуги представляли собой одинаковые, никак не дифференцированные хрящевые балки. Каждая из дуг имела эпитрематическую (дорсальную) и гипотрематическую (вентральную) составляющую. Медиальные концы каждой пары сливались с эндокранием, латеральные – с латеральным хрящем головутоловищного отдела, вмещавшим общий выводной жаберный канал (рис. 30). Передние жаберные дуги были расположены достаточно стабильно по отношению к лабиринту, что наблюдается также у телодонтов и эмбрионов акул [Новицкая, 1983; Novitskaya, Turner, 1998]. У гетеростраков жаберная дуга, ограничивающая орбиты сзади (первая заглазничная), гомологизируется с мандибулярной дугой у рыб [Säve-Söderbergh, 1941; Stensiö, 1958, 1964; Jarvik, 1960; Новицкая,

1983, 1998 и др.]. Гиоидная дуга находится у гетеростраков и эмбрионов акул на уровне переднего края слуховой капсулы, первая жаберная – примерно на уровне середины длины слуховой капсулы [Новицкая, 1983] (рис. 31). Первым действующим жаберным мешком у гетеростраков обычно являлся мандибулярный (спиракулярный), расположенный между мандибулярной и гиоидной жаберными дугами. У части *Amphiaspidiformes* (*Gabreyaspis*, *Prosarctaspis*, *Olbiaspis*, *Angaraspis*, *Pelaspis*, *Tareyaspis*, *Kureyaspis*) имелись преспиракулярные жаберные отверстия (*praespiracula*), находившиеся между мандибулярной и премандибулярной жаберными дугами. Эти отверстия действовали как *spiracula* у рыб (*Elasmobranchii*, *Bathoidei*) [Новицкая, 1968, 1983; Novitskaya, 1971].

Сравнение висцерального аппарата у гетеростраков, эмбрионов акул, их дефинитивных экземпляров и эмбрионов миксин послужило основанием для выдвижения и разработки гипотезы о переходе от "энтодермальных" жаберных мешков (*Agnatha*) к эктодермальным (*Gnathostomata*) [Novitskaya, 1981; Новицкая, 1998]. Ее главная идея состоит в том, что у гетеростраков на границе энто- и эктодермальной составляющей жаберных мешков развивались внутренние хрящевые жаберные дуги. Закладки таких дуг действительно обнаружены, по данным Н. Хольмгрена [Holmgren, 1942], у эмбрионов миксин. В эволю-

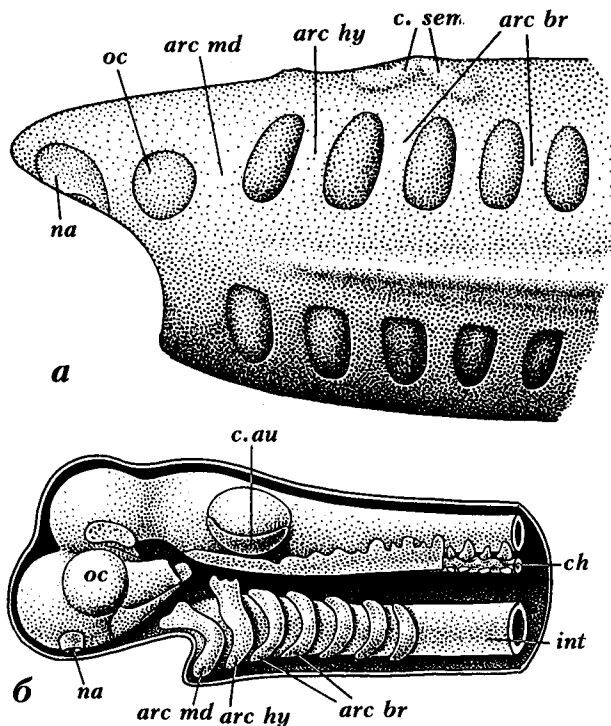


Рис. 31. Передняя часть хрящевого черепа гетерострака и челюстноротого: *а* – гетерострак (циатаспида), *б* – эмбрион акулы (*б* – по И.И. Шмальгаузену, 1947)

arc br – жаберные дуги, *arc hy* – гиоидная дуга, *arc md* – мандибулярная дуга, *c. au* – слуховая капсула, *c. sem* – полукружные каналы, *ch* – хорда, *int* – кишка, *na* – ноздря, *oc* – глаз

ции от морфоэволюционного уровня бесчелюстных позвоночных к челюстноротым внутренние жаберные дуги приняли на себя основную функцию в поддержке жаберных мешков. При этом, в силу положения этих дуг (см. выше), основной составляющей жаберных мешков стала эктодермальная, т.е. жаберные лепестки формировались из эктодермы, а не из энтодермы. Наружные жаберные дуги бесчелюстных, при реализации такой схемы развития висцерального аппарата, сопоставимы с *ectobranchialia* акул (подробнее: [Новицкая, 1998, Novitskaya, 1998]).

Онтогенез. Представление об изменениях экзоскелета в онтогенезе дают материалы по пластинкам панциря (Pteraspidoformes, Psammosteiformes) (раздел "Рост и регенерация пластинок панциря"). Фактические данные о мягких внутренних органах у личинок гетеростраков неизвестны. Тем не менее, морфология взрослых экземпляров (строение обонятельного аппарата, telencephalon) является показателем того, что онтогенез гетеростраков соответствовал гнатостомному типу [Novitskaya, 1981, 1993; Новицкая, Каратаютте-Талимаа, 1989]. Поясним это следующим. Фундаментальные различия в строении головы современных позвоночных – с одной стороны, миног и миксин (иногда объеди-

няемых в качестве Cyclostomata), а, с другой стороны, – челюстноротых (Gnathostomata), формируются в результате принципиально различных онтогенезов. Суть различий определяется, прежде всего, строением и взаимным расположением носовых мешков и гипофиза. В эмбриогенезе современных миног (рис. 32, линия В) гипофизный мешок (карман Ратке) и, позднее, носовой мешок образуются в общем эктодермальном впячивании [Kupffer, 1894]. Таким образом, носовой мешок развивается в дорсальной стенке ювенильного гипофизного мешка [Gorbman, Tamarin, 1986]. Гипофизный мешок и примордиум будущего обонятельного (обонятельного) органа свободно сообщаются один с другим и открываются наружу общим непарным отверстием (рис. 32, В1, 2). В течение онтогенеза это отверстие перемещается на дорсальную сторону головы вследствие интенсивного разрастания постгипофизной складки (дорсальной губы, dorsal lip, по Gorbman, Tamarin, 1986) (рис. 32, В1, 2). У взрослых миног в результате развития париетальной мускулатуры это первичное назогипофизное отверстие оказывается в основании назогипофизного хода, который открывается наружу вторичным назогипофизным отверстием [Janvier, 1975] (рис. 32, В3, pho₂). Таким образом, присутствие непарного назогипофизного отверстия на дорсальной стороне головы миног является совершенно четким показателем реализации у них рассмотренного типа онтогенеза. Поэтому существование у палеозойских остеоостраков непарного дорсального назогипофизного отверстия означает, что тип их онтогенеза в главных чертах был таким как у миног (рис. 32, линии А и В). Принципиальное сходство онтогенезов у миног и остеоостраков было отмечено также Э. Стеншё [Stensiö, 1964, 1968].

В онтогенезе гнатостом (акул), в противоположность миногам, гипофиз (мешок Ратке) и носовые мешки (или предшествующие им носовые плакodes) никогда не сообщаются друг с другом и не имеют общего отверстия, ведущего наружу (рис. 32, С1). Мешок Ратке возникает в эпителиуме крыши стомодеума, затем гипофиз соединяется с infundibulum – сосковидным отростком нижней стенки diencephalon (рис. 32, С1-4). Носовые мешки и наружные носовые отверстия парные. Ноздри широко разделены, открываются на вентральной или вентролатеральной стороне головы (рис. 32, С4, 5). Таким образом, в отличие от онтогенеза миног, у челюстноротых обонятельный орган не формируется из стенки гипофизного мешка и не имеет с ним связи, не происходит гипертрофированного разрастания постгипофизной складки. Эти признаки фундаментально отличают эмбриогенез гнатостом от эмбриогенеза миног (циклостом) [Gorbman, Tamarin, 1986]. Сравнение дефинитивной морфологии обонятельного аппарата челюстноротых (акул, архаичных по многим признакам) [Novitskaya, 1981; Новицкая, 1983] и гетеростраков показывает явное сходство этих групп позвоночных (рис. 32, С5, D). У тех и других имеют-

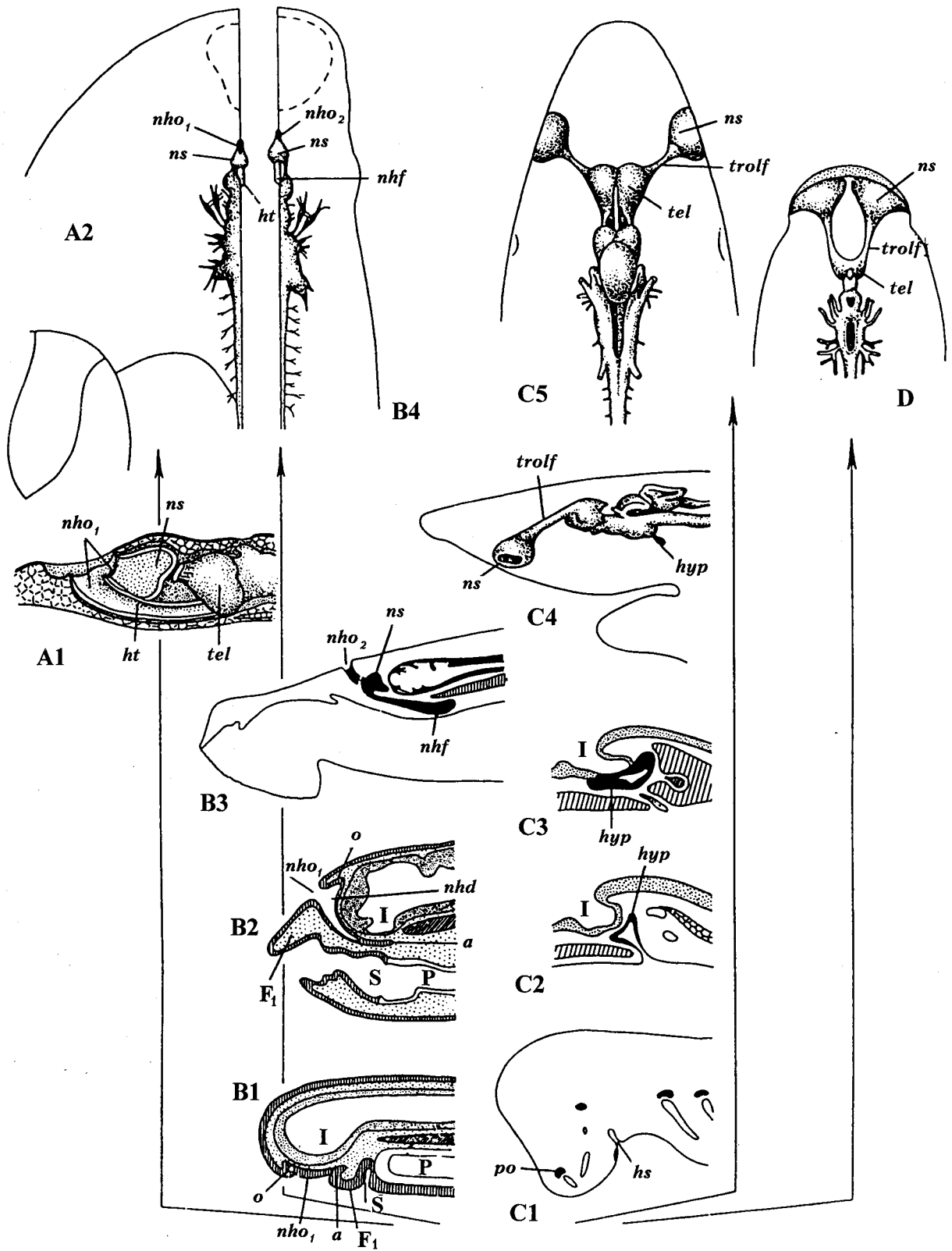


Рис. 32. Сравнительная схема, иллюстрирующая стадии онтогенеза современных миног (линия В) и гнато-стом (акул) (линия С). Линия А показывает definitive морфологию палеозойского остеоострака, линия D – definitive морфологию палеозойского гетерострака. А1 – продольное сечение через этмоидную область остеоострака (из [Janvier, 1974]); А2 – этмоидная область и головной мозг definitive остеоострака (из [Jarvik, 1980], по рисунку Janvier, упрощено); В1, В2 – сагитальные сечения через голову эмбрионов миноги, находящихся на последовательных стадиях развития (из [Gorbman, Tamarin, 1986]); В1 – ольфакторный орган закла-

дывается в стенке гипофизного мешка, выражена первая поверхностная складка – постгипофизная; B2 – стадия эмбриогенеза, на которой постгипофизная складка (дорсальная губа, F₁) значительно увеличилась (сравнительно со стадией B1), отодвинув назогипофизное отверстие на дорсальную сторону головы и удлинив назогипофизный ход; B3 – сагиттальное сечение головы взрослой миноги; B4 – этмоидная область и мозг взрослой миноги (из [Jarvik, 1980], по рисунку Janvier, упрощено); C1 – сагиттальное сечение через голову эмбриона *Squalus acantias* (из [Bjerring, 1989]); C2, C3 – развитие гипофиза в онтогенезе акулы (по [Devillers, 1958]); C2 – стадия эмбриогенеза, на которой гипофизный мешок растет по направлению к infundibulum, C₃ – взрослая акула: гипофиз соединился с infundibulum; C4, C5 – дефинитивные стадии *Squalus acantias* (из [Marinelli, Strenger, 1959], упрощено); D – этмоидная область и мозг дефинитивного гетерострака (циатаспиды) (на основе экземпляров, принадлежащих Палеонтологическому институту РАН, Москва).

F₁ – первая поверхностная складка на голове эмбриона миноги (позже – дорсальная губа = постгипофизная складка); I – infundibulum; P – глотка; S – stomodeum; a – аденогипофизная часть назогипофизного хода; hs – гипофизный мешочек; ht – аденогипофизный ход; hyp – гипофиз; nhd – назогипофизный ход; nho₁, nho₂ – первичное и вторичное назогипофизные отверстия; nhf – назогипофизная фундула; ns – носовой мешок; o – будущий ольфакторный орган; po – ольфакторная плакода; tel – telencephalon; trolf – ольфакторные тракты [Novitskaya, 1993]

ся парные крупные носовые мешки, открывающиеся наружу каждый своей ноздрей; носовые мешки не связаны с гипофизом, отсутствует общее назогипофизное отверстие; есть ольфакторные тракты (не развиты у миног и остеостраков).

Важно подчеркнуть, что дефинитивная морфология, такая как у челюстноротых (акул) и гетеростраков, не может сформироваться в результате онтогенеза, осуществляющегося по схеме миног (рис. 32, ср. линии С и В). И наоборот, дефинитивная морфология миног и остеостраков не может возникнуть вследствие реализации онтогенеза такого типа, как у гнатостом (рис. 32). Поэтому отмеченное выше фундаментальное сходство в строении ольфакторного аппарата дефинитивных акул и дефинитивных гетеростраков (рис. 32, fig. C5, D) с очевидностью означает, что у гетеростраков онтогенез был в главных чертах таким же, как у архаичных челюстноротых [Novitskaya, 1981, 1993; Новицкая, Каратайте-Талимаа, 1989].

Тип онтогенеза имеет значение ведущего критерия в разработке схем филогенетических связей на уровне групп высокого таксономического ранга, например, в решении проблемы происхождения челюстноротых (Gnathostomata).

Филогенетические связи

Heterostraci во многом сходны с Thelodonti и, видимо, наиболее близки к ним филогенетически, что подтверждается находками последних лет. Экзоскелет тех и других состоял из дентина и аспидина. У древнейших, отнесенных к гетеростракам позвоночных, представленных родом *Anatolepis*, известным из нижнего ордовика Шпицбергена [Bockelie, Fortey, 1976] и верхнего кембрия Северной Америки [Repetski, 1978], дентиновые бугорки были соединены тканью, которая может трактоваться как "примитивная бесклеточная пластинчатая кость" [Smith, Sansom, 1995, p. 62], вероятно, более примитивная, чем аспидин (там же). Хотя природа этой ткани остается не вполне ясной, присутствие дентина, образующего скульптурные бу-

горки в экзоскелете *Anatolepis*, указывает на его принадлежность к позвоночным, возможно, к прегнатостомным [Smith, Sansom, 1995]. У более поздних гетеростраков аспидин имеет обычное строение – то же, что у телодонтов. Сейсмочувствительная система гетеростраков, например, циатаспид, сходна с системой телодонтов (*Phlebolepis elegans*), чем аргументируется близость этих групп друг к другу [Мярсс, 1979]. В филогенетическом аспекте значительный интерес представляет недавно открытая группа агнат, обладающая микромерными чешуями, как у телодонтов, и обозначаемая "телодонты с вилкообразным хвостом" – "fork-tailed thelodonts" [Wilson, Caldwell, 1993; Caldwell, Wilson, 1995]. Такое же строение хвостового плавника обнаружено у некоторых гетеростраков (Irregulariaspididae: *Nahanniaspis mackenziei*, *Dinaspidella elizabethae*), что послужило основанием для мнения о близком родстве между гетеростраками и "телодонтами с вилкообразным хвостовым плавником" [Pellerin, Wilson, 1995]. Эта точка зрения подтверждена в более поздних исследованиях, где *Furcacaudiformes* оцениваются как новый отряд бесчелюстных позвоночных [Wilson, Caldwell, 1998].

В филогенетическом сближении гетеростраков и телодонтов большое значение имеют данные о их внутренней организации. Схематическая реконструкция мягких органов телодонтов была сделана на материале по *Lanarkia horrida* [Turner, Bruggen, 1993]. В последние годы у *Turinia pagei* описаны отпечатки парных носовых капсул, головного мозга, полукружных каналов, жаберных мешков и дуг [Novitskaya, Turner, 1998]. Принципиальная схема строения и взаимного расположения этих органов сходна у телодонтов, гетеростраков и низших челюстноротых (акул) (рис. 33). Парность носовых мешков, их удаленность от головного мозга и, вместе с тем, отсутствие дорсального назогипофизного отверстия (что естественно вытекает из реализации двух первых признаков) означает, что онтогенез у телодонтов (так же как у гетеростраков) в основных чертах соответствовал типу онтогенеза у низших гнатостом [Новицкая, 1983; Novitskaya, Turner, 1998].

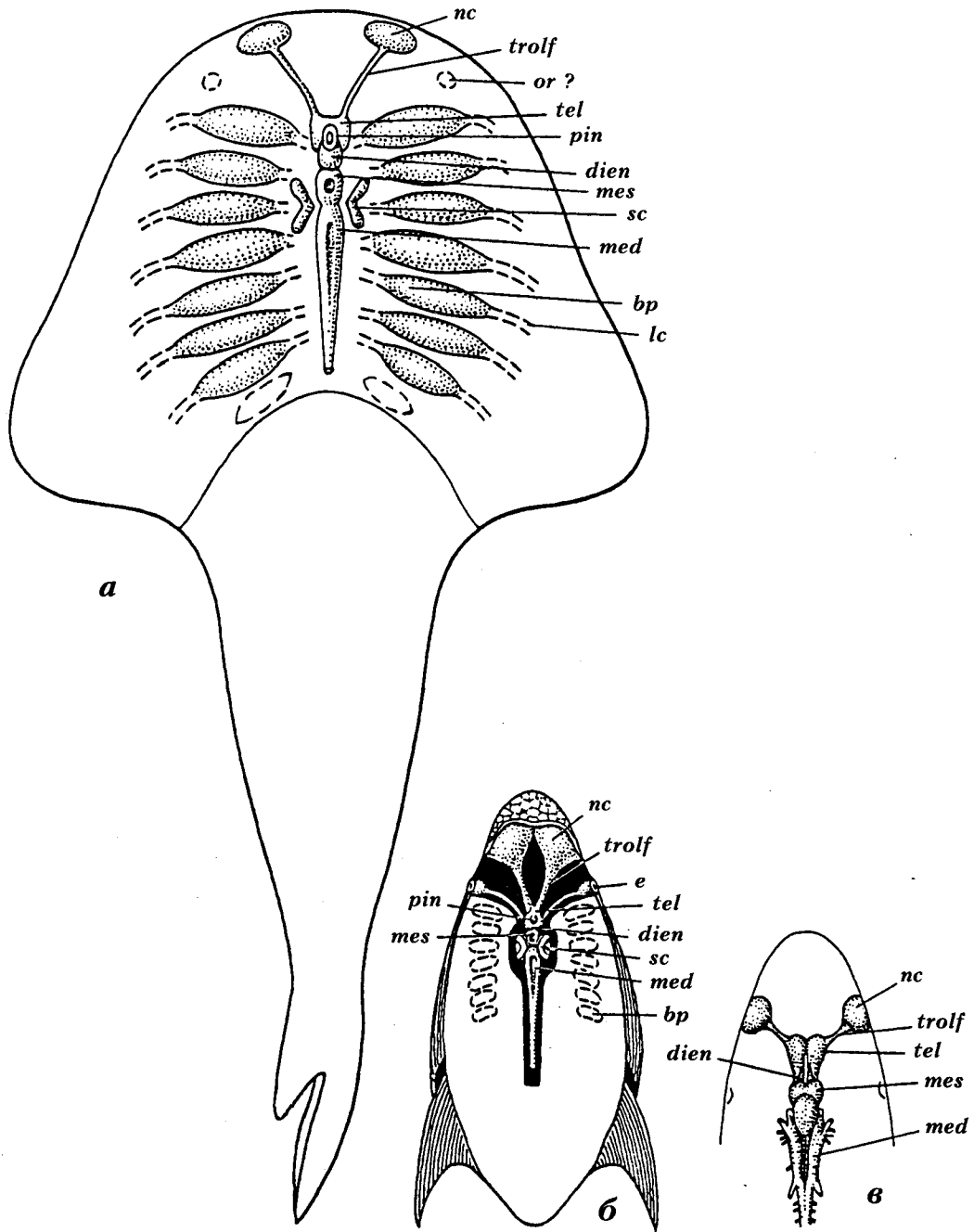


Рис. 33. Схематические реконструкции внутреннего строения телодонтов (а), гетеростраков (б) и акул (в): а – телодонт *Turinia pagei* (Powrie), по слепку голотипа (RSM 1891.92.133; Museum of Scotland, Ediburgh); б – птераспидный гетерострак типа *Podolaspis* (по [Новицкая, 1983]); в – акула *Squalus acantias* (по [Marinelli, Strenger, 1959], упрощено) (по [Novitskaya, Turner, 1998], сокращен)

bp – жаберные мешки; dien – diencephalon; e – глаз; lc – выводные каналы жаберных мешков; med – medulla (myelencephalon); mes – mesencephalon; nc – носовые капсулы (мешки); or? – орбиты; pin – пинеальное пятно; sc – полукружные каналы; tel – telencephalon; trolf – ольфакторные тракты (стебельки)

Исследования эмбриогенезов [Holmgren, 1940; Devillers, 1958; Gorbman, Tamarin, 1986; Vjerring, 1989] показывают, что на современном этапе истории позвоночных осуществляются два принципиально различных типа онтогенеза, формирующих структурный план головы такой, как у гнатостом ("гнатостомный") или как у циклостом ("цикло-

стомный") (см. раздел "Онтогенез"). В назогипофизной области миног и миксин ("циклостом") есть весьма значительные различия, но вместе с тем развитие аденогипофиза отличает их от всех других позвоночных [Sholdice, McMillan, 1985; Gorbman, Tamarin, 1986]. Это значит, что онтогенез такого типа как у миног и миксин фундаментально

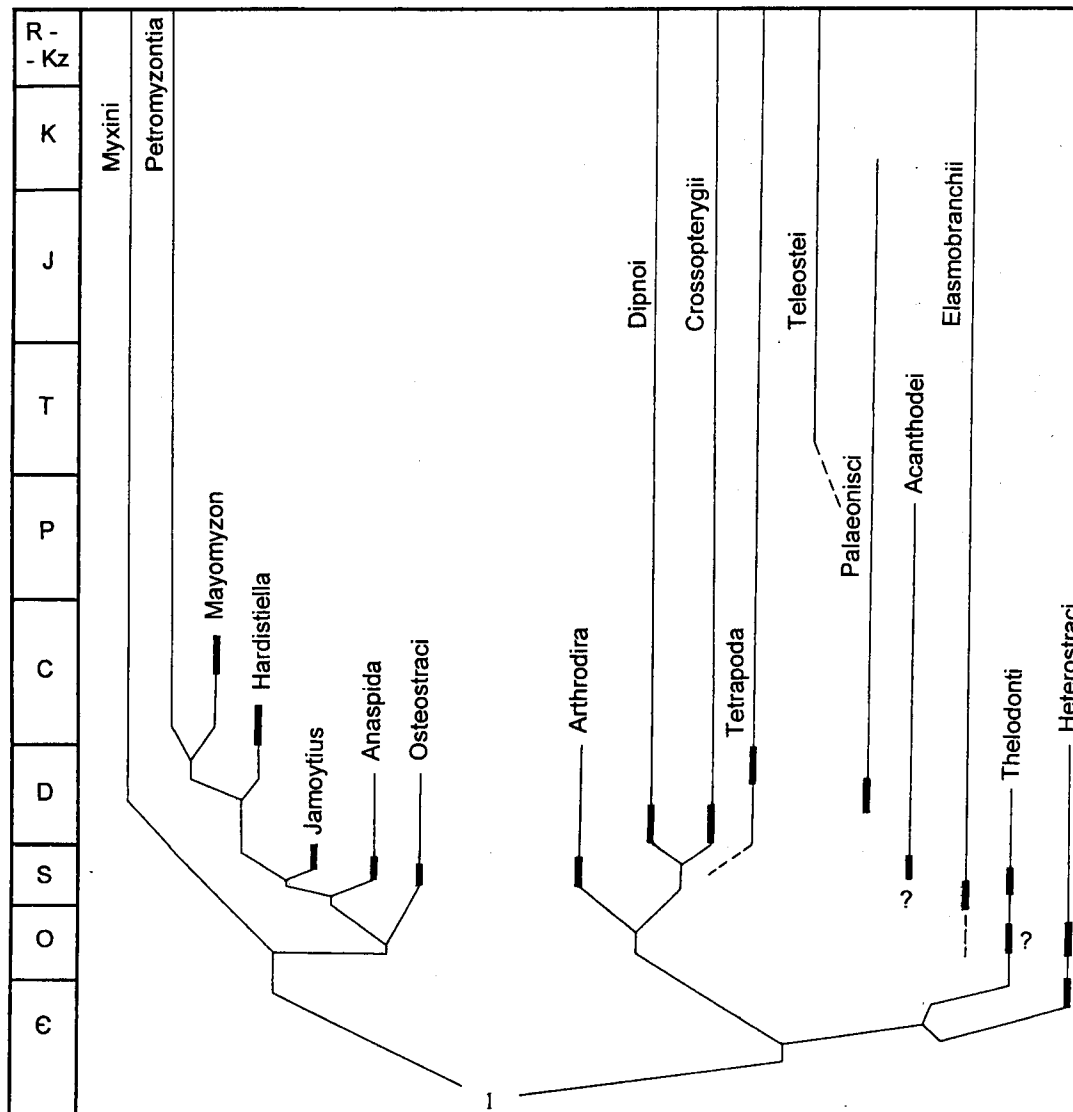


Рис. 34. Схема, иллюстрирующая разделение низших позвоночных по типу онтогенеза на два дивергирующих пучка групп: циклостомный тип онтогенеза (слева) и гнатостомный – (справа)

1 – морфоэволюционный уровень наиболее примитивных агнат. В основу рисунка положена схема филогенетических отношений, опубликованная ранее [Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1989], там же дано ее обоснование

отличается от онтогенеза гнатостом. Поэтому Heterostraci, Thelodonti и Gnathostomata, обладающие признаками, указывающими на сходный (в главных чертах) тип онтогенеза (см. выше), принадлежат к одному и тому же направлению в дивергентном развитии позвоночных, т.е. к направлению, давшему челюстноротых. Ко второму направлению развития относятся Osteostraci, Petromyzontida и близкие к ним группы [Новицкая, 1983; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986, 1989]. В этом же направлении развивались Мухини, обладающие очень древними признаками, в том числе, осмотическим давлением крови и тканей, близким к такому у ланцетника и оболочников [Обручев, 1971]. Эти и другие крайне архаичные черты дают основание видеть в миксинах рано обособившуюся

группу, возможно, сестринскую для всей совокупности цефаласпидоморф [Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1989] (рис. 34).

Другая точка зрения на филогенетическое развитие позвоночных отражена в некоторых кладограммах [Janvier, 1981; Forey, Janvier, 1993], где Heterostraci удалены от Gnathostomata и приближены к Мухиноидеи. Предшествующая этим представлениям гипотеза о прямом родстве гетеростраков и миксин как предков-потомков была разработана Э. Стеншё [Stensiö, 1927, 1932, 1958, 1964, 1968]. Однако идея присутствия у гетеростраков признаков миксин, в том числе палатосубназальной пластинки, отделявшей преназальный синус от ротовой полости и развивавшейся в постгипофизной складке как соответствующая хрящевая пластинка миксин

[Stensiö, 1958, 1964], не подтвердилась на материалах по Heterostraci [Denison, 1961; Tarlo, 1961; White, 1961; Heintz, 1962, 1963; Обручев, 1964; Новицкая, 1983]. Основные положения гипотезы Э. Стеншэ – реконструкция у Heterostraci непарной носовой капсулы и головного мозга такого типа как у миксин, утверждение, что у гетеростраков существовал преназальный синус миксиньего образца, оказались ошибочными: материалы по Amphiaspidiformes, Cyathaspidiformes, Pteraspidoformes [Новицкая, 1968, 1974а, 1983; Novitskaya, 1975, 1981; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1989]. Другие попытки реконструкции у Heterostraci обонятельного аппарата и головного мозга миксиньего типа [Janvier, 1974] не согласуются с фактическими данными о расположении этих органов у гетеростраков [Новицкая, 1983, рис. 61]. Среди признаков, на основе которых Heterostraci иногда сближались с Muxini, довольно часто упоминалось присутствие у тех и других одной пары выводных жаберных отверстий, но этот признак может служить показателем родства в еще меньшей мере, чем уже рассмотренные (подробнее: [Новицкая, 1983]). Об этом свидетельствуют также новые материалы по гетеростракам [Forey, Janvier, 1993]. Заслуживающим особого внимания аргументом против филогенетического сближения гетеростраков и миксин являются отмеченные выше принципиальные различия в их онтогенезах. Достаточно очевидно, что в эволюции позвоночных Heterostraci и Muxini принадлежат к фундаментально расходящимся, дивергирующим, направлениям (рис. 34).

Своеобразное представление об участии гетеростраков в филогенезе позвоночных отражено в одной из недавних кладограмм [Donoghue, Forey, Aldridge, 2000, fig. 17]. Но этот вариант едва ли можно считать аргументированным [Новицкая, 2002].

Внутри Heterostraci филогенетические связи на уровне отрядов дискуссионны [Tarlo, 1960, 1962а, b; Обручев, 1964, 1968; Obruchev, 1967; Stensiö, 1964; Dineley, 1964; Halstead, 1973а, b; Новицкая, 1977, 1983 и др.]. Наиболее разработаны схемы родственных отношений сравнительно хорошо изученных отрядов: Pteraspidoformes, Cyathaspidiformes, Amphiaspidiformes. Происхождение Pteraspidoformes интерпретируется различно, хотя сходство между ними и Cyathaspidiformes признается почти всеми исследователями. Допускается возможность ответвления птераспид непосредственно от циатаспид [Denison, 1964] или от траквэраспид [Dineley, Loeffler, 1976]. Сравнение древних циатаспид, таких как *Archegonaspis*, и относительно малоспециализированных птераспид (*Protopteraspis*) позволяет наметить схему дифференциации панциря в эволюции от циатаспид к птераспидам [Новицкая, 1983, рис. 52]. Достаточно четко прослеживается переход в развитии сейсмочувствительной системы от циатаспидного типа к птераспидному (здесь, рис. 21). Cyathaspidiformes признаются анцестральной группой для Amphiaspidiformes [Обручев, 1964; Новицкая, 1967, 1983; Novitskaya,

1971; Broad, 1973; Halstead, 1973а]. Мнение о родстве Amphiaspidiformes с Cardipeltiformes [Tarlo, 1962а] было затем пересмотрено автором этой гипотезы [Halstead [Tarlo], 1973а]. В некоторых филогенетических выводах Cyathaspidiformes оцениваются как возможная предковая группа для Corvaspidiformes (подробнее, [Dineley, Loeffler, 1976]: сем. Corvaspididae). Cyathaspidiformes и Traquairaspidiformes сближаются как потомки общего предка, обладавшего панцирем из цикломориальных тессер [Dineley, Loeffler, 1976]: циатаспиды и траквэраспиды рассматриваются в ранге семейств. Psammosteiformes также иногда оцениваются как потомки гетеростраков, экзоскелет которых состоял из тессер (*Tesseraspis* и др.) [Tarlo, 1962а, b]. Вместе с тем установлено, что ювенильные экземпляры *Drepanaspis*, представляющего древних псаммостеид, имеют узкие зоны тессер или лишены их и сходны с птераспидами [Gross, 1963]. На возможность происхождения *Drepanaspis* от птераспидообразных предков указывал Э. Стеншэ [Stensiö, 1927]. В более поздних работах Pteraspidoformes и Psammosteiformes интерпретируются как сестринские группы, происходящие от общего предка [Blicek, 1984]. Филогенетические связи гетеростраков внутри отрядов анализируются во многих статьях и монографиях: [Tarlo, 1964 – Psammosteiformes; Denison, 1964 – Cyathaspidiformes; Novitskaya, 1971 – Amphiaspidiformes; Новицкая, 1972, Novitskaya, 1973 – Poraspididae; Dineley, Loeffler, 1976 – Corvaspididae, Cyathaspididae, Pteraspidoformes; Новицкая, 1983 – Cyathaspidiformes, Amphiaspidiformes, Pteraspidoformes; Blicek, 1984 – Pteraspidoformes; и др.].

Принципы систематики

Таксономический ранг Heterostraci оценивается от класса [Берг, 1940, 1955; Новицкая, 1983] до отряда [Zittel, 1932; Bystrow, 1959; Denison, 1964; Dineley, Loeffler, 1976] или надотряда в классе Pteraspidoformi [Stensiö, 1964]. Нередко гетеростраки рассматриваются как подкласс класса Diplorhina [Обручев, 1964; Tarlo, 1964, 1965; Halstead, 1973а; Талимаа, 1978 и др.]. В некоторых сводках по систематике ранг гетеростраков не указывается [Blicek, 1982, 1984]. Достаточно очевидно, что оценка Heterostraci в ранге отряда не соответствует их морфологическому разнообразию. Последнее резко выходит за пределы вариаций диагностических признаков отрядного уровня в других группах бесчелюстных и рыб. Наиболее адекватно выделение Heterostraci в ранге класса (пояснения даны в: [Новицкая, 1983]). Однако на практике это сопряжено с пересмотром таксономической структуры всей системы агнат, т.е. с приведением в соответствие рангов других крупных групп и с переоценкой рангов подчиненных таксонов. Это – задача будущих специальных исследований.

Системы гетеростраков построены на морфологии экзоскелета. В настоящее время внутреннее

строение этих бесчелюстных реконструировано в его принципиальных чертах. Эти реконструкции важны для понимания места *Heterostraci* в системе позвоночных, но недостаточны для широкого применения имеющихся сведений в качестве признаков, эффективных для целей классификации внутри гетеростраков.

Выделение отрядов основывается, прежде всего, на дифференцированности панциря на пластинки. Учитывается положение орбит, ротового и бронхиальных отверстий. В число основных критериев входят: строение сейсмодатчика системы, тип скульптуры и микроструктуры. Использование перечисленных признаков в диагнозах отрядов является практически общепризнанным [Tarlo, 1962a; Обручев, 1964; Stensiö, 1964; Halstead, 1973a; Novitskaya, 1971; Новицкая, 1983, 1986; Blicek, 1982, 1984; и др.]. Этим обусловлено сходство морфологических характеристик отрядов во многих системах, во всяком случае, это относится к хорошо изученным отрядам.

В диагнозах семейств признаки, характеризующие отряд в целом, сужаются, ограничиваясь признаками данной морфологической группе, входящей в состав отряда. Например, если в характеристике отряда *Syathaspidiformes* указываются пластинки, образующие панцирь, то в диагнозах семейств ведущая роль отводится дорсальному (ростродорсальному) щиту. Уточняется – сливается он или не сливается с соседними пластинками панциря (суборбитальными, бронхиальными), подразделяется или не подразделяется на эпитегумы. В диагнозах семейств конкретизируются также другие морфологические характеристики отряда. Вводятся дополнительные признаки, если это необходимо. Попытка использования в диагнозах семейств сведений об элементах внутреннего строения – числе вагальных жаберных дуг [Обручев, 1964] (*Pogaspidae* – 12–13, *Anglaspidae* – 6–10) оказалась неудачной, поскольку у *Syathaspidiformes*, к которым относятся названные семейства, число жаберных мешков, судя по известным материалам, было постоянным и, следовательно, вагальным нервом могло иннервироваться только постоянное число жаберных дуг (см. разделы "Краниальные нервы", "Висцеральная система").

Диагноз рода в оптимальном варианте должен слагаться из признаков, дающих представление о панцире в целом. Сюда включаются его форма, размеры от минимальных до максимальных, пропорции, данные о форме его краев, скульптуре и сейсмодатчика системы. Разграничение видов обычно основывается на тех же признаках, но с более узкими пределами вариаций. В диагнозах видов конкретизируется характеристика скульптуры – длина дентиновых гребешков, их ширина (количество на 1 мм), расположение. Признаки, связанные со скульптурой, имеют особое значение, поскольку, как правило, на них основывается определение систематической принадлежности мелкофрагментарного материала. Правильность таких определе-

ний имеет существенное значение не только для развития представлений о системе агнат, но важна также для стратиграфических выводов.

Принципы систематики, рассмотренные в этом разделе на циатаспидах, применяются и в других отрядах гетеростраков. Вместе с тем, следует подчеркнуть, что совокупность применяющихся признаков не является стабильной. Большое разнообразие в строении панциря гетеростраков, открытие новых форм и расширение информации о ранее известных находит отражение в меняющемся наборе морфологических характеристик. Например, в строении системы *Pteraspidoformes* большое значение приобрели данные о пинеальной и орбитальных пластинках [Новицкая, 1975, 1986; Blicek, 1984]. Естественно, что эти показатели не используются в отрядах, не имеющих соответствующей дифференциации панциря (*Syathaspidiformes*, *Amphiaspidiformes* и др.). Признаки, характеризующие специализации гетеростраков, имеющих ротовую трубку или преспиракулярные жаберные отверстия, оказываются важными в диагнозах таксонов, относящихся к *Amphiaspidiformes*. Введение новых систематических критериев, а также пересмотр таксономического значения некоторых используемых признаков делают систему гетеростраков в какой-то мере подвижной, что отражает естественный процесс изучения любой, тем более ископаемой, группы.

Проблемы, решение которых связано с изучением *Heterostraci*

Происхождение челюстноротых (Gnathostomata). Решение этой проблемы во многом зависит от полноты информации о внутреннем строении ископаемых групп бесчелюстных (*Agnatha*), от корректности интерпретации отпечатков их внутренних органов и, что очень важно, от оценки филогенетической значимости сходных признаков в сопоставляемых группах бесчелюстных и архаичных челюстноротых [Новицкая, 2002]. Среди последних для этой цели более всего подходят акуловые (*Elasmobranchii*) (подробнее: [Новицкая, 1983]). Подчеркнем, что для сравнения не должны использоваться *Gnathostomata* в целом [Новицкая, 1983]. В реконструкциях родственных связей бесчелюстных и челюстноротых особенно важна оценка сходства типа онтогенеза, формирующего структурный план головы в сравниваемых группах.

Гетеростраки и телодонты обладали филогенетически важными признаками сходства с низшими челюстноротыми (акуловыми): парными носовыми мешками, одним и тем же типом онтогенеза, присутствием дентина и первично бесклеточной костной ткани в экзоскелете, общими чертами организации сейсмодатчика системы (раздел "Филогенетические связи"). В выборе группы, более близкой к *Elasmobranchii*, некоторое преимущество получают телодонты, имевшие, в отличие от гетеро-

страков, экзоскелет в виде изолированных чешуй, а также парные и непарные плавники. Наличие этих дополнительных признаков у телодонтов упрощает схему перехода от морфоэволюционного состояния агнат к состоянию гнатостом. В целом, указанные признаки сходства с Gnathostomata дают основание для следующих филогенетических реконструкций. Происхождение Gnathostomata (акуловых, Elasmobranchii) или связано с линией, давшей гетеростраков и телодонтов, или Gnathostomata связаны с Thelodonti как с сестринской группой [Novitskaya, 1981; Новицкая, 1983; Turner, 1985, 1991; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986, 1989; Novitskaya, Turner, 1998]. Во всяком случае, тип онтогенеза в группе агнат, филогенетически наиболее близкой к челюстноротым, должен был быть таким же, как у челюстноротых: ольфакторный орган развивался без всякой связи с гипофизным мешком (см. раздел "Онтогенез").

В предыдущих разделах подчеркивалось, что морфогенезы, формирующие структурный план головы у Cyclostomata (миноги, миксины) и Gnathostomata, фундаментально различны (разделы "Онтогенез", "Филогенетические связи"). По этой причине сближение челюстноротых в качестве сестринской группы с Osteostraci [Janvier, 1981; Forey, Janvier, 1993, fig. 4], онтогенез которых реализуется по схеме, близкой к схеме онтогенеза у миног, или сближение челюстноротых непосредственно с миногами [Forey, 1984] несовместимо с естественной дивергенцией позвоночных на ветви Gnathostomata и Cyclostomata (см. также разделы "Онтогенез", "Филогенетические связи"). Искусственность сближения Gnathostomata с Osteostraci или с миногами (Petromyzontida) очевидна, поскольку среди Agnatha есть группы, обладавшие онтогенезом того же типа, что и Gnathostomata (рис. 32).

Дивергенция позвоночных. Прямая связь между исследованиями морфологии Heterostraci и изучением проблемы дивергентного развития позвоночных отчасти показана в предыдущем пункте и в разделе "Филогенетические связи". Сравнение палеозойских агнат (Heterostraci, Osteostraci) с современными акулами и миногами дает ясные свидетельства того, что типы онтогенеза консервативны в своих главных чертах. Эта консервативность с очевидностью проявляется в том, что оба типа онтогенеза – гнатостомный (Agnatha: Heterostraci, Thelodonti; Gnathostomata) и циклостомный (Agnatha: Osteostraci, возможно, часть других групп агнат; Cyclostomata: Petromyzontida, Muxini) реализовались, судя по дефинитивной морфологии агнат, в течение всей документированной в этом отношении эволюции позвоночных, т.е. на протяжении приблизительно 400 миллионов лет. Метод определения типа онтогенеза ископаемых бесчелюстных по их дефинитивной морфологии [Новицкая, 1983; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1989] открывает пути для изучения групп, не исследованных с такой точки зрения. Методы реконструкции краниальных нервов (метод реперных структур) и типа онтогенеза в группах агнат, не имевших окостенений в эн-

доскелете, разработаны на материалах по гетеростракам [Новицкая, 1974a; Novitskaya, 1975, 1981, 1993; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1989].

В последние годы высказывается мнение о том, что строение назогипофизной области у ископаемых форм было разнообразнее и сложнее, чем у современных животных [Forey, Janvier, 1993]. Имеются в виду, в основном, девонские галеаспиды (Agnatha: Galeaspid). Эта группа обладала парными носовыми мешками гнатостомного типа, но открывавшимися в медианную дорсальную полость. Предполагается, что медианная полость соединялась непарным ходом с глоткой [Forey, Janvier, 1993]. Последнее едва ли можно считать доказанным. Но если даже признать возможность существования у галеаспид назофарингеального хода, то его присутствие может свидетельствовать не столько о вариациях в строении назогипофизной области, сколько о вариациях в строении ольфакторной (обонятельной) области. Как известно, назофарингеальный ход имеется у современных миксин, обладающих весьма архаичными признаками. Его присутствие в этой группе позвоночных и, возможно, у галеаспид позволяет предположить, что назофарингеальный ход мог быть древней структурой, получившей то или иное развитие в некоторых группах позвоночных. Эта структура могла появиться параллельно у миксин и галеаспид.

Проблемы, связанные с переходом от морфоэволюционного состояния Agnatha к состоянию Gnathostomata

Висцеральная система. Исследование морфологических преобразований, определяющих формирование челюстноротых на базе состояния бесчелюстных, включает проблему перехода от висцеральной системы "энтобранхиального" типа (Agnatha и Cyclostomata) к системе эктобранхиального типа, свойственной Gnathostomata. Различия в происхождении жаберных лепестков из энтодермы у "энтобранхиат" и из эктодермы у эктобранхиат оцениваются иногда как непреодолимое препятствие для признания челюстноротых потомками бесчелюстных [Jarvik, 1960]. Столь же необъяснимым считалось изменение в положении жаберных мешков, помещавшихся внутрь от жаберных дуг у агнат и снаружи от жаберных дуг – у гнатостом (акул). Сравнительный анализ морфологии висцеральной системы у гетеростраков и данных по развитию жаберных мешков у эмбрионов современных акул и миксин, а также сравнение данных по висцеральному скелету дефинитивных акул и гетеростраков позволяет реконструировать пути такого перехода [Novitskaya, 1981; Новицкая 1998] (см. также гл. "Морфология", раздел "Висцеральный аппарат").

Адаптации к движению. В эволюции позвоночных Heterostraci, как и ранние Osteostraci, представляют "доплавниковый" уровень организации: имелся только движитель – хвостовой плавник. Роль парных и непарных плавников в какой-то мере выполняли гребни и выступающие пластинки панциря (см. раздел "Краткая общая характеристика").

Исследование адаптаций к плаванию у гетеростраков до сих пор проводилось на Pteraspidoformes, Amphiaspidoformes, Cyathaspidoformes [Kermack, 1943; Obrucsev, 1959; Denison, 1971; Алеев, 1963; Алеев, Новицкая, 1983]. В последние годы появились новые материалы, расширяющие представление о движении гетеростраков (находки Irregularaspidae с вилкообразным хвостовым плавником [Pellerin, Wilson, 1995], а также ранее не известные данные о строении хвостового плавника у *Anglaspis heintzi*: [Новицкая, 2000]). Продолжение изучения этих групп и привлечение новых, сравнение с другими агнатами и рыбами перспективно для расширения информации о разнообразии адаптивных решений в совершенствовании движения на ранних стадиях эволюции позвоночных. Значительная часть этих адаптаций была представлена аутопоморфиями.

Древнейшие скелетообразующие ткани. Изучение Heterostraci дает материал для исследования древнейших состояний в эволюции дентина и аспидина – тканей, формирующих экзоскелет у значительной части палеозойских бесчелюстных. Ортодентин в скульптурных элементах экзоскелета гетеростраков практически не отличается от дентина,

образующего зубы у человека [Halstead, 1974, fig. 11.1]. Это указывает на чрезвычайную консервативность по крайней мере некоторых древних гистогенезов. Вместе с тем, на морфоэволюционном уровне гетеростраков, по-видимому, впервые в истории позвоночных начали формироваться последовательные генерации дентиновых бугорков. В онтогенезе они поглощались аспидиновой частью панциря, увеличивая его толщину (см. раздел "Рост и регенерация пластинок панциря" в гл. "Морфология"). Экзоскелет гетеростраков, как древнейших позвоночных, может служить исходным материалом для изучения эволюции сходных тенденций в других группах позвоночных. Например, у древних гнатостом к процессам сходного направления можно отнести смену зубов в ротовой полости или утолщение пластинок кожного скелета.

В целом, говоря о проблемах эволюционной биологии, решение которых связано с изучением Heterostraci, следует подчеркнуть, что гетеростраки, более чем какая-либо другая группа агнат, дают представление о базовом морфоэволюционном уровне, обеспечившем становление и развитие челюстноротых позвоночных.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Подкласс Heterostraci

Диагноз. Бесчелюстные размером от 5 см до 1,3 м. Головотуловищный отдел обычно уплощен дорсовентрально, иногда имеет веретеновидную форму. Голова и туловище покрыты пластинками экзоскелета, состоящими, как правило, из дентина и аспидина. Их число варьирует. Пластинки образуют панцирь, в котором наиболее крупными обычно являются дорсальная, вентральная и бронхиальные. Дорсальная часть панциря может представлять собой единый дорсальный щит, соответствующий роstralной и дорсальной пластинкам. Пластинки панциря могут сливаться в единую капсулу. Крупные пластинки иногда разделены тессерами. Преспиракулярные отверстия (praespiracula) могут присутствовать. Жаберные мешки открываются наружу индивидуальными жаберными отверстиями или открываются в общие выводные каналы, заканчивающиеся парой наружных выводных отверстий. Сейсмочувствительная система хорошо развита, представлена каналами или бороздами, иногда теми и другими одновременно. Хвостовой отдел покрыт чешуями – однотипными или отчетливо дифференцированными. Хвостовой плавник гипоцеркный или усеченный, или вилкообразный. Других плавников нет.

Состав. Cyathaspidoformes, Amphiaspidoformes, Pteraspidoformes, Psammosteiformes, Cardipeltiformes, Arandaspidoformes. Кроме того, в различных системах выделяются: Astraspidoformes, Eriptychiiformes, Tesseraspidoformes, Corvaspidoformes, ? Traquairaspidoformes.

Распространение. Европа, Азия, Северная и Южная Америка, Австралия; верхний кембрий – верхний девон.

Отряд Cyathaspidoformes

Диагноз. Панцирь состоит из дорсального щита (ростро-дорсальной пластинки), вентральной, бронхиальных, суборбитальных и латеральных пластинок. Кроме того, имеется серия оральных и иногда посторальных пластинок. В редких случаях дорсальная пластинка слита с бронхиальными (*Stenaspis*, *Allocryptaspis*). У некоторых циатаспид между бронхиальными и вентральной пластинками есть суббронхиальные чешуи. Передний конец панциря (дорсальный край) закругленный, задний – может иметь срединный выступ, боковые края гладкие или с зубцами. Дорсального и вентрального гребней, как правило, нет. Чешуи хвостового отдела дифференцированы (коньковые, латеральные). Орбиты у переднего конца головы по бокам панциря (исключение – *Listraspis*, имеющий их на дорсальной стороне головы). Верхняя граница орбит образована дорсальной, нижняя – суборбитальными пластинками. Спереди орбиты обычно ограничены преорбитальными отростками дорсальной пластинки. Рот вентральный. Преспиракулярные отверстия неизвестны (отсутствуют). Бронхиальные отверстия

на боках панциря, между дорсальной и бранхиальными пластинками, в редких случаях они ограничены дорсальной и вентральной пластинками (*Ctenaspis*). Позади бранхиальных отверстий дорсальная пластинка в типичных случаях образует более или менее длинные постбранхиальные лопасти. Сенсорная система боковой линии представлена каналами, которые могут сочетаться с бороздами (*Anglaspis*, *Liliaspis*, *Paraliliaspis*). Обычно имеются супраорбитальные, инфраорбитальные каналы и две пары продольных (медиальная и латеральная), образующих с поперечными комиссурами прямоугольный рисунок. На вентральной пластинке медиальная продольная пара может отсутствовать. Имеются посторбитальные каналы. Типичная схема может осложняться добавочными веточками и анастомозами. Иногда сенсорные каналы образуют густую беспорядочную сеть (*Irregulareaspidae*). Орнамент состоит преимущественно из дентиновых гребешков, реже – из бугорков (*Ctenaspis*); иногда присутствуют тессеры (*Tolypelepididae*). Гребешки обычно не зазубрены. Дорсальная пластинка иногда подразделяется на эпитегумы. Панцирь обычно состоит из дентина и аспидина, редко – только из аспидина (*Ctenaspis*). В дентиновых гребешках, как правило, один продольный пульпарный канал, реже – цепочка пульпарных полостей. Средний слой вмещает крупные призматические камеры, разделенные тонкими аспидиновыми перегородками. Губчатая ткань присутствует только в ростральном области. Базальный слой тонкий.

Состав. *Cyathaspididae* Kiaer, 1932; *Tolypelepididae* Kiaer, 1932; *Irregulareaspidae* Denison, 1964; *Poraspididae* Kiaer, 1932; *Anglaspidae* Kiaer, 1932; *Stenaspididae* Kiaer, 1930.

Распространение. Север Западной Европы, России и Америки; верхний силур – нижний девон.

Замечание. В описаниях циатаспид родового и видового таксономического ранга используется система измерений, включающая следующие индексы: ML – максимальная длина дорсального щита; W – его максимальная ширина; OW – орбитальная ширина (на уровне орбит); OL – орбитальная длина (от середины переднего края щита до уровня орбит); PL – пинеальная длина (от середины переднего края до середины пинеального пятна); PBL – постбранхиальная длина (от заднего края бранхиальной вырезки до заднего края щита). Пропорции панциря (отношение указанных измерений к ML) широко применяются в современных классификациях [Denison, 1964; Loeffler, Dineley, 1976; Blicek, Heintz, 1983; и др.]. Однако, они отражают действительные соотношения лишь тогда, когда точно известна длина панциря, т.е. сохранились его передний и задний края. В наших описаниях пропорции указываются только в этих случаях.

Семейство *Cyathaspididae* Kiaer, 1932

Типовой род – *Cyathaspis* Lankester, 1864.

Диагноз. Ростро-дорсальная пластинка (щит) может сливаться с суборбитальными (*Listraspis*). Панцирь удлинённый, иногда широкий. Дорсальный щит поверхностно подразделен на эпитегумы. Постростральное поле обычно выражено. Чешуеобразные участки (тессеры) покрывают отдельные части панциря (*Ptomaspis*) или отсутствуют. Преобладают синхромориальные тессеры. Продольные и поперечные сенсорные каналы боковой линии образуют обычный для циатаспид прямоугольный рисунок.

Состав. *Cyathaspis* Lankester, 1864; *Archegonaspis* Jaekel, 1927; *Seretaspis* Stensiö, 1958; *Vernonaspis* Flower et Wayland-Smith, 1952; *Ptomaspis* Denison, 1963; *Pionaspis* Denison, 1964; *Listraspis* Denison, 1964; *Steinaspis* Obruchev, 1964.

Замечание. *Steinaspis* известен недостаточно для того, чтобы уточнить его систематическое положение. Его включение в семейство *Cyathaspididae* [Обручев, 1964; Denison, 1964; Halstead, 1973a; Новицкая, 1986] расценивается нами как предположительное.

Род *Archegonaspis* Jaekel, 1927

Scaphaspis: Lankester, 1868, p. 25 (pars).

Cyathaspis: Kunth, 1872, p. 1–8 (pars); Woodward, 1891, p. 173; Kiaer, Heintz, 1935, p. 36–37.

Palaeaspis: Jaekel, 1911, p. 32–33.

Archegonaspis: Jaekel, 1927a, p. 282; 1927b, p. 854; Kiaer, 1932, p. 22–23; Heintz, 1933, p. 125–130; Flower, Wayland-Smith, 1952, p. 365–366; Denison, 1953, p. 292–293; Stensiö, 1958, p. 307–314; Denison, 1963, p. 108, 113, 140; 1964, p. 362–363; Обручев, 1964, с. 57; Stensiö, 1964, p. 242–252; Новицкая, 1970, с. 107; Halstead, 1973a, p. 325; Loeffler, Jones, 1976, p. 4.

?*Archegonaspis*: Dineley, Loeffler, 1976, p. 70–71.

Aequiarchegonaspis: Stensiö, 1958, p. 307, 308, 310–315; 1964, p. 245–251; Обручев, 1964, с. 57.

Lauaspis: Stensiö, 1958, p. 307–316, 319; 1964, p. 241–252.

Типовой вид – *Cyathaspis integer* Kunth, 1872.

Диагноз. Дорсальный щит эллипсоидный. Длина 3,8–4,4 см. W/ML – 59–64, OL/ML – 15–19, PL/ML – 22–31, PBL/ML – до 27. Передний край закруглен, без срединного выступа. Преорбитальные отростки есть. Постбранхиальные лопасти развиты. Задний край панциря почти поперечный, спрямлен или закруглен. Эпитегумы хорошо выражены, границы между ними углублены. Постростральное поле отчетливое. На центральном эпитегуме может присутствовать примордиальная зона. Орнамент в виде более или менее длинных дентиновых гребешков (четыре-шесть на 1 мм). Гребешки расположены поперечно на ростральном эпитегуме, продольно на латеральных и эллипсоидно на центральном. Поры сенсорных каналов мелкие. Пинеальное пятно в виде тессеры.

Видовой состав. *A. integra* (Kunth, 1872); *A. lindstromi* Kiaer, 1932; *A. schmidtii* (Geinitz, 1884); *A.*

bimaris Novitskaya, 1970; ?*A. ludensis* (Salter, 1859); ?*Archegonaspis* sp. (White, 1958).

Распространение. Западная Европа (Германия, Польша, Швеция) и Европейская Россия (остров Вайгач); лудлов, верхний силур. Канада; верхний силур или нижний девон [Dineley, Loeffler, 1976].

Замечания. 1) Принадлежность *A. ludensis* (Salter, 1859) и *Archegonaspis* sp. (White, 1958) из верхнего силура Англии к роду *Archegonaspis* не доказана.

2) С Северо-Западных территорий Канады из отложений, возраст которых определяется в указанном интервале, описан *Archegonaspis* cf. *A. schmidti* и четыре разновидности ?*Archegonaspis* sp. indet. [Loeffler, Jones, 1976; Dineley, Loeffler, 1976].

Archegonaspis bimaris Novitskaya, 1970

Рис. 12а. Табл. I, фиг. 1, 2

Archegonaspis bimaris: Новицкая, 1970, с. 109–113, табл. IX, рис. 3, 4; 1986, с. 13, табл. I, фиг. 1; табл. II, фиг. 1.

Голотип – ПИН, № 3048/1, дорсальный щит, разрушен в правой постеролатеральной части; побережье пролива Карские Ворота, в 1,2 км северо-западнее полярной станции “Вайгач” и примерно в 3,5 км западнее мыса Костяного, о. Вайгач, Ненецкий национальный округ, Архангельская область, Россия; лудлов, верхний силур.

Материал. Голотип.

Диагноз. Дорсальный щит удлинено-овальный, слабо выпуклый. Длина около 4,4 см; W/ML – 59, OW/ML – 43, OL/ML – 16, PBL/ML – 27, PL/ML – 27. Передний край широко закруглен, задний – почти прямой, боковые – полого закруглены. Орбитальные вырезки отчетливо заметны на боковом контуре панциря. Преорбитальные отростки хорошо развиты. Постбранхиальные лопасти слабо отгибаются вниз. Орнамент в виде уплощенных или выпуклых гребешков (4–6 на 1 мм). Границы между ростральным, центральным и латеральными эпитегумами имеют вид глубоких борозд. Постростральное поле покрыто косо-поперечными гребешками, меняющими направление. На центральном эпитегуме есть четко ограниченная выпуклая площадка (примордиальная зона). На границе с ней гребешки центрального эпитегума изгибаются, следуя ее очертаниям. Поры сенсорных каналов боковой линии мелкие, местами сдвоенные.

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Род *Seretaspis* Stensiö, 1958

Seretaspis: Stensiö, 1958, p. 314, 315, 316, 318, 366, 371, 384, 386, 387, 391, 393; 1964, p. 250–252, 323, 326–328, 367; Denison, 1964, p. 366; Обручев, 1964, с. 59; Halstead, 1973a, p. 325; Новицкая, 1986, с. 13–14.

Типовой вид – *Seretaspis zychi* Stensiö, 1958.

Диагноз. Дорсальный щит эллипсоидный, широкий. Передний конец широкий, полого закруглен (форма заднего края не ясна). Эпитегумы и постростральное поле хорошо различимы. Дентиновые гребешки тонкие, длинные, расположены поперечно и веерообразно на ростральном эпитегуме, продольно – на латеральных. Поры сенсорных каналов крупные.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Подолия, Украина; лохков, нижний девон.

Seretaspis zychi Stensiö, 1958

Seretaspis zychi: Stensiö, 1958, p. 366, fig. 204; 1964, p. 323, fig. 109; Denison, 1964, p. 366–367; Новицкая, 1986, с. 14.

Голотип – NHRM, n° C1618, “ростродорсальный щит, сохранившийся, в основном, в состоянии отпечатка его внутренней (нижней) поверхности” (Stensiö, 1964, p. 323, fig. 109), Подолия, Украина; лохков, нижний девон (по Stensiö – даунтон; по [Обручев, 1973] – диттон). Более подробные сведения о местонахождении, из которого происходит голотип, отсутствуют.

Р. Денисон, впервые опубликовавший диагноз *Seretaspis zychi*, дает о голотипе следующие сведения: Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm, C1608a, b. При этом он ссылается на тот же экземпляр, который указан у Э. Стеншё под n° C1618 [Stensiö, 1958, fig. 204].

Материал. В коллекции Палеонтологического института отсутствует. В описании использовано изображение голотипа [Stensiö, 1958, fig. 204].

Диагноз. Длина панциря около 3 см. Максимальная ширина приходится на заднюю треть его длины и составляет около 1,9 см. Передний дорсальный край широкий, задний неизвестен. Дентиновые гребешки (8–9 на 1 мм) параллельны переднему краю панциря, на постростральном поле образуют завитки. Поры сенсорных каналов окружены дентиновыми гребешками.

Распространение. Подолия, Украина; чортковский горизонт, лохков (диттон по [Обручев, 1973]), нижний девон.

Род *Steinaspis* Obruchev, 1964

Cyathaspis: Обручев, 1958, с. 43 (nom. nud.); Denison, 1964, p. 361.

Steinaspis: Обручев, 1964, с. 58; Halstead, 1973a, p. 325; Новицкая, 1986, с. 14.

Типовой вид – *Steinaspis miroshnikovi* Obruchev, 1964.

Диагноз. Длина вентрального щита около 3,5 см. Задний край вытянут углом. Срединного гребня нет. Скульптура в виде бугорчатых гребешков, в задней части щита разноразмерных. В центральной области пластинки гребешки расположены эллипсоидно. Вблизи заднего края пластинки имеются следы удлиненных цикломорфальных чешуй. (Другие признаки неизвестны).

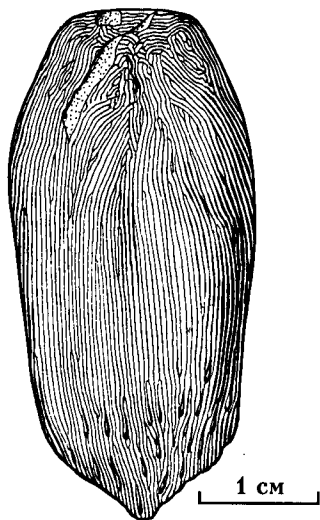


Рис. 35. *Steinaspis miroshnikovi* Obruchev, 1964. Голотип – ПИН, № 2827/1. Местонахождение р-н Норильска (керновый материал), Красноярский край, Россия; лохков, нижний девон. Вентральная пластинка [Новицкая, 1986]

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; лохков, нижний девон.

Steinaspis miroshnikovi Obruchev, 1964

Рис. 35. Табл. I, фиг. 3, 4

Cyathaspis miroshnikovi: Обручев, 1958, с. 43 (nom. nud.).

Cyathaspis(?) miroshnikovi: Denison, 1964, p. 361.

Steinaspis miroshnikovi: Обручев, 1964, с. 58, табл. II, фиг. 2; Новицкая, 1986, с. 15, рис. 1.

Голотип – ПИН, № 2827/1, вентральная пластинка (керновый материал); окрестности Норильска, Норильский район, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; зубовский горизонт Норильско-Туруханской группы разрезов, лохков, нижний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вентральный щит узкий, его ширина почти вдвое меньше длины. Дентиновые гребешки (4–5 на 1 мм) в передней области пластинки короткие и преимущественно поперечные. Местами образуют произвольные изгибы и завитки, на остальной поверхности расположены эллипсовидно. Центральный гребешок чешуй длинный, гораздо более высокий и широкий, чем окаймляющие. Поры сенсорных каналов очень мелкие.

Распространение. Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; лохков, нижний девон.

Семейство Tolypelepididae Kiaer, 1932

Типовой род – *Tolypelepis* Pander, 1856.

Диагноз. Дорсальный щит овальный, иногда широкий, поверхностно подразделяется на эпитегумы. Последние иногда разделены "лентами", образованными короткими гребешками и бугорками (*Asketaspis*). Постростральное поле различимо. На центральном эпитегуме дентиновые гребешки группируются в чешуеобразные участки (тессеры), перекрывающиеся вблизи заднего края панциря. Сенсорные каналы боковой линии образуют обычный для циатаспид рисунок.

Состав. *Tolypelepis* Pander, 1856; *Asketaspis* Dineley et Loeffler, 1976.

Род *Tolypelepis* Pander, 1856

Tolypelepis: Pander, 1856, S. 60–61; Flower, Wayland-Smith, 1952, p. 370; Denison, 1953, p. 293; 1964, p. 351–353; Быстров, 1955, с. 481–486; Stensiö, 1958, p. 297–307; Gross, 1961, S. 145; Коссовой, Обручев, 1962, с. 1149; Обручев, 1964, с. 57; Stensiö, 1964, p. 230–242; Halstead, 1973a, p. 325; Dineley, Loeffler, 1976, p. 53; Loeffler, Jones, 1977, p. 664; Новицкая, 1986, с. 16.

Oniscolepis: Pander, 1856, S. 56–58.

Tolyaspis: Schmidt, 1893, S. 100; Rohon, 1893, p. 79–88; Zych, 1931, p. 83; Kiaer, 1932, p. 25.

Типовой вид – *Tolypelepis undulatus* Pander, 1856.

Диагноз. Панцирь овальный, умеренно удлиненный или широкий, 3,5–4 см длиной. Передний край без срединного выступа. Преорбитальные отростки и постбранхиальные лопасти развиты. Эпитегумы не разделены "лентами". Дентиновые гребешки на центральном эпитегуме расположены в целом эллипсовидно, на ростральном – поперечно, на латеральных – продольно. Тессеры покрывают центральный эпитегум и постростральное поле. Центральный валик тессер выше и шире окружающих. Поры сенсорных каналов хорошо заметны. Пинеальная тессера цикломориального типа.

Видовой состав. *T. undulata* Pander, 1856; *T. lenzi* Dineley et Loeffler, 1976; *T. leopoldensis* Loeffler et Jones, 1977.

Распространение. Эстония и Германия; лудлов, верхний силур. Канада; верхний силур или нижний девон (?). Тиман (Россия) и Англия; нижний девон (верхний даунтон) [Обручев, 1964].

Замечания. Известны сообщения о находках *Tolypelepis* cf. *undulata* в верхнем силуре Германии [Gross, 1961] и *Tolypelepis* sp. в верхнем даунтоне (зона *Traquairaspis pococki*) Англии [White, 1946].

По Д. Дайнли и Э. Лефлёр [Dineley, Loeffler, 1976, p. 56], хотя *Tolypelepis* описан из даунтона, он мог существовать от лландоверского яруса нижнего силура до зоны *Traquairaspis* даунтона.

Tolypelepis undulata Pander, 1856

Рис. 126

Tolypelepis undulatus: Pander, 1856, S. 61, Taf. 6, Fig. 24 a-c.

Oniscolepis magnus: Pander, 1856, S. 56, 58, Taf. 6, Fig. 32a-c.

Tolypaspis undulata: Schmidt, 1893, vol. 1, p. 100; Kiaer, 1932, p. 25, pl. X.

Tolypelepis timanica: Коссовой, Обручев, 1962, с. 1149 (nom. nud.).

Tolypelepis undulata: Обручев, 1964, с. 57, табл. II, фиг. 1; Stensiö, 1964, p. 235–236, fig. 71–72; Denison, 1964, p. 352–353, fig. 107; Märss, 1977a, p. 57–68, fig. 1–12; Новицкая, 1986, с. 16–17, табл. II, фиг. 2, 3.

Голотип – ЦНИГР М, № 257/592, почти полный дорсальный щит; о. Эзель (Сааремаа), Эстония; горизонт охесааре, пржидольский ярус, верхний силур [Kiaer, 1932, Pl. X; Обручев, 1964, табл. II].

Материал. Слепки голотипа и двух дорсальных щитов; колл. ПИН, № 3257, типовое местонахождение. Ядра (5) с фрагментами дорсальной и вентральной пластинок; колл. ПИН, № 1934/11, 14, 15, 16, 17, р. Великая, Северный Тиман, Россия; ептарминская свита, пржидольский ярус, верхний силур [Валюквичюс и др., 1983].

Диагноз. Дорсальный щит овальный, плавно расширяется к середине; длина около 3,5 см, максимальная ширина 2,5 см. Передний и боковые края полого закруглены. Орбитальные вырезки расположены вблизи переднего конца панциря. Преорбитальные отростки развиты. Дорсального гребня нет. Дентиновые гребешки (4–5 на 1 мм) группируются в чешуеобразные цикломориальные участки. Ростральный, центральный и латеральные эпитегумы отчетливые. Постростральное поле нечетко отделено от рострального эпитегума. Тессеры расположены косо-поперечно на постростральном поле и эллипсовидно на центральном эпитегуме; в задней трети пластинки – чешуеобразно перекрываются. Центральный бугорок тессер выше и толще окаймляющих. Между цикломориальными тессерами есть участки продольных гребешков. Вентральная пластинка сильно выпуклая. Передний край округлоспрямоугольный, задний вытянут углом, боковые – почти прямые; в плане пластинка овальная. Орнамент, как на дорсальной пластинке. Сенсорные каналы боковой линии состоят из коротких сегментов, образуют рисунок в виде продольных и поперечных линий [Stensiö, 1958; Märss, 1977a]. Поры открываются на центральных гребешках тессер.

Замечание. Из ептарминской свиты Северного Тимана Д.В. Обручев [Коссовой, Обручев, 1962] в списке фауны упомянул новый вид *Tolypelepis timanica* (nom. nud.). Имеющийся материал (колл. ПИН, № 1934/11, 14, 15, 16, 17) не обнаруживает, как показало его переизучение [Новицкая, 1986], каких-либо отличий от типового вида.

Распространение. О. Эзель (Сааремаа), Эстония; каугатумаский и охесаареский горизонты, пржидол (даунтон, по Обручеву, 1973), верхний силур; Литва; минияская и юраская свиты, пржидол (даунтон, по [Märss, 1977a]); Тиман, Россия; ептарминская свита, пржидол, верхний силур. Кроме того, воз-

можно, Германия; бейрихивейский горизонт верхнего силура (*Tolypelepis* cf. *undulata*) и зона *Traquairaspis pococki*, верхний даунтон Англии (*Tolypelepis* sp.) [Denison, 1964].

Замечание. *Tolypelepis undulata*, род и вид, были выделены Пандером на основе очень небольшого фрагмента “панциря” [Pander, 1856, Taf. 6, Fig. 24a-d, S. 88]. Сведения о месте его находки в монографии Х. Пандера отсутствуют, описание (или диагноз) сводится к характеристике орнамента, представленного на этом небольшом фрагменте, и его микростроения. Этот же вид был затем описан Ф. Шмидтом [Schmidt, 1893] по практически полному дорсальному щиту как *Tolypaspis undulata*. Позднее экземпляр, описанный Шмидтом, был выделен в качестве голотипа вида *Tolypelepis undulata* Pander И. Киэром (Kiaer, 1932, Pl. X: дорсальный щит. Geno-, Holotype. Geol. Mus. Acad. Sc. Leningrad. 257/592). Вместе с тем, некоторые авторы продолжают считать типом *Tolypelepis undulata* фрагмент панциря, изображенный в монографии Х. Пандера [Denison, 1964, p. 352].

Семейство Irregulareaspidae Denison, 1964

Типовой род – *Irregulareaspis* Zych, 1931.

Диагноз. Панцирь удлинённый, широкий или сужается кпереди. Эпитегумы различимы не всегда. Постростральное поле не выражено. Следы чешуй в панцире отсутствуют, но, возможно, есть суббранхиальные чешуи [Dineley, Loeffler, 1976]. Дентиновые гребешки расположены беспорядочно или иногда поперечно на ростральном эпитегуме, эллипсовидно – на центральном, продольно – на латеральных. Сенсорные каналы боковой линии сильно ветвятся, образуя густую сеть.

Состав. *Irregulareaspis* Zych, 1931; *Dikenaspis* Denison, 1963.

Замечание. В монографии В. Зыха [Zych, 1931], впервые выделившего род и вид *Irregulareaspis stensioi* (там же, с. 89), даны лишь названия этих таксонов, имеющиеся в объяснениях к очень схематичным рисункам, изображающим панцирь сверху и сбоку (с. 89, рис. 46, 47), и в объяснении к фотографии орнамента на участке панциря. Здесь же видны многочисленные поры сенсорных каналов боковой линии (с. 90, фиг. 5). В объяснении к фотографии указывается местонахождение – Ягельница Стара (Подолия). Сведения о голотипе отсутствуют. В этой монографии В. Зых выделяет таксон Irregulareaspinae (видимо, как подсемейство), в характеристике которого даются сведения о каналах боковой линии [Zych, 1931, p. 57]. Позднее И. Киэр [Kiaer, 1932] объединил в одном семействе Dinaspidae роды *Dinaspidella* (*Dinaspis*, по Киэру) и *Irregulareaspis* (*Ductyaspis*, по Киэру). Упоминание о новом семействе Irregulareaspidae содержится в монографии И. Киэра и А. Гейнца [Kiaer, Heintz, 1935, p. 42], но данные о семействе (диагноз, состав) отсутствуют. В некоторых более поздних сис-

темах *Dinaspidella*, как и в системе Кизера [Kiaer, 1932], включается в состав подсемейства *Irregulareaspidae* [Denison, 1964; Dineley, Loeffler, 1976]. В указанной классификации Д. Дайнли и Э. Леффлер сюда же относят описанный ими из нижнего девона Канады род *Nahanniaspis*. Авторы поясняют, что такое объединение основано на сходстве *Dinaspidella* (нижний девон Шпицбергена и Канады) и *Nahanniaspis* с *Irregulareaspis* в форме панциря, его пропорциях, в орнаменте из тонких гребешков, иногда образующих спирали, и в присутствии суббранхиальных чешуй (последние у *Irregulareaspis* пока не найдены). Вместе с тем *Dinaspidella* и *Nahanniaspis* характеризуются простой сенсорной системой пораспидного типа (в отношении *Dinaspidella* это отмечается всеми систематиками) и отсутствием эпитегумов. Оба признака указывают на близость к *Rogaspidae*, в состав которых *Dinaspidella* иногда включается [Обручев, 1964]. Ни одна из групп признаков не дает, как нам кажется, решающих преимуществ для включения *Dinaspidella* и *Nahanniaspis* в состав иррегуляреаспид или пораспид. Вполне вероятно, что оба рода принадлежат отдельному семейству.

Род *Irregulareaspis* Zych, 1931

Irregulareaspis: Zych, 1931, p. 83–84; White, Moy-Thomas, 1940, p. 99; Denison, 1953, p. 292; 1963, p. 117, 120; 1964, p. 326, 329, 401–402; Обручев, 1964, с. 58; Stensiö, 1964, p. 247, 350; Halstead, 1973a, p. 325; Blicek, Heintz, 1983, p. 52; Новицкая, 1986, с. 18.

Irregularaspis (ошибочное написание): Kiaer, Heintz, 1935, p. 82; Flower, Wayland-Smith, 1952, p. 363.

Irregulariaspis (ошибочное написание): Stensiö, 1958, p. 296, 312, 313, 317, 318 и др.

Dictyaspis: Kiaer, 1932, p. 18, 19; White, 1935, p. 437; Føyn, Heintz, 1943, p. 44.

Dictyaspidella: Strand, 1934, p. 327 (новое название для *Dictyaspis* Kiaer); Föwler, 1947, p. 4.

Dictyonaspis: Берг, 1940, с. 110; Берг, 1955, с. 31.

Типовой вид – *Irregulareaspis stensioei* Zych, 1931.

Диагноз. Дорсальный щит удлинённый, равномерно широкий, длина от 2,5(?)–3 см до 6–7 (?) (*I. seretensis*). W/ML около 65. PL/ML – 27–30, OL/ML – около 20. Передний край панциря закруглен, без срединного выступа, задний – имеет срединный выступ. Преорбитальные отростки развиты. Постбранхиальные лопасти обычно короткие. Деление на эпитегумы почти незаметно. Дентиновые гребешки тонкие, расположены, в основном, беспорядочно. Поры сенсорных каналов мелкие. Боковые края вентральной пластинки образуют глубокую и широкую выемку.

Видовой состав. *Irregulareaspis stensioei* Zych, 1931; *I. seretensis* Novitskaya, 1983; *I. skalskiensis* Novitskaya, 1983; *I. hoeli* (Kiaer, 1932); *I. mirabilis* Blicek, Heintz, 1983.

Распространение. Приднестровье (Подолия), Украина; верхний силур–нижний девон. Шпицберген, Норвегия; формация Бен Невис, нижний девон.

Irregulareaspis stensioei Zych, 1931

Irregulareaspis stensioei: Zych, 1931, p. 83–84, fig. 46, 47, foto 5; Denison, 1964, p. 402; Обручев, 1964, с. 58, рис. 17; Новицкая, 1983, с. 19.

Irregulareaspis stensioei: Blicek, Heintz, 1983, p. 52.

Голотип не указан автором вида [Zych, 1931] и последующими ревизующими [Denison, 1964; Новицкая, 1983; Blicek, N. Heintz, 1983].

Материал. В коллекции Палеонтологического института отсутствует. Исследовано несколько фрагментов панцирей, имеющихся во Львовском Государственном природоведческом музее НАН Украины, колл. № С 261.

Диагноз (с учетом данных В. Зыха). Дорсальный щит слабо удлинённый, равномерно широкий. Длина около 3–4 см. W/ML близко к 65, PL/ML – к 27, OL/ML – к 21, PBL/ML – к 33. Впереди орбит передний край дорсальной пластинки широко закруглен, задний – образует тупой угол (примерно 110° между правой и левой сторонами). Орбитальные вырезки глубокие. Дентиновые гребешки (8–10 на 1 мм) образуют несколько рядов, параллельных переднему краю панциря. Далее назад гребешки располагаются беспорядочно, резко и часто меняя направление.

Распространение. Приднестровье (Подолия), Украина; иваневский горизонт, лохковский ярус, нижний девон [Обручев, 1973: диттонский ярус; Новицкая, 1986].

Замечание. Находки *Irregulareaspis stensioei* известны из окрестностей села Добровляны, обнажения на лев. бер. р. Днестр, а также в окрестностях села Ягельница Стара, приток р. Серет, ниже г. Чортков, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

Irregulareaspis seretensis Novitskaya, 1983

Табл. I, фиг. 5, 6

Irregulareaspis seretensis: Новицкая, 1983, с. 178, табл. II, фиг. 6, 7; 1986, с. 19, табл. II, фиг. 4.

Голотип – LIG, № 140/30, вентральная пластинка (передний конец отсутствует); местонахождение севернее с. Звиняч, на берегу р. Серет, Подолия, Украина; низы иваневского горизонта, лохков, нижний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Крупные циатаспиды. Длина полного вентрального щита около 6 см. Щит удлинённый, слегка расширяется к заднему краю. Задний конец вытянут углом (около 80° между левой и правой сторонами). Вершина угла слегка закруглена. Дентиновые гребешки (8–10 на 1 мм) образуют многочисленные завитки. В передней половине пластинки гребешки, в основном, расположены поперечно, в задней половине – продольно в центре и эллипсовидно в латеральных зонах. Поры сенсорных каналов мелкие, расположены на поверхности панциря очень густо. В среднем, расстояние между сосед-

ними порами меньше одного мм. Сенсорные каналы боковой линии образуют густую сеть.

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Irregulareaspis skalskiensis Novitskaya, 1983

Табл. II, фиг. 1, 2

Irregulareaspis ? sp.: Обручев, 1964, с. 58, табл. I, фиг. 5.

Irregulareaspis skalskiensis: Новицкая, 1983, с. 178, табл. II, фиг. 4, 5; 1986, с. 20, табл. III, фиг. 2-4.

Голотип – ПИН, № 2828/1, рostrальная часть дорсальной пластинки; с. Днестровое (Волковцы) на р. Днестр, Подолия, Украина; верхи скальского надгоризонта, пржидольский ярус, верхний силур.

Материал. Голотип.

Диагноз. Очень небольшой панцирь. Ростральная ширина (перед орбитальными вырезками) 1,6 см; длина панциря, по-видимому, около 3 см. Ростральный край широко и полого закруглен (как у *I. stensioei*). Нет срединного выступа. Преорбитальные отростки выражены. Дентиновые гребешки (8–10 на 1 мм) часто меняют направление, образуют многочисленные завитки. Пory сенсорных каналов мелкие, многочисленные.

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Семейство Poraspididae Kiaer, 1932

Типовой род – *Poraspis* Kiaer, 1930.

Диагноз. Ростро-дорсальная пластинка (дорсальный щит) иногда слита с бронхиальными (*Allocryptaspis*). Панцирь удлиненный, обычно не подразделен на эпитегумы, но иногда последние заметны (*Anglaspis*, *Liliaspis*). Постростральное поле не выражено. Следов чешуй или тессер нет (исключение – *Ariaspis*). Дентиновые гребешки между супраорбитальными сенсорными каналами расположены веерообразно, продольно или беспорядочно; на остальной поверхности панциря – преимущественно продольно; в латеральной области позади орбитальных вырезов – иногда диагонально. Продольные и поперечные сенсорные каналы боковой линии образуют, в основном, прямоугольный рисунок, но иногда дают немногочисленные короткие добавочные веточки.

Состав. *Poraspis* Kiaer, 1930; *Homalaspidella* Strand, 1934; *Americaspis* White et Moy-Thomas, 1941; *Ariaspis* Denison, 1963; ?*Allocryptaspis* Whitley, 1940.

Род *Poraspis* Kiaer, 1930

Holaspis: Lankester, 1873b, p. 242–243.

Cyathaspis: Alth, 1874, S. 46 (pars); Leriche, 1906, p. 22–25.

Palaeaspis: Woodward, 1891, p. 169 (pars); Stensjö, 1926, p. 2–3, 12; Zych, 1931, p. 84; Brotzen, 1933a, S. 431–432; White, 1935, p. 437.

Poraspis: Kiaer, 1930, p. 4; 1932, p. 13–14; Kiaer, Heintz, 1935, p. 51–59; Säve-Söderbergh, 1941, p. 534; Wängsö, 1952, p. 562; Flower, Wayland-Smith, 1952, p. 360–361; Denison, 1953, p. 293, 296, 303–304; 1964, p. 403–404; Stensjö, 1958, p. 314–318, 352–353, 366, 384, 386, 391, 393, 404; 1964, p. 230, 250–252, 292, 306; Обручев, 1964, с. 58; Новицкая, 1972, с. 112; Новицкая, 1986, с. 21–22; Novitskaya, 1973, p. 37; Halstead, 1973a, p. 325; Dineley, Loeffler, 1976, p. 75.

Типовой вид – *Holaspis sericea* Lankester, 1873.

Диагноз. Дорсальный щит удлиненный, округлый, длина 2,5–7 см. (Пропорции панциря известны не для всех видов *Poraspis*, в связи с чем границы их изменчивости в диагнозе рода не приводятся). Передний край панциря закруглен. Задний край имеет сильный срединный выступ, обычно закруглен. Преорбитальные отростки развиты. Постбронхиальные лопасти длинные. Ростральный эпитегум неразличим. Латеральные эпитегумы выражены слабо или неразличимы. Дентиновые гребешки (6–10 на 1 мм) расположены веером или беспорядочно между супраорбитальными каналами, на остальной поверхности панциря – преимущественно продольно. Пory сенсорных каналов боковой линии крупные.

Видовой состав. *P. sericea* (Lankester, 1973); *P. polaris* Kiaer, 1930; *P. brevis* Kiaer et Heintz, 1935; *P. rostrata* Kiaer et Heintz, 1935; *P. barroisi* (Leriche, 1906); *P. sturi* (Alth, 1874); *P. pompeckji* (Brotzen, 1933); *P. simplex* (Brotzen, 1933); *P. siemiradzki* (Zych, 1931). Возможно, еще несколько видов, в том числе из нижнего девона Шпицбергена.

Распространение. Англия, Норвегия (Шпицберген), Франция, Украина (Подолия); нижний девон; Канада; верхний силур (?) – нижний девон (лохков).

Замечание. Таксоны *Poraspis intermedia* и *P. subtilis* выделены И. Кизром и А. Гейнцем [Kiaer, Heintz, 1935: pl. XVI – *P. intermedia*, pl. XXII – *P. subtilis*] с указанием голотипов, но без диагнозов. Диагнозы для этих и других видов, указанных И. Кизром и А. Гейнцем, даны позднее в монографии Р. Денисона [Denison, 1964]. По мнению А. Блика и Н. Гейнца [Blicek, N. Heintz, 1983], ревизовавших шпицбергенский материал, *P. intermedia* и *P. subtilis*, наряду с *P. brevis*, представляют три популяции одного вида, а именно *P. brevis* Kiaer. Этими же авторами [Blicek, N. Heintz, 1983] виды *Poraspis cylindrica* и *P. magna*, выделенные И. Кизром и А. Гейнцем [Kiaer, Heintz, 1935: pl. XXVI, fig. 2 – *P. cylindrica*, pl. XXVIII – *P. magna*], отнесены к синонимам вида *Poraspis rostrata* Kiaer et Heintz. Частично *P. cylindrica* (в понимании И. Кизра и А. Гейнца) включен А. Бликом и Н. Гейнцем в синонимику *Poraspis polaris* Kiaer. Вид *Poraspis elongata*, выделенный И. Кизром и А. Гейнцем (Kiaer, Heintz, 1935: pl. XVIII), отнесен А. Бликом и Н. Гейнцем частично к виду *P. brevis* и частично к *P. polaris*.

Poraspis sturi (Alth, 1874)

Рис. 36

Cyathaspis sturi: Alth, 1874, S. 46, Taf. 5, Fig. 1, 2.

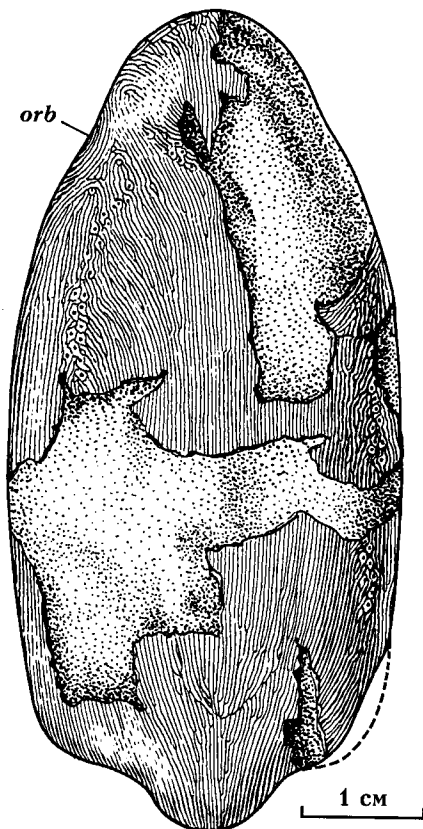


Рис. 36. *Poraspis sturi* (Alth, 1874). Экз. – ПИН, № 3592/78. Местонахождение с. Устечко, Подолия, Украина; устечковская свита, лохков, нижний девон. Панцирь с дорсальной стороны [Новицкая, 1986]
orb – орбиты

"*Pteraspis*" (*Cyathaspis*) *sturi*: Zych, 1927, p. 52, pl. 2, fig. 1, 2.

Cyathaspis sturi: Kiaer, 1932, p. 13.

Poraspis sturi: Kiaer, 1932, p. 14; Kiaer, Heintz, 1935, p. 52, 104–105, fig. 38; Stensiö, 1958, p. 386, 401; Denison, 1964, p. 409–410; Blicek, Heintz, 1983, p. 55; Новицкая, 1986, с. 22–24, рис. 2, табл. II, фиг. 5.

Palaeaspis sturi: Brotzen, 1936, p. 6.

Голотип не обозначен. И. Киэр и А. Гейнц [Kiaer, Heintz, 1935, p. 104, fig. 38] расценивают в качестве голотипа экземпляр, изображенный А. Альтом [Alth, 1874, pl. 5, fig. 1, 2]: с. Дорошевец (Doroszew) на р. Днестр, Подолия, Украина; иваневский горизонт (?), лохков, нижний девон.

Материал. Экз. ПИН, № 3592/78 – полное ядро панциря с дорсальной стороны, сохранились фрагменты дорсальной пластинки; с. Устечко на лев. бер. р. Днестр, Подолия, Украина; устечковская свита (низы днестровской серии), лохков, нижний девон.

Диагноз. Дорсальный щит узкий, длина около 6 см, максимальная ширина (посередине длины) примерно 2,8 см. W/ML – 46, OL/ML – 20, OW/ML – 32, PL/ML – 25, PBL/ML – 32(?). Передний конец впереди орбит слегка сужен и закруглен. Позади орбит контур боковых краев спрямленный. Вырезки бронхиальных отверстий сверху неразличимы,

позади них панцирь почти не сужается. Задний дорсальный край образует небольшую срединную лопасть округлой формы. Дентиновые гребешки (8 на 1 мм) расположены веерообразно между супра-орбитальными каналами, в центральной зоне дорсальной пластинки и вдоль боковых краев – продольно, между дорсолатеральными и дорсомедиальными продольными сенсорными каналами – косо. Поры сенсорных каналов боковой линией образуют двоянные ряды, дополнительных сенсорных веточек нет.

Распространение. Р. Днестр (села Зазулинцы, Дорошевец, Устечко), Подолия, Украина; иваневский горизонт – устечковская свита (низы днестровской серии), лохков, нижний девон.

Замечание. В. Зых [Zych, 1927, p. 52, pl. 2, fig. 1] описал из местонахождений Устечко и Дорошевец в Подолии *Poraspis sturi* под названием *Pteraspis (Cyathaspis) sturi*. В качестве синонима подольского вида им указан *Poraspis barroisi* (Leriche). Однако, как показало сравнение, оба вида хорошо различаются (см. также Kiaer, Heintz, 1935). *Poraspis sturi* отмечен Д.В. Обручевым [1973] в Подолии в чортковском горизонте лохковского яруса.

Poraspis pompeckji (Brotzen, 1933)

Рис. 26, 37

Palaeaspis pompeckji: Brotzen, 1933a, S. 433–435, Fig. 2, Taf. 24, Fig. 1, 2, 4; 1936, S. 6.

Poraspis pompeckji: Kiaer, Heintz, 1935, p. 52, 107, fig. 40; Holmgren, 1942, p. 9; Stensiö, 1958, p. 386, fig. 179A, 193, 194A–C, 203A, 206, 209; 1964, fig. 81A, 97, 99A–D, 108A, B; Denison, 1964, p. 410; Blicek, Heintz, 1983, p. 55; Новицкая, 1986, с. 24–25, рис. 3, табл. 3, фиг. 1.

Неотип – ПИН, № 2172/3, дорсальная сторона ядра; отчетливо видны слепки внутренних органов (носовых капсул, полукружных каналов, жаберных мешков), сохранились крупные скульптурированные фрагменты дорсального щита (рис. 37). Экземпляр найден С.В. Тихомировым в обнажении у с. Залещики (иваневский горизонт), указанном Ф. Бротценом [Brotzen, 1933a] в числе обнажений, откуда была собрана типовая серия (Залещики, Иване и Устечко); с. Залещики, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохковский ярус, нижний девон. Выделен Л.И. Новицкой [1986, с. 24].

Попытки выяснить, где находится в настоящее время коллекция Ф. Бротцена, хранившаяся в Геолого-палеонтологическом институте в Германии, не дали результатов. По всей вероятности, она погибла. Неотип выделен нами в связи с утратой типовой серии и ревизией группы. В работе Л.И. Новицкой [1983] этот экземпляр ошибочно обозначен как лектотип.

Материал. Неотип и экз. ПИН, № 3592/76, на котором сохранились естественные слепки внутренних органов (рис. 26), а также изображения экземпляров этого вида в работах Ф. Бротцена [Brot-

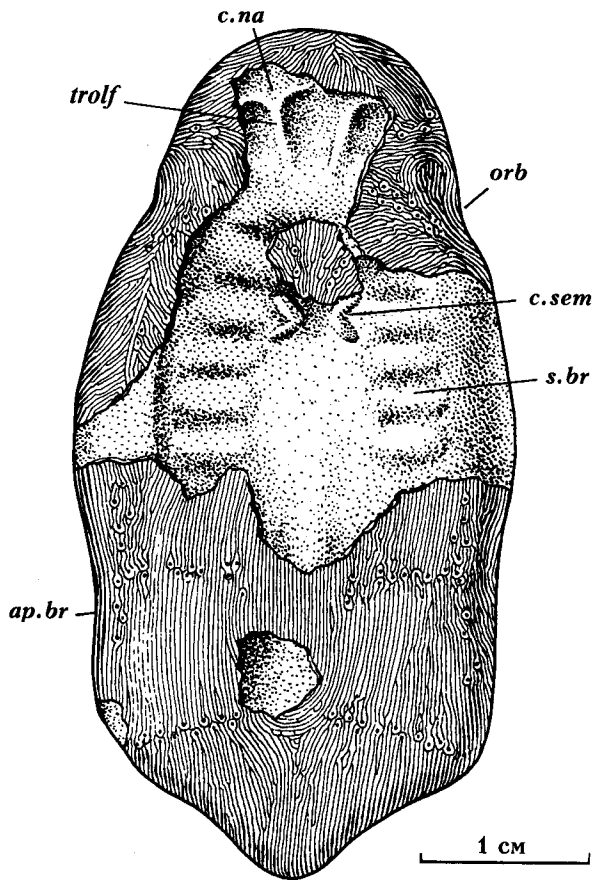


Рис. 37. *Poraspis pompeckji* (Brotzen, 1933). Неотип – ПИН, № 2172/3. Местонахождение с. Залещики, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Панцирь с дорсальной стороны [Новицкая, 1986]

ap.br – жаберные отверстия, *c.na* – слепок носового мешка, *c.sem* – слепки полукружных каналов, *orb* – орбиты, *s.br* – слепки жаберных мешков, *trolf* – ольфакторные тракты

zen, 1933a) и Э. Стеншё [Stensiö, 1958, 1964]; Подолия, Украина; лохков, нижний девон.

Диагноз. Дорсальный щит удлиненный, отчетливо расширяется между орбитальными и бранхиальными вырезками: его длина 4,9–5,7 см, максимальная ширина 2,5–2,9, W/ML – 50–51, OL/ML – 17–22, PL/ML – примерно 34, PBL/ML – около 32. Впереди орбитальных вырезок панцирь слегка сужен, его передний конец полого закруглен. На вентральной стороне ростра есть носовые вырезки [Stensiö, 1964, fig. 81A]. Вырезки бранхиальных отверстий хорошо видны сверху в контуре дорсальной пластинки. Позади них панцирь заметно уже, чем в пребранхиальной области. Постбранхиальные лопасти длинные, опущены вниз. Задний край дорсального щита вытянут в короткую закругленную лопасть. Дентиновые гребешки (8–10 на 1 мм), в основном, продольны, между супраорбитальными сенсорными каналами образуют небольшие завитки. Имеется обычный набор сенсорных каналов боковой линии. Поперечные комиссуры сливаются с продольными дорсолатеральными каналами. Сен-

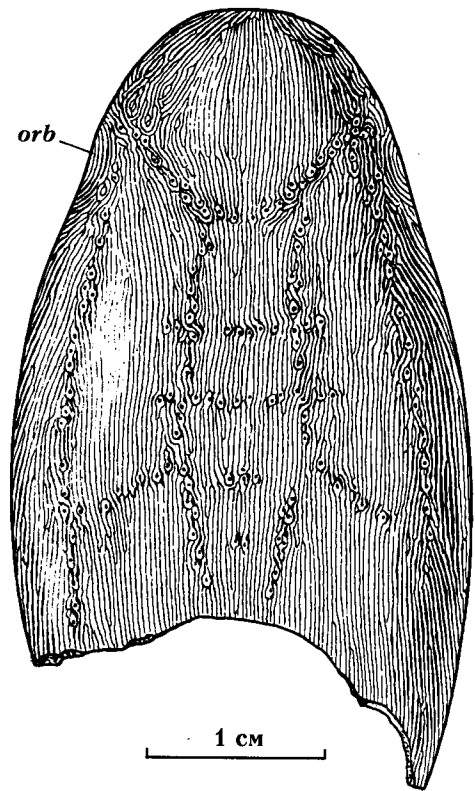


Рис. 38. *Poraspis simplex* (Brotzen, 1933). Экз. – № 5-556 (Ин-т геологии Литвы). Местонахождение с. Добровляны, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Панцирь с дорсальной стороны [Новицкая, 1986]

orb – орбита

сорные поры образуют двойной ряд, окружены дентиновыми гребешками.

Распространение. На р. Днестр села Залещики, Иване и Устечко, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

Замечание. В монографии о пораспидах И. Кизером и А. Гейнцем высказано предположение, что под названиями *P. pompeckji* и *P. sturi* описан один вид [Kiaer, Heintz, 1935]. Ревизия подольских циатаспид подтверждает самостоятельность этих видов [Новицкая, 1986, с. 24–25]. С другой стороны, изучение новых материалов из Подолии позволяет сделать вывод о большом сходстве и, видимо, близком родстве подольских и некоторых европейских (особенно шплицбергенских) форм [Новицкая, 1986].

Poraspis simplex (Brotzen, 1933)

Рис. 38. Табл. II, фиг. 3

Palaeaspis simplex: Brotzen, 1933a, S. 432, Taf. 24, Fig. 3; 1936, S. 6.

Poraspis simplex: Kiaer, Heintz, 1935, p. 52, 107; Denison, 1964, p. 409; Blicck, Heintz, 1983, p. 55; Новицкая, 1986, с. 25–26, рис. 4, табл. 4, фиг. 2–4.

Голотип не выделен.

Материал. Экз. LIG, № 5-556 – дорсальный щит, постбранхиальная область отсутствует. В приводимом ниже диагнозе использованы также данные Ф. Бротцена [Brotzen, 1933a, S. 432, Taf. 24, Fig. 3]. Местонахождение у с. Добровляны, прав. бер. р. Днестр в 1,5 км ниже села, местонахождение у с. Залещики, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

Диагноз. Ростро-дорсальная пластинка панциря удлинённая, несколько расширяется между орбитальными и бронхиальными вырезками, её длина 5 см, максимальная ширина (в передней трети пластинки) 2–2,3 см; W/ML – около 46; PBL/ML – примерно 30. Впереди орбит панцирь заметно сужается. Его передний край широко закруглен, задний – усечённый, имеет вид очень короткого, тупого угла (между правой и левой сторонами примерно 135°). Вырезки бронхиальных отверстий заметны в контуре панциря (вид сверху). Позади них панцирь уже, чем в пребранхиальной области. Постбранхиальные лопасти хорошо развиты. Дентиновые гребешки (7–8 на 1 мм), в основном, продольны. Орбитальные и бронхиальные вырезки окружены гребешками, параллельными их краям. В ростральной области дорсальной пластинки дентиновые гребешки образуют довольно многочисленные беспорядочные изгибы, но обычно расположены продольно (не веерообразно). Поры сенсорных каналов боковой линии крупные, двоянные.

Распространение. Подолия (Приднестровье), Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

Poraspis siemiradzki (Zych, 1931)

Palaeaspis (Poraspis) siemiradzki: Zych, 1931, fig. 3, 4, 37–39; Brotzen, 1936, S. 6.

Poraspis siemiradzki: Kiaer, Heintz, 1935, p. 106, fig. 39; Holmgren, 1942, p. 10; Denison, 1964, p. 410; Blicek, Heintz, 1983, p. 55; Новицкая, 1986, с. 26–27, определительные табл., с. 137, фиг. 11.

Голотип не выделен.

Материал. В коллекциях, изученных автором, достоверные остатки *P. siemiradzki* отсутствуют. Приводимый ниже диагноз основан на изображениях панциря в работе В. Зыха [Zych, 1931, foto 3, 4, fig. 37–39].

Диагноз. Дорсальный щит удлинённый, максимально широкий в задней трети. Между орбитальными и бронхиальными вырезками его боковые края образуют пологую выпуклую дугу. Длина щита около 5,6 см, W/ML – 44, OL/ML – 15, PL/ML – 20, PVL/ML – около 44. Впереди орбит передний край панциря закруглен и несколько сужен. Задний край имеет срединный выступ, форма которого не ясна: на реконструкции В. Зыха [Zych, 1931, fig. 37] выступ заострен, на реконструкции И. Киэра и А. Гейнца [Kiaer, Heintz, 1935, fig. 39] – широко закруглен. Бронхиальные вырезки глубокие, отчетливо видны сверху. Сразу позади них панцирь, расширяясь, образует в плане небольшой уступ. Постбранхиальные лопасти длинные. Дентиновые

гребешки (примерно 6 на 1 мм) расположены беспорядочно в ростральной области, на других участках панциря неизвестны. Имеется обычный набор сенсорных каналов боковой линии.

Распространение. Подолия, Украина; верхи чортковского (?) горизонта – иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

Замечание. Почти полный экземпляр, изображённый В. Зыхом на фототаблице [Zych, 1931, fig. 4], представляет естественный слепок ростро-дорсального щита с внутренней стороны. В ростро-пинеальной области сохранился орнаментированный фрагмент пластинки щита. Местонахождение Ягельница Стара, расположенное на притоке р. Серет, ниже г. Чортков, Подолия, Украина; иваневский горизонт (возможно, верхи чортковского), лохков, нижний девон.

Poraspis sp.

Табл. II, фиг. 4

Экз. ПИН, № 3592/79, ядро панциря с дорсальной стороны; местонахождение с. Устечко, лев. бер. р. Днестр, Подолия, Украина; днестровская серия, лохков (диттон, по [Обручев, 1973]), нижний девон.

Замечание. Указанный экземпляр интересен тем, что на нем хорошо видны слепки носовых капсул, ольфакторных трактов, полукружных каналов, рострального хряща (табл. II, фиг. 4).

Семейство Anglaspidae Kiaer, 1932

Типовой род – *Anglaspis* Jaekel, 1927.

Диагноз. Панцирь имеет форму овала, более или менее широкого, усечённого сзади. Вдоль боковых краев дорсального щита заметна неширокая уплощённая боковая кайма. Эпитегумы (центральные и латеральные) различимы в орнаменте панциря не всегда. Следы чешуйных составляющих в панцире отсутствуют. Дентиновые гребешки короткие и, обычно, относительно широкие. В ростральной части дорсального щита они расположены более или менее веерообразно, иногда в большей степени продольно. Сейсмочувствительная система боковой линии состоит из каналов и борозд (pit lines). Каналы открываются на поверхность двойным рядом пор. Сейсмочувствительная система на вентральной пластинке представлена только бороздами. Борозды могут формировать также периферийную часть сейсмочувствительной системы дорсального щита. Камеры среднего слоя панциря образуют цепочки, следующие за расположением дентиновых гребешков (как у *Anglaspis*: см. Kiaer, 1932).

Состав. *Anglaspis* Jaekel, 1927; *Liliaspis* Novitskaya, 1972; *Paraliliaspis* Novitskaya et Karatajüte-Talimaa, 1994.

Замечание. Семейство Anglaspidae, выделенное И. Киэром (Kiaer, 1932: Anglaspidae), включало только номинальный род. Диагноз семейства являлся в сущности диагнозом рода *Anglaspis* Jaekel,

как это и отмечал сам И. Кизр. Позднее в состав семейства англаспид Д.В. Обручевым [1964] были включены еще два рода: *Fraenkelaspis*, выделенный Э. Стеншё [Stensiö, 1958] на материалах из нижнего девона Шпицбергена, и *Seretaspis*, описанный тем же автором [Stensiö, 1958] из нижнего девона Подолии. Однако в ревизии циатаспид, осуществленной Р. Денисоном [Denison, 1964], показано, что признаки, использованные Стеншё при выделении *Fraenkelaspis*, в действительности или вмещаются в пределы их варибельности у *Anglaspis* (наличие у *Fraenkelaspis* гипотегумов в орнаменте вентральной пластинки), или не находят четкого подтверждения на других экземплярах. Последнее относится к указанному Э. Стеншё в качестве характерного для *Fraenkelaspis* количеству жаберных мешков и, соответственно, жаберных дуг, иннервируемых вагальным нервом. Этот анализ признаков привел Р. Денисона к выводу о неправомочности выделения рода *Fraenkelaspis* [Denison, 1964, с. 429]. Отмечая недостаточность сведений о морфологии *Seretaspis*, Р. Денисон подчеркивает его сходство с *Archegonaspis*, а именно отчетливость эпитегумов на росто-дорсальном щите, и включает *Seretaspis* в состав Суатаспидинае. Род *Anglaspis* помещен им среди пораспид [Denison, 1964] (Poraspidinae), хотя и с оговоркой, отмечающей значительные отличия *Anglaspis* от пораспид. Эти отличия касаются, прежде всего, ширины дентиновых гребешков, более широких у *Anglaspis*, и наличия у него более четко выраженных эпитегумов [Denison, 1964]: В более поздних исследованиях, проведенных Л.И. Новицкой [Новицкая, 1972, 1986; Novitskaya, 1973], А. Бликком и Н. Гейнц [Blicek, N. Heintz, 1983], *Anglaspis* также был включен в состав семейства Poraspididae Kiaer. К пораспидам был отнесен и род *Liliaspis*, найденный в нижнедевонских отложениях на р. Усе [Новицкая, 1972]. Включение *Liliaspis* в состав пораспид было вызвано сходством *Liliaspis* с *Anglaspis*, проявившимся более заметно, чем с каким-либо другим родом циатаспид. *Liliaspis* и *Anglaspis* сходны размерами и расположением дентиновых гребешков, а также строением сейсмочувствительной системы боковой линии, представленной у обоих родов каналами и бороздами одновременно.

Описанный позднее [Новицкая, Каратаюте-Талимаа, Юрьева, 1994] род *Paraliliaspis* указанными и другими признаками сходен с *Liliaspis* и *Anglaspis*.

Таким образом, в настоящее время известны три сходных между собой рода, отчетливо отличающиеся от остальных циатаспид. Это дает основание для их выделения в самостоятельное семейство, т. е. речь идет о восстановлении семейства Anglaspidae. Поскольку в нашей интерпретации это семейство имеет другой состав сравнительно с составом, принятым предшествующими авторами, а именно И. Кизром [Kiaer, 1932] и Д.В. Обручевым [Обручев, 1964], нами дан новый диагноз семейства Anglaspidae, объединяющий характерные признаки, включенных в него родов [Новицкая, Каратаюте-Талимаа, Юрьева, 1994].

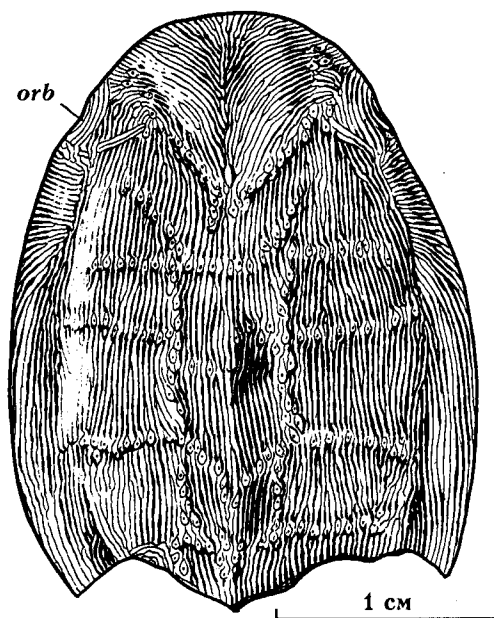


Рис. 39. *Liliaspis philippovae* Novitskaya, 1972. Голотип – ПИН, № 3198/1. Местонахождение на р. Уса, Полярный Урал, Россия; овинпармский горизонт, лохков, нижний девон. Панцирь с дорсальной стороны [Новицкая, 1986]
orb – орбита

Род *Liliaspis* Novitskaya, 1972

Liliaspis: Новицкая, 1972, с. 115–117; 1986, с. 27–28; Novitskaya, 1973, p. 27–28.

Типовой вид – *Liliaspis philippovae* Novitskaya, 1972.

Диагноз. Дорсальный щит эллипсовидно-усеченный. Передний конец закруглен. Преорбитальные отростки развиты. Задний край дорсальной пластинки слабо вогнутый, с коротким срединным выступом; боковые края заострены. Вдоль боковых краев панциря уплощен. Уплощенная кайма оканчивается заостренными постеролатеральными выступами. В центре дорсальной пластинки есть небольшое шиповидное возвышение. Латеральные эпитегумы различимы. Дентиновые гребешки (около четырех на 1 мм в центре дорсальной пластинки) расходятся веерообразно в роstralной области и преимущественно продольны на остальной части панциря. Сенсорная система боковой линии представлена каналами и бороздами. Есть центральный постеродорсальный сенсорный канал. Пинеальное пятно хорошо заметно.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Полярный Урал, Коми, Россия; овинпармский горизонт, лохков, нижний девон.

Liliaspis philippovae Novitskaya, 1972

Рис. 39. Табл. I, фиг. 7

Liliaspis philippovae: Новицкая, 1972, с. 117–119, рис. 2–4; 1986, с. 28–29, рис. 5, табл. 4, фиг. 1; No-

vitskaya, 1973, S. 28–30; Text. Fig. 1–3, Pl. 2, Fig. 1–4; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, Юрьева, 1994, с. 96.

Голотип – ПИН, № 3198/1, полная ростродорсальная пластинка; разведочная скв. № 24 (гл. 3356,3–3369,0 м) у впадения р. Уса в Печору, Полярный Урал, Россия; овинпармский горизонт, лохков, нижний девон ([Новицкая, 1972]; стратиграфическая привязка уточнена в [Новицкая, Каратаюте-Талимаа, Юрьева, 1994]).

Материал. Кроме голотипа, почти полный отпечаток дорсальной пластинки – ПИН, № 3198/2а и фрагмент дорсальной пластинки из того же местонахождения.

Диагноз. Дорсальный щит широкий, длина около 2,5 см, W/ML – 77, OW/ML – 48, OL/ML – 15, PL/ML – 27. Передний конец панциря широко закруглен, на заднем крае – очень короткий срединный выступ, латеральные выступы заострены. Боковые края панциря в задней половине заострены, далее вперед – округлые. Орбитальные вырезки неглубокие. Шиповидное возвышение в центре дорсальной пластинки порядка 1–1,5 мм. Дентиновые гребешки (4–4,5 на 1 мм в центре дорсальной пластинки и на боковой кайме, 5–6 – у переднего края пластинки) продольны на центральном эпитегуме и в задней части латеральных; между супраорбитальными сенсорными каналами расположены веерообразно. В передней части латеральных эпитегумов гребешки поперечны и косопоперечны. Пинеальное пятно удлиненное, в передней части равно ширине примерно полутора гребешков.

Сенсорные каналы боковой линии большого диаметра, открываются на поверхности двойным рядом пор. Сенсорные борозды окаймлены гребешками менее широкими, чем соседние. Борозды приурочены, главным образом, к периферии пластинки, где ими образованы инфраорбитальные сенсорные линии и продольные дорсолатеральные. Борозды формируют также, в значительной мере, супраорбитальные сенсорные комиссуры. В задней паре поперечных комиссур борозды составляют их латеральную часть, медиально они сменяются каналом. Третья пара поперечных комиссур, сливаясь, образует центральный постеромедиальный канал, оканчивающийся на срединном заднем выступе дорсальной пластинки. В гребешках имеется цепочка пульпарных полостей (как у *Anglaspis* [Heintz, 1932]).

Распространение. Полярный Урал, Тимано-Печорская провинция, Россия; овинпармский (и сотчемкыртинский?) горизонты лохковского яруса нижнего девона [Новицкая, Каратаюте-Талимаа, Юрьева, 1994].

Род *Paraliliaspis* Novitskaya et Karatajüte-Talimaa, 1994

Paraliliaspis: Новицкая, Каратаюте-Талимаа, Юрьева, 1994, с. 96–97.

Типовой вид – *Paraliliaspis egregia* Novitskaya et Karatajüte-Talimaa, 1994

Диагноз. Дорсальный щит широкий, эллипсоидный, сзади усеченный. Его длина составляет около 4,5 см. Контур переднего края образует широкий, очень короткий выступ в форме угла. Задний край дорсального щита имеет короткий срединный выступ и небольшие латеральные выступы. В боковых контурах дорсального щита вырезки бронхиальных отверстий не выражены. Орнамент образован дентиновыми гребешками (3,5–4,5 гребешка на 1 мм в центре дорсального щита). Вдоль переднего края дорсального щита расположены дентиновые гребешки значительно более узкие, чем на остальной его поверхности. Границы центрального и латеральных эпитегумов слабо выражены или отсутствуют. На вентральном щите различимы центральный и латеральные гипотегумы. Сейсмочувствительная система боковой линии представлена широкими каналами, открывающимися двойным рядом пор, и бороздами (pit lines). Сенсорные борозды развиты на вентральной пластинке. На дорсальном щите они приурочены к его периферийным зонам. Супраорбитальные сенсорные комиссуры развиты. Центральный постеродорсальный сенсорный канал отсутствует. Пинеальное пятно слабо заметно или не выражено.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Бассейн рек Печора и Уса, север европейской части России; овинпармский и сотчемкыртинский горизонты, лохков, нижний девон.

Paraliliaspis egregia Novitskaya et Karatajüte-Talimaa, 1994

Рис. 40, 41. Табл. II, фиг. 5, 6

Paraliliaspis egregia: Новицкая, Каратаюте-Талимаа, Юрьева, 1994, с. 97–101, рис. 1–3, табл. 9, фиг. 1–7.

Голотип – LIG, № 20-034, почти полный ростродорсальный щит (отсутствует левая постеролатеральная часть); скв. № 20 Северная Сарембойская, гл. 2941,8–2949,8 м; у впадения р. Уса в Печору; Коми, север европейской части России; торавейская свита, сотчемкыртинский горизонт, лохков, нижний девон.

Материал. Три почти полных ростродорсальных щита хорошей сохранности; крупные фрагменты вентральных пластинок, принадлежавших различным особям; фрагменты чешуйного покрова. Коллекции Института геологии и географии (Литва, г. Вильнюс); буровые скважины Северная Сарембойская и Мядсейская, бассейн рек Печора и Уса, север европейской части России; хатаяхинская свита овинпармского горизонта и торавейская свита сотчемкыртинского горизонта, лохков, нижний девон.

Диагноз. Дорсальный щит приблизительно овальный, W/ML – 73–74, OW/ML – 44–45, OL/ML – 16–17, PL/ML – 28–29. Передний край панциря образует слабовыраженный широкий угол, задний край имеет короткие выступы – медиальный и латеральные. Боковые края панциря в плане имеют вид пологой выпуклой линии. В передней половине

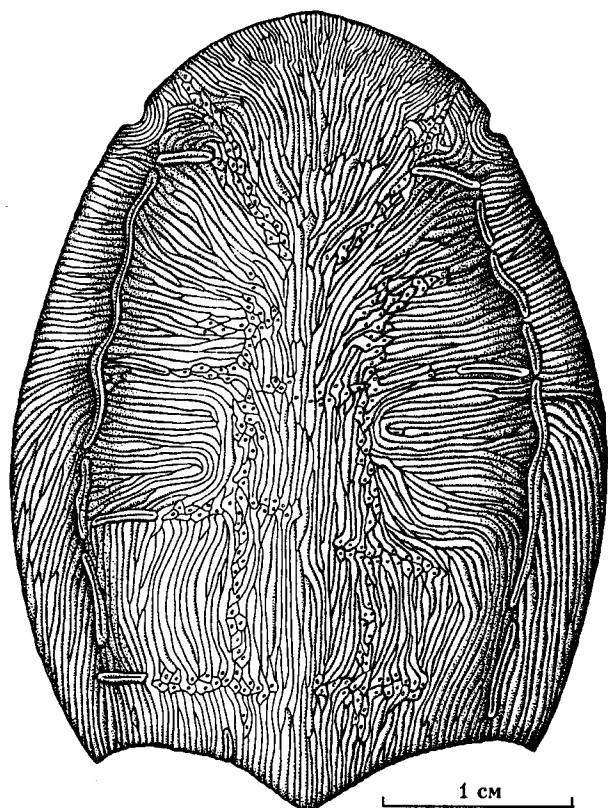


Рис. 40. *Paraliliaspis egregia* Novitskaya et Karatajüte-Talimaa, 1994. Местонахождение на р. Уса, север европейской части России; сотчемкыртинский горизонт, лохков, нижний девон. Реконструкция панциря с дорсальной стороны, обобщено (по [Новицкая, Каратаюте-Талимаа, Юрьева, 1994])

они образуют закругленный дорсовентральный перегиб, далее назад – заострены. Преорбитальные выступы, возможно, были развиты. (Сведения о максимальной кайме отсутствуют). Орбиты расположены латерально, орбитальные вырезки небольшие. Продольный дорсальный гребень низкий, слабо выражен, начинается примерно позади одной трети длины панциря и продолжается до конца постеромедиального выступа. Дентиновые гребешки с гладкими (не зазубренными) боковыми краями, на ростродорсальном щите уплощенные или могут иметь невысокий заостренный конек. Вдоль переднего края ростро-дорсального щита орнамент образует отчетливую неширокую кайму, состоящую из очень тонких дентиновых гребешков (7–9 на 1 мм), примерно вдвое более узких, чем на остальной поверхности панциря (3,5–4,5 на 1 мм). Дентиновые гребешки расположены веерообразно или преимущественно продольно между супраорбитальными сенсорными каналами. Орбитальные вырезки окружены 7–8 рядами гребешков. В центральной зоне панциря дентиновые гребешки расположены продольно, в его боковых зонах – косопоперечно в передней половине панциря, далее назад – продольно.

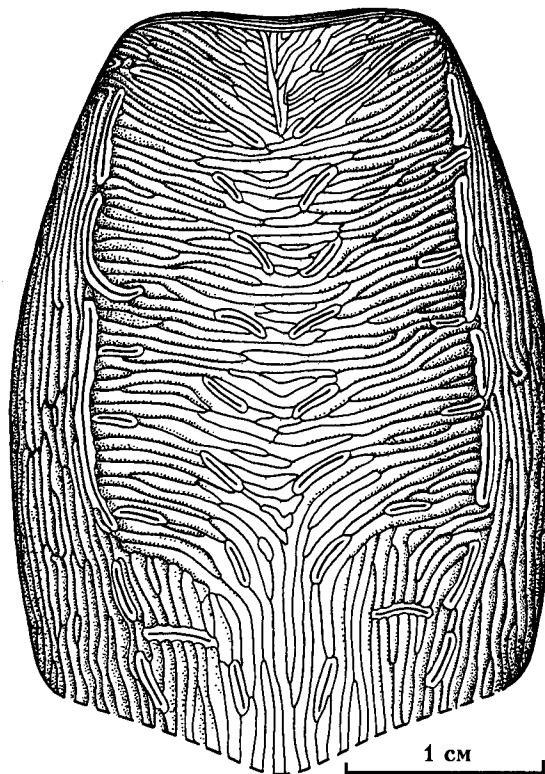


Рис. 41. *Paraliliaspis egregia* Novitskaya et Karatajüte-Talimaa, 1994. Местонахождение на р. Уса, север европейской части России; сотчемкыртинский горизонт, лохков, нижний девон. Реконструкция вентральной пластинки панциря, обобщено (по [Новицкая, Каратаюте-Талимаа, Юрьева, 1994])

Границы центрального и латеральных эпитегумов отсутствуют или более или менее четко видны в задней части дорсального щита. Пинеальное пятно в орнаменте заметно слабо, в виде расширения дентинового гребешка, или не выделяется. В орнаменте вентральной пластинки хорошо различаются центральный и латеральные гипотегумы. Сенсорные каналы боковой линии небольшого диаметра (в рельефе поверхности панциря не выделяются или выделяются слабо), открываются наружу двойным рядом пор. Сенсорные борозды окаймлены с двух сторон дентиновыми гребешками, не отличающимися по ширине от соседних с ними, или немного менее широкими. На ростро-дорсальном щите сенсорные борозды приурочены, главным образом, к периферии щита, где они образуют инфраорбитальные сенсорные линии, супраорбитальные сенсорные комиссуры (полностью или почти полностью) и дорсолатеральные продольные линии. Кроме того, сенсорные борозды образуют заднее окончание дорсомедиальных продольных линий и периферические части поперечных дорсолатеральных комиссур. На вентральной пластинке развиты только сенсорные борозды. Микростроение панциря сходно с таковым у *Anglaspis* (по [Kjaer, 1932]) и *Liliaspis*: в каждом дентиновом гребешке присутст-

вует один центральный продольный пульпарный канал, состоящий из цепочки камер или полостей. В постпанцирном отделе имелись дорсальный и вентральный ряды коньковых чешуй. Последние – относительно небольшого размера, с заостренными задними концами. Латеральные чешуи высокие, узкие как у *Anglaspis*. Площадка перекрывания узкая, орнаментирована несколькими продольными (вертикальными) рядами дентиновых гребешков. Свободная поверхность латеральных чешуй покрыта крупными поперечно расположенными дентиновыми гребешками того же типа, что и на панцире. Вентролатеральные чешуи орнаментированы так же, как высокие латеральные.

Распространение. Северное Приуралье Европейской части России; овинпармский и сотчемкыртинский горизонты лохковского яруса, нижний девон [Новицкая, Каратаюте-Талимаа, Юрьева, 1994].

Anglaspis sp.

LIG, № коллекции и экземпляра не известен, вентральный щит; буровая скв. 500 Верхнелайская, гл. 4580–4586 м, Денисовская впадина, к северу от Мишваньской площади, северное Приуралье Европейской части России; уровень ванейвисской свиты, лохковский ярус (верхняя часть), нижний девон [Новицкая, Каратаюте-Талимаа, Юрьева, 1994, с. 94].

Замечание. Присутствие *Anglaspis* sp. отмечено Д.В. Обручевым в Литве; тильжеская свита, лохковский ярус (по [Обручев, 1973, с. 192] – нижний диттон), а также в стонишкяйской свите лохковского яруса (по [Обручев, 1973, с. 193] – верхний диттон).

Семейство Ctenaspididae Kiaer, 1930

Типовой род – *Ctenaspis* Kiaer, 1930.

Диагноз. Росто-дорсальная пластинка слита с бранхиальными. Панцирь округлый, слабо удлинённый, не подразделяется на эпитегумы; имеет зазубрины на боковых краях. Тессер нет. Дентиновый слой отсутствует. Орнамент состоит из аспидиновых бугорков и сети гребешков; те или иные элементы орнамента могут преобладать. Сенсорные каналы боковой линии представлены обычным набором [Kiaer, 1930], но имеют тенденцию к ветвлению.

Состав. Типовой род.

Род *Ctenaspis* Kiaer, 1930

Ctenaspis: Kiaer, 1930, p. 3–5; 1932, p. 20; Zych, 1931, p. 19, 30, 58, 74, 87; Gross, 1935, S. 11; Flower, Wayland-Smith, 1952, p. 364; Denison, 1953, p. 293; 1964, p. 438–440; Stensiö, 1958, p. 295, 318–319, 369, 384, 386–387, 394; 1964, p. 229–231, 252, 254, 367; Обручев, 1964, с. 60; Halstead, 1973a, p. 325; Dineley, 1976, p. 29; Blicck, Heintz, 1983, p. 69–70; Новицкая, 1986, с. 29–30.

Bothriaspis: Обручев, 1964, с. 60; Halstead, 1973a, p. 325.

Типовой вид – *Ctenaspis dentata* Kiaer, 1930.

Диагноз. Панцирь приблизительно яйцевидный, несколько расширяется назад, вдоль боковых краев уплощен. Длина росто-дорсальной пластинки 2,3–6 см; W/ML – 69–90, OL/ML – 8–14, PL/ML – около 30. Росто-дорсальная пластинка полностью слита с бранхиальными. Передний край панциря закруглен. Срединного выступа нет. Преорбитальные отростки развиты. Постбранхиальных лопастей нет. Бранхиальные отверстия помещаются у заднего края панциря между дорсальным и вентральным щитами. Задний край панциря образует треугольный выступ. Орнамент в виде округлых или заостренных бугорков и сети гребешков. Пинеальное пятно хорошо выражено.

Видовой состав. *C. dentata* Kiaer, 1930; *C. cancellata* Kiaer, 1930; *C. kiaeri* Zych, 1931; *C. obruchevi* Dineley, 1976; *C. russelli* Dineley, 1976; *C. ornata* Dineley, 1976.

Распространение. Норвегия (Шпицберген), Украина, Арктическая Канада, возможно, Англия; нижний девон.

Ctenaspis kiaeri Zych, 1931

Рис. 42

Ctenaspis kiaeri: Zych, 1931, foto 11, fig. 45 a-e; Kiaer, 1932, p. 20; Brotzen, 1936, S. 6; Stensiö, 1958, p. 295, fig. 176; 1964, fig. 80; Denison, 1964, p. 441–442; Blicck, Heintz, 1983, p. 70; Новицкая, 1986, с. 30–31.

Ctenaspis zychi (nom. nud.): Stensiö, 1958, p. 295, fig. 178 A (см. замечание).

Лектотип – NHRM, C 1616, дорсальный щит; с. Ягельница Стара, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохковский ярус, нижний девон. Выделен Р. Денисоном [Denison, 1964, p. 441] со ссылкой на Э. Стеншё [Stensiö, 1958, fig. 176], указавшего этот экземпляр в качестве голотипа. В. Зыхом [Zych, 1931] голотип не выделен.

Материал. Два сравнительно полных дорсальных щита, вместе с которыми найден крупный фрагмент панциря, принадлежащего этому же виду. Колл. В.Зыха. Экз. – ГПМ, № С 261. Место хранения – Государственный природоведческий музей в г. Львове (Украина). Местонахождение у с. Ягельница Стара, прав. приток р. Серет (ниже г. Чортков), Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

Диагноз. Дорсальный щит яйцевидной формы, длина 2,3–2,8 см, W/ML – приблизительно 70, OL/ML – 13–14, PL/ML – 29–31. Максимальная ширина панциря приходится на его заднюю половину. Передний край сужен и полого закруглен, задний конец вытянут тупым углом, имеет небольшой срединный выступ. Боковая кайма уплощенная, имеет едва заметные зазубрины. Скульптура на центральной части панциря состоит из сети гребешков, среди которых беспорядочно разбросаны крупные округлые бугорки. Ростральная область покрыта мелкими бугорками, среди

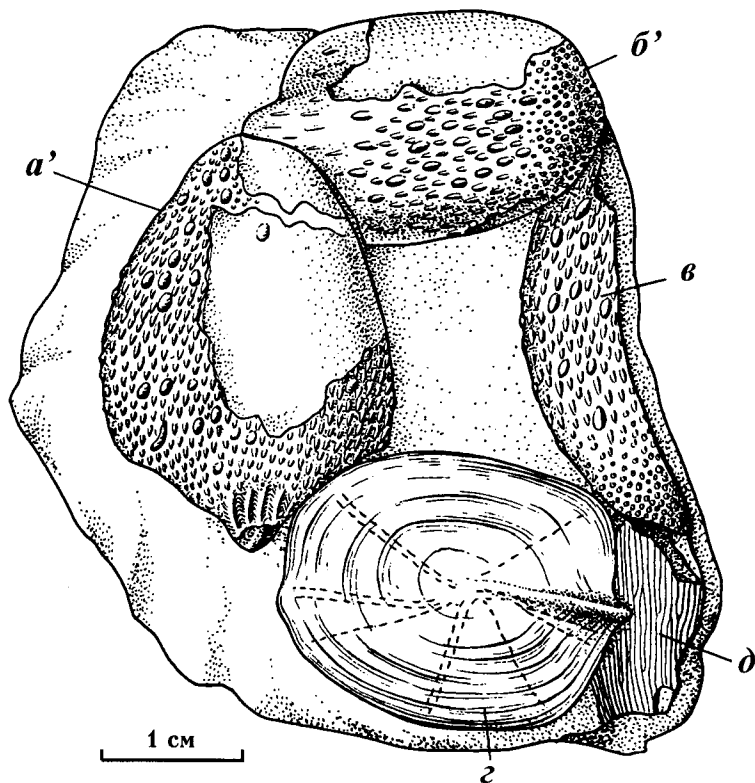


Рис. 42. *Ctenaspis kiaeri* Zych, 1931. Экз. № С 261 (коллекция В. Зыха, Львовский Природоведческий музей). Местонахождение у с. Ягельница Стара, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Скопление панцирей: а', б', в – *Ctenaspis kiaeri*, з – дорсальная пластинка птераспиды, д – фрагмент панциря *Poraspis* [Новицкая, 1986]

которых могут присутствовать более крупные. Задний дорсальный выступ орнаментирован высокими гребешками, расходящимися от его заднего конца; их боковые стенки косо-складчатые.

Распространение. Подолия, Украина; иваневский горизонт (возможно, чортковский), лохков, нижний девон.

Замечание. На с. 295 Э. Стеншё [Stensiö, 1958] ссылается на рис. 178 А как на изображение нового вида *C. zuchi*, но в объяснении к этому рисунку дано название *C. kiaeri*.

Отряд Amphiaspidiformes

Диагноз. Панцирь состоит из ростро-дорсальной, вентральной, бронхиальных, суборбитальных и, по-видимому, латеральных пластинок, слитых в единую капсулу; иногда вентральная пластинка не сливается с дорсобранхиальной частью панциря. У некоторых амфиаспид в орнаменте различимы границы между дорсальной, вентральной и бронхиальными пластинками (последние образуют боковую кайму); редко заметны границы суборбитальных пластинок (*Aphataspis*). Панцирь широкий, уплощен дорсовентрально, боковая кайма уплощена. Передний конец панциря закругленный, прямой или вытянутый в виде ротовой трубки, задний, как правило, имеет срединный выступ; боковые края гладкие или с зубцами. Обычно есть дорсальный гребень или шип. В хвостовом отделе известны коньковые чешуи. Орбиты небольшие (в среднем 0,6 см), расположены на дорсальной стороне панциря

или на боковом перегибе, иногда отсутствуют. Ротовое отверстие вентральное или терминальное, иногда на конце ротовой трубки. У некоторых есть преспиракулярные отверстия. Бронхиальные отверстия обычно расположены на дорсальной стороне панциря, редко на перегибе бронхиальных пластинок (*Putoranaspis*). Система боковой линии представлена бороздами и каналами; имеются V-образные супра-орбитальные и посторальные каналы, продольные линии и поперечные комиссуры. Панцирь орнаментирован дентиновыми гребешками и бугорками с гладкими или зазубренными краями. Бугорки чередуются с гребешками или целиком покрывают небольшие участки панциря. Гребешки расположены, в основном, продольно, иногда (на периферии панциря) – радиально. У некоторых амфиаспид есть тессеры. В гребешках один или два продольных пульпарных канала. В средней части панциря обычно один слой крупных призматических камер.

Состав. Подотряды: Amphiaspidoidei; Hibernaspidoidei; Siberiaspidoidei [Novitskaya, 1971; Новицкая, 1986].

Распространение. Главным образом, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы, п-ов Таймыр), Россия; курейский горизонт – низы разведочнинского, усть-тарейский горизонт, лохковский ярус (и, возможно, низы пражского), нижний девон (по [Черкесова, 1994]). Кроме того, возможно, пржидол (силур) Канадского Арктического архипелага (Broad, 1973: Siberiaspidoidei).

Замечания. 1. Корреляция усть-тарейского горизонта на Таймыре с курейским горизонтом на северо-западе Сибирской платформы и отнесение

обоих горизонтов к лохковскому ярусу нижнего девона здесь и далее (в отр. *Amphiaspidiformes*) даны по С.В. Черкесовой [1994].

2. Стратиграфический уровень находок амфиаспид в нижних слоях разведочнинского горизонта (местонахождение на р. Курейка, северо-запад Сибирской платформы), возможно, отвечает низам пражского яруса нижнего девона, но для них “не исключен и позднелохковский возраст” (Матухин, Меннер, Соколов и др., 1995, с. 20).

Подотряд *Amphiaspidoidei*

Диагноз. Все пластинки головуловищного панциря слиты, за исключением (иногда) вентральной. Передний конец панциря закруглен или спрямлен, боковые края гладкие или с зубцами. Орбиты у переднего дорсального края панциря. Есть преспиракулярные отверстия, расположенные латерально относительно орбит. Рот вентральный, терминальный или субтерминальный. Сенсорные борозды боковой линии обычно короткие, слабо изогнутые, в продольных линиях часто расположены кулисообразно, в вентромедиальной – V-образно, с поперечными комиссурами образуют прямоугольный рисунок. Поперечные комиссуры расположены латерально относительно продольных вентральных линий. Орнамент в виде уплощенных гребешков с гладкими краями (у древних форм) или в виде туберкулированных зазубренных гребешков и бугорков. У некоторых есть тессеры. В гребешках обычно один продольный пульпарный канал.

Состав. Семейства: *Gabreyaspididae* Novitskaya, 1968; *Amphiaspididae* Obruchev, 1939; *Olbiaspididae* Obruchev, 1964; *Edaphaspididae* Novitskaya, 1968.

Распространение. Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы, п-ов Таймыр), Россия; курейский и усть-тарейский горизонты, лохков, нижний девон [Черкесова, 1994]; низы разведочнинского горизонта, пражский ярус (? верхи лохковского), нижний девон [Матухин, Меннер, Соколов и др., 1995].

Семейство *Gabreyaspididae* Novitskaya, 1968

Типовой род – *Gabreyaspis* Novitskaya, 1968.

Диагноз. Мелкие и сравнительно крупные амфиаспиды: длина панциря от 2,5 до 20 см. Панцирь полностью слит; следов подразделения на пластинки нет; его дорсальная сторона более выпуклая, чем вентральная. Передний край закруглен, задний имеет срединный выступ. Боковые края гладкие или зубчатые. Есть дорсальный гребень. Орбиты дорсальные, помещаются в антеролатеральных углах панциря. Преспиракулярные отверстия имеются. Рот вентральный. (Бранхиальные отверстия неизвестны, но явно отсутствуют на дорсальной стороне панциря). Система сенсорных органов боковой линии представлена бороздами или бороздами и каналами.

Дентиновые гребешки уплощенные или заостренные, обычно туберкулированные, с гладкими или зазубренными краями. У некоторых есть тессеры.

Состав. *Prosarctaspis* Novitskaya, 1968; *Gabreyaspis* Novitskaya, 1968; *Pelaspis* Novitskaya, 1971; *Tareyaspis* Novitskaya, 1968.

Род *Prosarctaspis* Novitskaya, 1968

Prosarctaspis: Новицкая, 1968, с. 50; 1976б, с. 51–52; 1986, с. 33; 1994, с. 118; Novitskaya, 1971, p. 48; Halstead, 1973a, p. 326.

Типовой вид – *Prosarctaspis taimyrica* Novitskaya, 1968.

Диагноз. Мелкие амфиаспиды (см. замечание). Панцирь широкий. Боковые края сзади с зубцами. *Praespiracula* широкие, примерно равны по площади орбитам. Сенсорная система боковой линии представлена бороздами. Орнамент в виде дентиновых гребешков с гладкими краями, плоских или заостренных. Тессер нет.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. П-ов Таймыр, Восточная Сибирь, Россия; белокаменные слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон.

Замечание. Для монотипических родов здесь и далее размеры даются в описаниях видов.

Prosarctaspis taimyrica Novitskaya, 1968

Рис. 13а, 43, 44. Табл. III, фиг. 1

Prosarctaspis taimyrica: Новицкая, 1968, с. 50–51, табл. 7, фиг. 2а, 2б, рис. 3; Novitskaya, 1971, p. 48, pl. I, fig. A, textfig. 13–14; Новицкая, 1986, с. 33–34, табл. 5, фиг. 1, рис. 7, 25б; 1994, с. 118, табл. 14, фиг. 1.

Голотип – ПИН, № 1925/3, дорсальный щит; местонахождение на левом притоке р. Тарей в ее приустьевой части, п-ов Таймыр, Сибирь, Россия; белокаменные слои усть-тарейского горизонта, лохковский ярус, нижний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Панцирь приблизительно полукруглый, сзади усеченный: длина приблизительно 2,5 см, максимальная ширина (в задней половине) около 3 см. Дорсальная сторона уплощена. Центральный постеродорсальный гребень отчетливый, невысокий. Передний конец панциря широко закруглен, задний прямой, с хорошо развитым медиальным выступом. Боковые края в их задней трети с крупными зубцами. *Praespiracula* по ширине примерно равны орбитам, отделены от них тонкой перегородкой. Дентиновые гребешки (4–5 на 1 мм) с гладкими краями; в латеральной области панциря и на постеродорсальном гребне они заострены, на остальной поверхности уплощенные. Гребешки расположены поперечно вдоль переднего края панциря, между супраорбитальными сенсорными бороздами – веерообразно, на остальной поверхности – продольно. Вблизи заднего дорсального края панциря между гребешками вкраплены небольшие еди-

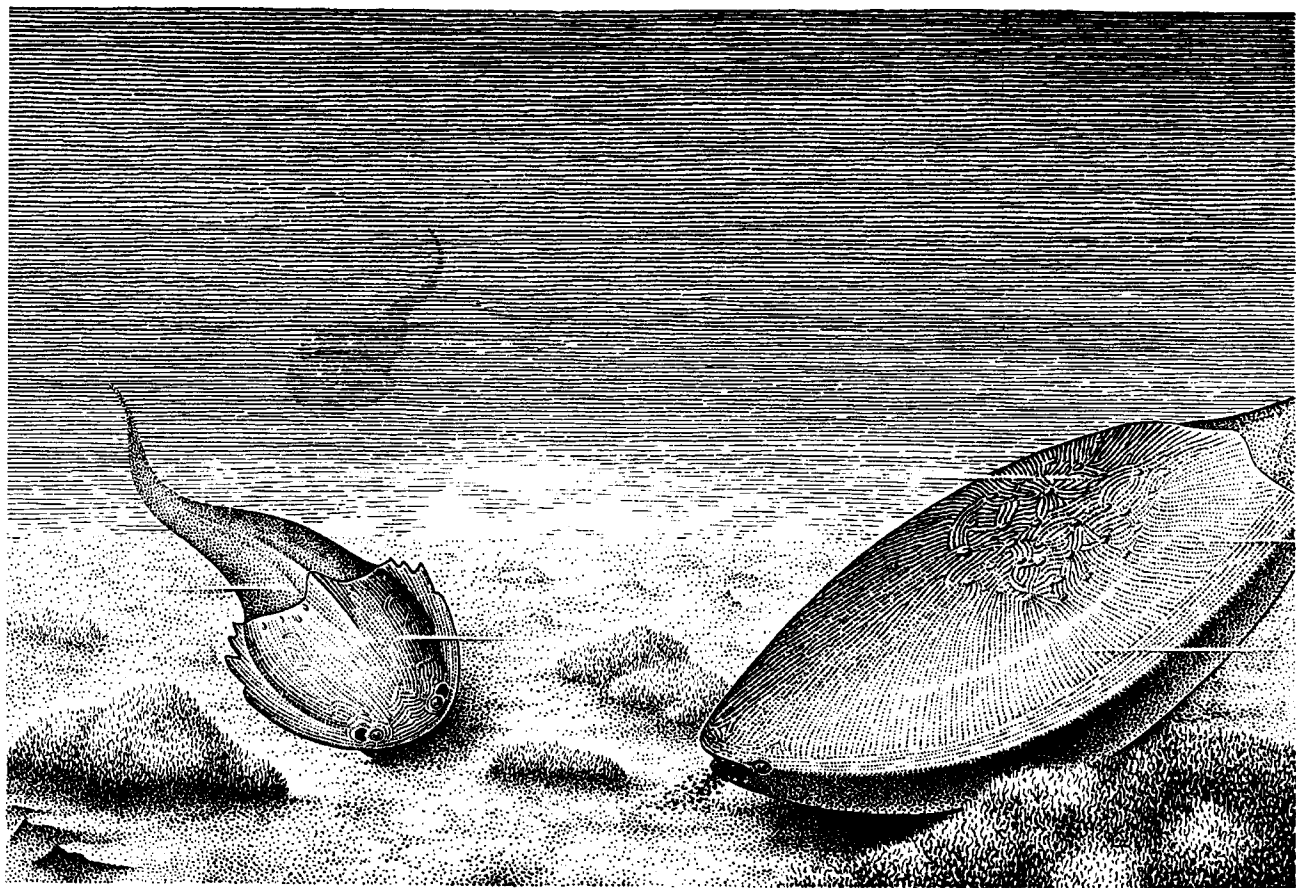


Рис. 43. *Prosarctaspis taimyrica* Novitskaya, 1968 (слева) и *Argyriaspis tcherkesovae* Novitskaya, 1971 (справа). Реконструкция в прижизненной обстановке, на дне Тарейского моря. Хвостовой отдел гипотетический

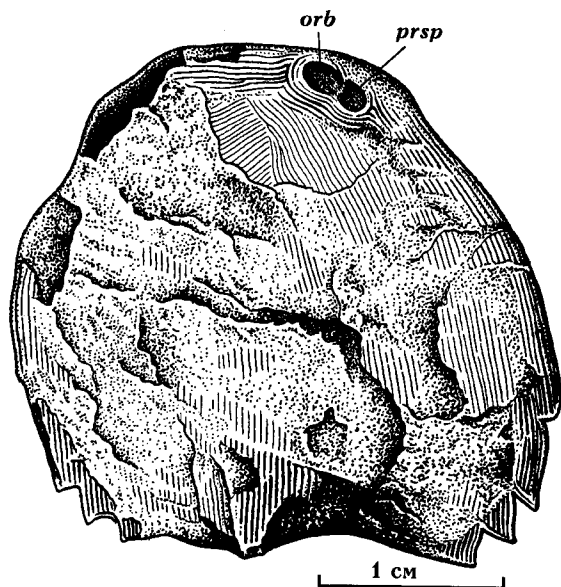


Рис. 44. *Prosarctaspis taimyrica* Novitskaya, 1968. Голотип – ПИН, № 1925/3. Местонахождение на р. Тарей, полуостров Таймыр, Сибирь, Россия; белокаменные слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон. Панцирь с дорсальной стороны [Новицкая, 1986]

orb – орбита, *prsp* – преспиракулярное жаберное отверстие

ничные бугорки. Сенсорные борозды короткие, образуют обычный прямоугольный рисунок. В дентиновых гребешках один продольный пульпарный канал.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Gabreyaspis* Novitskaya, 1968

Gabreyaspis: Новицкая, 1968, с. 51; Novitskaya, 1971, p. 50; Halstead, 1971, p. 195; 1973a, p. 286, fig. 3f; Broad, 1973, p. 44; Новицкая, 1986, с. 34; 1994, с. 118.

Типовой вид – *Gabreyaspis tarda* Novitskaya, 1968.

Диагноз. Крупные, очень широкие амфиаспиды. Боковые края панциря без зубцов. Praespiracula широкие, крупнее орбит. Система сенсорных органов боковой линии представлена бороздами и каналами. Дентиновые гребешки бугорчатые или сглаженные, с зазубренными краями. Тессеры образуют несколько непрерывных рядов вдоль переднего края панциря. Далее назад, среди гребешков вкраплены зачаточные тессеры, более многочисленные на вентральной стороне панциря.

Видовой состав. Типовой вид.

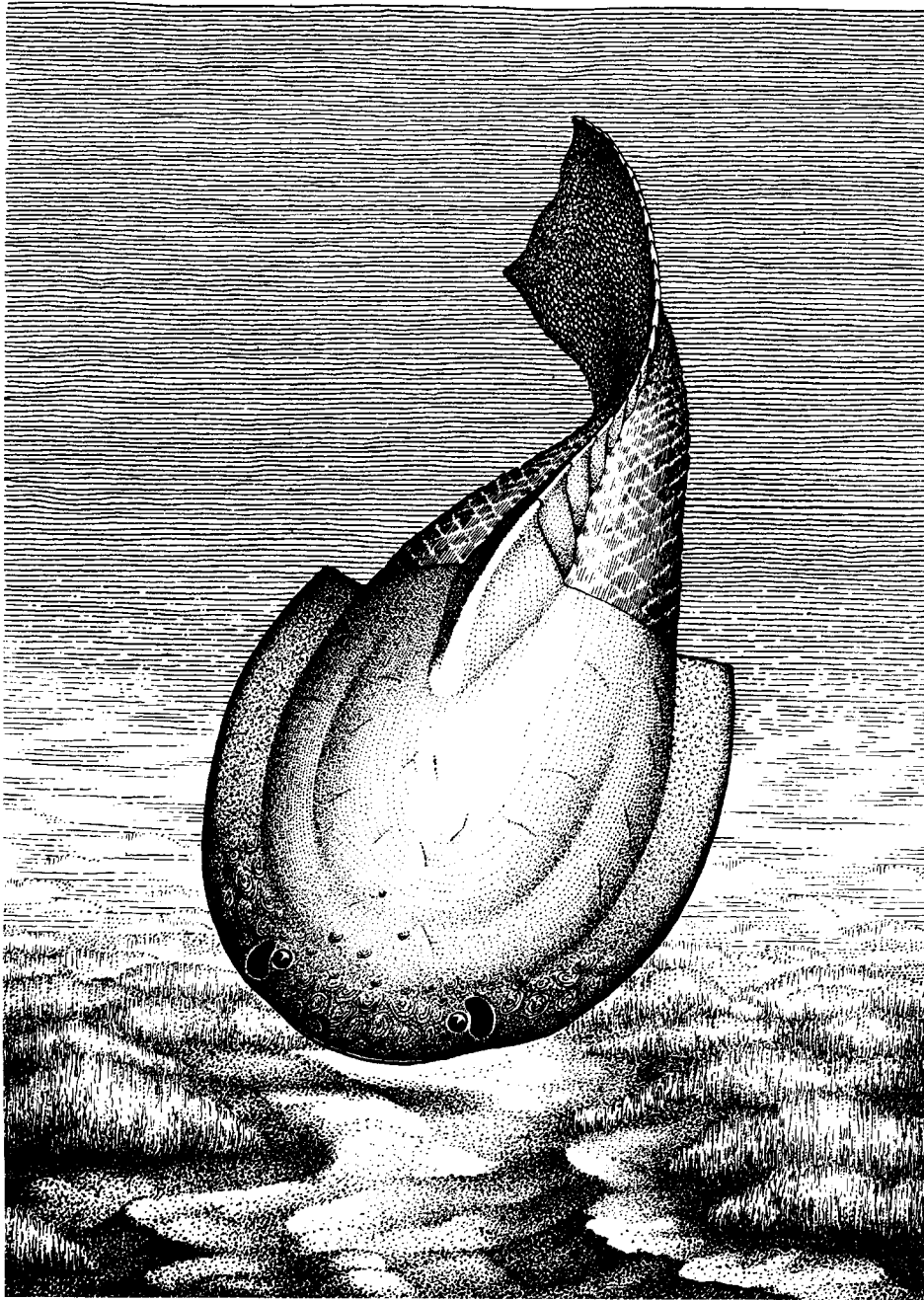


Рис. 45. *Gabreyaspis tarda* Novitskaya, 1968. Реконструкция в прижизненной обстановке (в основном по голотипу – ПИН, № 1925/4). Хвостовой отдел гипотетический (кроме коньковых чешуй)

Распространение. Местонахождение на прав. бер. р. Тарей в ее нижнем течении, п-ов Таймыр, Красноярский край, Восточная Сибирь, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон.

Gabreyaspis tarda Novitskaya, 1968

Рис. 7, 10, 13б, в, 18а, 45. Табл. III, фиг. 2

Gabreyaspis tarda: Новицкая, 1968, с. 51–55, табл. 8–9, рис. 4–6; Novitskaya, 1971, р. 50–54, pl. I, fig. B–C, pl. 2, fig. A–C, pl. 3, fig. A–B, textfig. 15–19; Halstead, 1971, р. 196, fig. 1; 1973а, р. 286, fig. 3f;

Miles, 1971, р. 50, fig. 3, 12; Новицкая, 1986, с. 35–36, табл. 5, фиг. 2, табл. 6, 7, рис. 8; 1994, с. 118, табл. 14, фиг. 3, табл. 15, фиг. 3.

Голотип – ПИН, № 1925/4, головотуловищный панцирь, передний и боковые края частично разрушены; Центральный Таймыр, нижнее течение р. Тарей, прав. бер.; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон.

Материал. Кроме голотипа, центральная часть ядра с сохранившейся вентральной пластинкой. ПИН, №1925/5. Типовое местонахождение.

Диагноз. Панцирь почти круглый, длина – около 14 см, максимальная ширина (посередине длины) –

15 см, слабо выпуклый. Дорсомедиальный гребень низкий, его длина составляет около 1/3 длины панциря. Есть небольшое постероventральное вздутие. Передний край широко закруглен, имеет слабый срединный выступ. Задний дорсальный край образует выемку; постеродорсальный выступ крупный, треугольный. Задний ventральный край прямой; постероventральный выступ округлый. Перегиб боковых краев панциря – в виде неширокого закругленного ребра. Орбиты приподняты на невысоких бугорках. Praespiracula полулунной формы, более чем вдвое крупнее орбит, латерально ограничены пологим невысоким валиком, от орбит отделены хорошо заметной перегородкой (ее ширина около 2,5 мм). Задний край ростра с неглубокой выемкой, латерально ограниченной короткими треугольными выступами. Дентиновые гребешки туберкулированные, со слабо зазубренными краями (4–5 гребешков на 1 мм в центре дорсальной стороны панциря; 3–4 в центре ventральной; 2–3 на 1 мм на ventральном медиальном вздутии). Между орбитами около 5 рядов крупных, контактирующих между собой тессер. Далее назад полноразвитые тессеры сменяются зачаточными, состоящими из примордиального бугорка и одного или нескольких сопровождающих гребешков. Зачаточные тессеры не соприкасаются между собой. Позади инфраорбитальных борозд тессеры единичны. Орнамент остальной части дорсальной стороны панциря представлен гребешками; бугорки и зачаточные тессеры редки. Гребешки преимущественно продольны, иногда образуют небольшие завитки, резко меняют направление вблизи сенсорных борозд. Боковые ребра панциря и его переднебоковые участки покрыты многоугольными бугорками. Вдоль боковых краев панциря бугорки группируются в клинья. На ventральной стороне панциря вдоль его переднего края имеются 3–4 ряда соприкасающихся тессер; назад они сменяются зачаточными и число их постепенно уменьшается. Зачаточные тессеры занимают на ventральной стороне значительно большую площадь и расположены гораздо гуще, чем на дорсальной. Гребешки, в основном, продольны. Сенсорные борозды органов боковой линии шире межреберных желобков, с обеих сторон окаймлены дентиновыми гребешками, примерно вдвое более узкими, чем остальные. Сенсорные борозды слабо изогнутые, в продольных линиях расположены кулисообразно. Комиссуры между дорсомедиальными продольными бороздами V-образны, между медиальными и латеральными – поперечны. Сенсорные каналы большого диаметра (расположение неизвестно). Толщина пластинки панциря – около 1,5 мм. В гребешках один продольный пульпарный канал. Призматические камеры образуют один слой, редко – два. Ширина камер обычно равна ширине двух-трех гребешков.

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Замечание. См. отр. Pteraspidoformes, ? Rhinopteraspis sp.

Pelaspis: Novitskaya, 1971, p. 55; Новицкая, 1986, с. 36.

Типовой вид – *Pelaspis teres* Novitskaya, 1971.

Диагноз. Крупные амфиаспиды. Панцирь удлинённый. Боковые края гладкие. Praespiracula удлинённые, узкие. Сенсорная система каналов боковой линии представлена pit lines и каналами. Орнамент в виде валиков с зазубренными краями и очень мелких бугорков между ними. Есть участки округлых бугорков, особенно многочисленные на переднем конце панциря. Орбиты и praespiracula не окружены непрерывными концентрическими валиками. Тессеры отсутствуют.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. П-ов Таймыр, Красноярский край, Восточная Сибирь, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон.

Pelaspis teres Novitskaya, 1971

Рис. 18в, 46. Табл. III, фиг. 3

Pelaspis teres: Novitskaya, 1971, p. 55–57, pl. 3, fig. C, pl. 4, fig. A, textfig. 20–22.

Голотип – ПИН, № 1925/71, ядро с фрагментами дорсальной пластинки и почти полностью сохранившейся ventральной пластинкой. Местонахождение на прав. бер. р. Тарей в ее нижнем течении, Центральный Таймыр, Сибирь, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Панцирь овальный, широкий; длина – около 20 см, максимальная ширина – 17 см. Передний конец сужен, почти прямой (задний неизвестен). Орбиты в переднебоковых углах панциря, приподняты на невысоких бугорках, обращены латерально и вверх. Praespiracula очень узкие (длина около 1 см, ширина 2 мм), начинаются заметно впереди орбиты, кончаются на уровне ее заднего края, отделены от орбит узкой перегородкой (примерно 0,8 мм). Орнамент в виде коротких (1–4 мм) гладких валиков с мелко зазубренными краями: 2,5–3,5 валика на 1 мм в центре ventральной пластинки, 4–5 в центре дорсальной и у боковых краев, 5–6 у переднего края дорсальной пластинки. Валики могут распадаться на бугорки. Небольшие участки панциря орнаментированы бугорками. Между основаниями валиков вкраплены отдельные, очень мелкие бугорки (диаметр укладывается в ширине валика от 2 до 6 раз). Валики, в основном, продольны, у переднего края дорсальной пластинки веерообразны. Вокруг орбит и преспиракулярных отверстий участки валиков чередуются с клиньями из округлых или угловатых бугорков. Сенсорные борозды окаймлены валиками, примерно в 2–3 раза более узкими, чем остальные. На ventральной стороне панциря борозды имеют типичное для Amphiastpidoidei расположение (на дорсальной – известны фрагментарно). Диаметр сенсор-

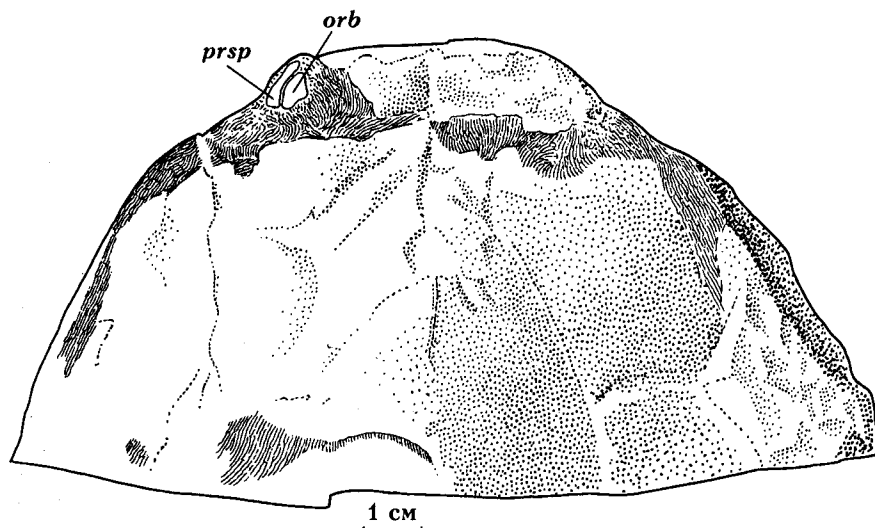


Рис. 46. *Pelaspis teres* Novitskaya, 1971. Голотип – ПИН, № 1925/71. Местонахождение на р. Тарей, полуостров Таймыр, Сибирь, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон. Передняя часть ядра с фрагментами дорсальной пластинки [Новицкая, 1986]

orb – орбита, *prsp* – преспиракулярное жаберное отверстие

ных каналов 1–1,5 мм. Каналы известны фрагментарно. Толщина пластинки панциря приблизительно 1 мм. В дентиновых валиках один продольный пульпарный канал. Призматические камеры образуют один слой, в поперечнике равны ширине 2–4 гребешков.

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Род *Tareyaspis* Novitskaya, 1968

Tareyaspis: Новицкая, 1968, с. 55; Novitskaya, 1971, р. 57; Halstead, 1973a, р. 326; Новицкая, 1986, с. 37–38.

Типовой вид – *Tareyaspis venusta* Novitskaya, 1968.

Диагноз. Крупные амфиаспиды. Панцирь удлиненный, без зубцов на боковых краях. Praespiracula удлиненные, относительно широкие. Сенсорная система каналов боковой линии представлена бороздами и каналами. Орнамент в виде бугорчатых гребешков с зазубренными краями и очень мелких бугорков между ними. Участки, покрытые только бугорками, отсутствуют. Орбиты и praespiracula окружены концентрическими гребешками. Тессер нет.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. П-ов Таймыр, Восточная Сибирь, Россия; белокаменские и урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон.

Tareyaspis venusta Novitskaya, 1968

Рис. 18г. Табл. IV, фиг. 1–2

Tareyaspis venusta: Новицкая, 1968, с. 55–57, табл. 10, фиг. 1, рис. 7, 8; Novitskaya, 1971, р. 58–61, pl. 4, fig. B, C, pl. 5, textfig. 23–26; Новицкая, 1986, с. 38, табл. 8, фиг. 2; 1994, с. 118, табл. 16, фиг. 1.

Голотип – ПИН, № 1925/9, левая передняя четверть дорсальной стороны панциря; местонахождение на прав. бер. р. Тарей в ее нижнем течении, Центральный Таймыр, Сибирь, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон.

Материал. Кроме голотипа, крупные фрагменты вентральной части панциря – экз. ПИН, № 1925/10, экз. ПИН, № 1925/72, а также мелкие фрагменты панцирей, коллекция 1925. Типовое местонахождение.

Диагноз. Панцирь широко-овальный, максимально выпуклый в задней половине. Длина 17–20 см, максимальная ширина (примерно посередине длины) – 12–17 см. Дорсомедиальный гребень высокий, вентромедиальный – небольшой, низкий. Передний край панциря почти прямой, с пологим срединным выступом. Задние срединные выступы (дорсальный и вентральный) короткие, треугольные. Боковые края на перегибе закруглены. Орбиты приближены к боковым краям панциря, приподняты на невысоких бугорках. Praespiracula бобовидные (длина 9 мм, ширина около 5 мм). Орнамент в виде коротких бугорчатых гребешков со слабо зазубренными краями: 6–7 на 1 мм в центре дорсальной пластинки, 3–4 в центре вентральной, 6–8 у боковых краев панциря. В центральных частях панциря гребешки обычно сглажены. Между гребешками рассеяны многочисленные круглые бугорки: их диаметр укладывается в ширине гребешков от двух до шести раз, иногда почти равен ей. Задний вентромедиальный выступ орнаментирован ромбическими и гексагональными бугорками. Гребешки на панцире расположены, в основном, продольно, вокруг орбит преимущественно концентрически, с небольшими изгибами; в области постеромедиальных гребней – веерообразно. Сенсорная система боковой линии представлена бороздами, с обеих сторон окаймленными гребешками более узкими, чем остальные. Борозды имеют типичное для Amphiaspidoidei расположение. Сенсорные каналы большого диаметра, до 2 мм (известны фрагментарно). Толщина панциря около 1,5 мм. В дентиновых гребешках один продольный пульпарный канал. Поперечные каналы обычно раздваиваются или ветвятся дистально, вокруг мелких бугорков расположены, в основном, радиально. Ширина призматических камер обычно равна ширине 2–3 гребешков.

Распространение. П-ов Таймыр, Красноярский край, Сибирь, Россия; белокаменные и урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон [Черкесова, 1994; Новицкая, 1994].

Семейство *Amphiaspididae* Obruchev, 1939

Типовой род – *Amphiaspis* Obruchev, 1939.

Диагноз. Крупные амфиаспиды: длина панциря 14–24 см. Панцирь полностью слит, границы пластинок не заметны. Панцирь более выпуклый дорсально, чем вентрально. Передний край закруглен. Боковые края, по-видимому, без зубцов. Есть дорсальный гребень. Орбиты расположены на дорсальной стороне панциря, вблизи его переднего края. Praespiracula, вероятно, имелись. Рот субтерминальный. Положение бронхиальных отверстий не известно. Система сенсорных борозд боковой линии полно развита. Скульптура в виде мелких бугорков с зазубренными краями, составляющих сплошной "паркет". Тессер нет.

Состав: *Amphiaspis* Obruchev, 1939; *Amphoraspis* Novitskaya et Karatajüte-Talimaa, 1989.

Род *Amphiaspis* Obruchev, 1939

Amphiaspis: Обручев, 1939, с. 316–323; 1964, с. 76; Stensiö, 1964, р. 369; Novitskaya, 1971, р. 61; Halstead, 1973a, р. 326; Новицкая, 1976, с. 51–53; 1986, с. 39.

Типовой вид – *Amphiaspis argos* Obruchev, 1939.

Диагноз. Панцирь очень широкий, округлый, без зубцов на боковых краях. Praespiracula, возможно, имелись. Сенсорные борозды с двух сторон окаймлены полосками из слившихся дентиновых бугорков. Бугорки на панцире единообразные, изредка сливаются. Тессер нет.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; низы разведочнического горизонта и, возможно, верхи курейского, низы пражского яруса и, вероятно, верхи лохковского, нижний девон [Матухин, Меннер, Соколов и др., 1995].

Amphiaspis argos Obruchev, 1939

Табл. IV, фиг. 3

Amphiaspis argos: Обручев, 1939, с. 319–323, табл. 1, фиг. 1–3; табл. 2, фиг. 1–4, 6, рис. 1a, б; 1964, с. 76, табл. 1, фиг. 6, рис. 59–60; Stensiö, 1964, р. 263, fig. 85; Novitskaya, 1971, р. 61–63, pl. 4, fig. D; Новицкая, 1976, с. 52, фиг. 15; 1986, с. 39–40, табл. 8, фиг. 3.

Голотип – ЦНИГР М, № 4090-2, крупный фрагмент антеролатеральной части панциря; лев. бер. р. Курейка, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия;

низы разведочнического горизонта, низы пражского яруса или верхи лохковского, нижний девон.

Материал. Крупный фрагмент центральной части панциря – экз. ПИН, № 1927/4; местонахождение Талнах (зерновыи материал), Норильский район, Красноярский край, Восточная Сибирь, Россия; верхи курейского горизонта или низы разведочнического, лохков, нижний девон.

Диагноз (в основном, по [Обручев, 1939]). Панцирь округло-квадратный: длина и ширина – около 24 см. Постеродорсальный гребень треугольный в сечении. Передний край широко закруглен, боковые несколько спрямлены, без зубцов. Орбиты у переднего края панциря приподняты на невысоких бугорках, ограничены утолщенными валиками (область praespiracula разрушена). Скульптура в виде очень мелких (2–5 на 1 мм) полигональных бугорков со слабо зазубренными краями. Бугорки образуют сплошной паркет. Сенсорные борозды окаймлены с двух сторон длинными полосками из слившихся бугорков, более мелких, чем соседние. Имеется обычный для амфиаспид набор сенсорных борозд. Вентромедиальные борозды расположены V-образно, вентральные продольные – кулисообразно, состоят из большого числа отрезков. Поперечные комиссуры латеральны и медиальны по отношению к вентролатеральным продольным бороздам. Толщина панциря около 1,5 мм. В дентиновых бугорках одна полость пульпы. Иногда пульпарный канал продольный или кольцевидный. Сетчатый слой образован губчатой тканью. Последняя составляет около 1/5 общей толщины пластинки. Призматические камеры, в среднем, соответствуют ширине 3–4 бугорков, расположены преимущественно в один слой. Базальный слой тонкий.

Распространение. Местонахождение на лев. бер. р. Курейка, примерно в 80 км выше устья; кроме того, местонахождение Талнах (буровые скважины) в районе Норильска, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; низы разведочнического горизонта и, возможно, верхи курейского, лохковский ярус и низы пражского, нижний девон.

Род *Amphoraspis* Novitskaya et Karatajüte-Talimaa, 1989

Amphoraspis: Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1989, с. 113.

Типовой вид – *Amphoraspis stellata* Novitskaya et Karatajüte-Talimaa, 1989.

Диагноз. Панцирь широкий, округло-овальный, более выпуклый дорсально, чем вентрально. Передний край закруглен, боковые края без зубцов. Орбиты расположены антеролатерально (форма praespiracula не ясна). Сенсорные борозды окаймлены с обеих сторон рядом бугорков. Поперечные комиссуры расположены латерально относительно вентральных продольных борозд. Скульптура в виде звездчатых бугорков.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Таймыр, север Восточной Сибири, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон.

Замечание. На материале, имеющемся по *Amphoraspis*, остаются неясными вопросы о наличии дорсального гребня и о положении рта. Остальные признаки *Amphoraspis* согласуются с диагнозом семейства, что послужило основанием для его отнесения к Amphiaspididae.

Amphoraspis stellata Novitskaya et Karatajüte-Talimaa, 1989

Рис. 47. Табл. IV, фиг. 4, 5

Amphoraspis stellata: Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1989, с. 113–116, рис. 1, 2; Новицкая, 1994, с. 118.

Голотип – LIG, № 70/0001, ядро с сохранившимися довольно крупными фрагментами дорсальной и вентральной частей панциря; местонахождение на р. Тарей, Центральный Таймыр, Сибирь, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон (по [Черкесова, 1994]).

Материал. Хранится в Институте геологии и географии (Вильнюс, Литва). Кроме голотипа, передняя половина ядра с фрагментами пластинки панциря (LIG, № 70/0002), несколько небольших фрагментов панциря и отпечатков его поверхности. Местонахождения на р. Тарей: №№ 767, 775 [Черкесова и др., 1968]; стратиграфическая привязка та же, что у голотипа.

Диагноз. Панцирь овальный, широкий (длина 14 см, максимальная ширина 11 см). Дорсальная сторона панциря умеренно выпуклая, вентральная уплощена. Передний край панциря широко закруглен, боковые края образуют пологую выпуклую линию. Боковой перегиб в виде неширокого ребра. Орбиты небольшие, расположены антеролатерально, слегка приподняты на небольших бугорках, обращены преимущественно латерально. Преспиракулярные отверстия отделены от орбит узкой перегородкой (ее ширина около 0,9 мм), известные фрагментарно (их форма и размеры не ясны). Скульптура в виде звездчатых бугорков, уплощенных или умеренно выпуклых, покрытых тонкими гребешками. Основания бугорков зазубрены. Размеры бугорков: 3–4 на 1 мм в центре дорсальной стороны панциря, в среднем, 1 на 1 мм в центре вентральной стороны панциря и 2–3 на 1 мм вблизи бокового края вентральной стороны. Между основаниями бугорков обычных размеров могут присутствовать менее крупные бугорки округлой или неправильной формы. Имеются бугорки примерно в 2–4 раза крупнее обычных. Образований, похожих на тессеры, нет. Сенсорные борозды очень узкие, с обеих сторон окаймляются бугорками. Набор сенсорных борозд обычный для амфиаспид. Борозды образуют короткие слабоизогнутые линии. Вентролатеральные поперечные комиссуры латеральны относительно продольных вентролатеральных

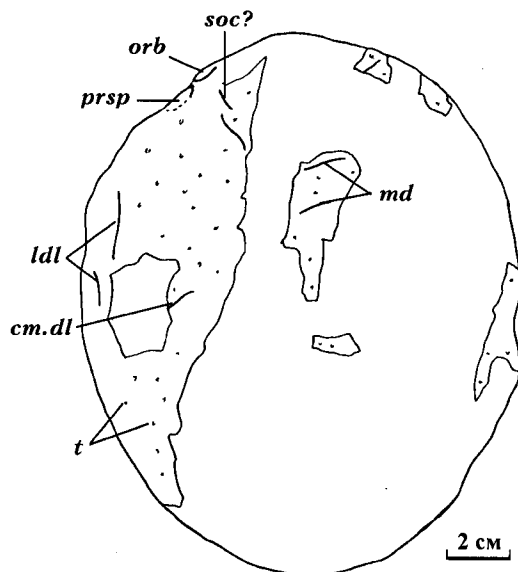


Рис. 47. *Amphoraspis stellata* Novitskaya et Karatajüte-Talimaa, 1989. Голотип – LIG, № 70/0001 (Ин-т геологии Литвы). Местонахождение на р. Тарей, полуостров Таймыр, Сибирь, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон. Ядро с сохранившимися фрагментами дорсальной пластинки [Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1989]

cm.dl – поперечные дорсолатеральные сенсорные комиссуры, *dl* – дорсолатеральные сенсорные борозды, *md* – медиальные дорсальные борозды, *orb* – орбита, *prsp* – преспиракулярное отверстие, *soc?* – супраорбитальные сенсорные борозды, *t* – дентиновые бугорки

борозд. Толщина панциря 0,8–1 мм. В бугорках различается центральная полость пульпы, иногда дающая ответвления. Базальный слой тонкий.

Распространение. Известен из местонахождений на р. Тарей (см. голотип, материал).

Семейство *Olbiaspididae* Obruchev, 1964

Типовой род – *Olbiaspis* Obruchev, 1964.

Диагноз. Небольшие и сравнительно крупные амфиаспиды, длина панциря 6–15 см. Границы пластинок (дорсальной, бронхиальных, вентральной) заметны. Вентральная пластинка иногда не слита с дорсобранхиальной частью панциря. Панцирь более выпуклый вентрально, чем дорсально. Его передний дорсальный край имеет неглубокую выемку. Задний дорсальный край образует небольшой срединный выступ, по бокам от него неглубоко вырезан; вентральный край обычно вытянут углом. Боковые края панциря гладкие или с зубцами. Дорсальный гребень присутствует не у всех. Орбиты дорсальные, помещаются в антеролатеральных углах панциря. Есть *praespiracula*. Рот терминальный. Бранхиальные отверстия крупные, расположены на дорсальной стороне панциря вблизи его заднего края, передними концами направлены латерально или медиально. Система сенсорных каналов боковой линии представлена

бороздами или бороздами и каналами. Скульптура в виде дентиновых гребешков – гладких или зазубренных и бугорчатых. Тессеры есть не у всех.

Состав. *Kureykaspis Novitskaya*, 1968; *Olbiaspis Obruchev*, 1964; *Angaraspis Obruchev*, 1964.

Род *Kureykaspis Novitskaya*, 1968

Kureykaspis: Новицкая, 1968, с. 48; 1976, с. 53; Novitskaya, 1971, р. 63; Halstead, 1973a, р. 326; Новицкая, 1986, с. 40.

Типовой вид – *Kureykaspis salebrosa* Novitskaya, 1968.

Диагноз. Небольшие амфиаспиды. Панцирь удлиненный. Вентральная пластинка не слита с дорсобранхиальной частью панциря, боковые края панциря зазубрены. Дорсального гребня нет. Praespiracula узкие, удлиненные. Бранхиальные отверстия крупные, несколько сближены, передними концами направлены медиально. Сенсорные борозды слабо заметны в орнаменте. Дентиновые гребешки уплощены, между ними расположены округлые бугорки. Тессер нет.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон.

Kureykaspis salebrosa Novitskaya, 1968

Рис. 48. Табл. V, фиг. 1

Kureykaspis salebrosa: Новицкая, 1968, с. 48–49, табл. 7, фиг. 1 а,б; рис. 2; 1976, с. 52, фиг. 4, с. 53; Novitskaya, 1971, р. 64–66, pl. 6, fig. A, textfig. 28, 29; Halstead, 1973a, р. 286, fig. 3e; Новицкая, 1986, с. 41–42, табл. 8, фиг. 4, рис. 10.

Голотип – ПИН, № 1489/206, головотуловищный панцирь с незначительными разрушениями; местонахождение на лев. бер. р. Курейка, напротив устья ручья Нижний (местное название – Орлиха), северо-запад Сибирской платформы, Сибирь, Россия; курейский горизонт (уровень пачки I, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Материал. Кроме голотипа, почти полный панцирь – ПИН, № 1489/207, 208 и фрагменты панцирей. Коллекция ПИН, № 1489; типовое местонахождение.

Диагноз. Панцирь в плане приблизительно грушевидный; длина около 6 см, максимальная ширина (на середине длины) около 4 см. Передний конец узкий и несколько вытянутый. Передний край с неглубокой широкой выемкой. Задний дорсальный край плавно вогнут; имеется короткий заостренный центральный выступ. Задний вентральный край почти прямой. Вентральный выступ короче и шире дорсального. Панцирь существенно уплощен дорсо-вентрально. Боковая кайма узкая, продолжается от области praespiracula до заднего края панциря. На ее перегибе около десяти мелких

зазубрин с каждой стороны. Орбиты на переднем конце панциря, в основании его суженной части. Преспиракулярные отверстия вытянуты продольно (длина около 3 мм, ширина около 0,7 мм), отделены от орбит узкой перегородкой. Бранхиальные отверстия косопоперечные, крупные (длина 6–7 мм, максимальная ширина около 2 мм), полностью включены в дорсальную пластинку вблизи ее заднего края. Дентиновые гребешки (3–5 на 1 мм) уплощенные, гладкие или слабо зазубренные. Между гребешками вкраплены мелкие и крупные дентиновые бугорки. Диаметр бугорков 0,15–0,5 мм. Мелкие бугорки круглые, уплощенные; крупные – овальные, выпуклые. Овальные бугорки преобладают в задней половине панциря. Гребешки расположены поперечно между супраорбитальными сенсорными каналами, на остальном панцире – преимущественно продольно. Сенсорные борозды в 2–3 раза шире межреберных желобков. Окаймляющие гребешки не отличаются от остальных. Толщина панциря около 0,2 мм. В дентиновых гребешках два крупных продольных пульпарных канала, редко – один. Продольные каналы связаны между собой редкой сетью каналов. В овальных бугорках один центральный пульпарный канал. Мелкие дентиновые бугорки имеют центральную полость пульпы. Диаметр призматических камер в среднем равен ширине двух дентиновых гребешков.

Распространение. Красноярский край, северо-запад Сибирской платформы, Сибирь, Россия; курейский горизонт (пачка I, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Род *Olbiaspis Obruchev*, 1964

Olbiaspis: Обручев, 1964, с. 78, табл. IV, фиг. 1, рис. 65; Novitskaya, 1971, р. 66; Halstead, 1973a, р. 286; Broad, 1973, р. 44; Новицкая, 1976, с. 51, 53; 1986, с. 42.

Типовой вид – *Olbiaspis coalescens* Obruchev, 1964.

Диагноз. Широкие, округлые амфиаспиды среднего и крупного размера: длина панциря 13–14,5 см, ширина – 13–18,5 см. Вентральная пластинка обычно не слита с дорсобранхиальной частью панциря. Иногда заметны границы дорсальной и бранхиальных пластинок. Боковые края панциря гладкие или с зубцами. Есть дорсальный гребень. Praespiracula немного крупнее орбит, расширяются назад. Бранхиальные отверстия крупные, помещаются в постеролатеральных углах панциря, передними концами направлены антеролатерально. Сенсорная система органов боковой линии в виде борозд и каналов. Дентиновые гребешки бугорчатые, с зазубренными краями. Межреберные желобки узкие. Между дентиновыми гребешками рассеяны изолированные тессеры, в различной степени сформированные, и отдельные округлые дентиновые бугорки. Последние, по-видимому, представляют примордиальные элементы неразвившихся тессер.

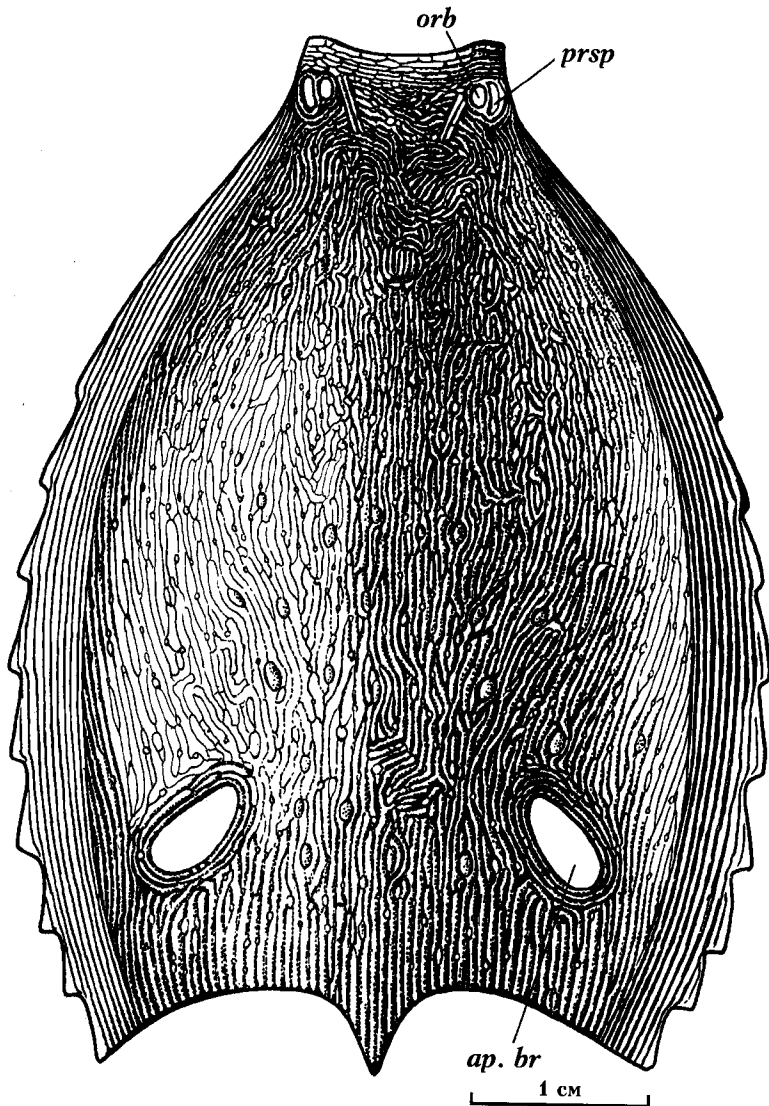


Рис. 48. *Kureykaspis salebrosa* Novitskaya, 1968. Реконструкция панциря с дорсальной стороны (в основном по голотипу – ПИН, № 1489/206) [Новицкая, 1986]

ap.br – задние жаберные отверстия, *orb* – орбиты, *prsp* – преспиракулярные жаберные отверстия

Видовой состав. *Olbiaspis coalescens* Obruchev, 1964; *O. latissima* Novitskaya, 1986.

Распространение. Красноярский край, северо-запад Сибирской платформы, Сибирь, Россия; курейский горизонт (пачка II, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Olbiaspis coalescens Obruchev, 1964

Рис. 13е, 18б, 49. Табл. V, фиг. 2–4

Menneraspis coalescens: Obruchev, 1958 (nom. nud.).

Olbiaspis coalescens: Обручев, 1964, с. 78, табл. 4, фиг. 1, рис. 65; Novitskaya, 1971, р. 66–73, pl. 6, fig. B, C, pl. 7, pl. 8, textfig. 30–36; Halstead, 1973a, p. 286, fig. 3d; Новицкая, 1976, с. 51–52, фиг. 7; 1986, с. 43–44, табл. 9, фиг. 1, 2, рис. 11.

Голотип – ПИН, № 1489/4, панцирь, несколько разрушенный у переднего и заднего краев; местонахождение на лев. бер. р. Курейка, напротив устья

ручья Нижний, Красноярский край, северо-запад Сибирской платформы, Сибирь, Россия; курейский горизонт (пачка I, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Материал. Много экземпляров, в том числе внутреннее ядро панциря с хорошо сохранившимися отпечатками правой орбиты и преспиракулярного отверстия – ПИН, № 1489/205; дорсальная часть панциря изнутри – ПИН, № 1489/74; ядро панциря: на его вентральной поверхности видны отпечатки сенсорных каналов боковой линии – ПИН, № 1489/107a; неполная вентральная пластинка с хорошо сохранившейся скульптурой (между дентиновыми гребешками видны многочисленные в различной степени сформированные тессеры) – ПИН, № 1489/98; вентральная пластинка: видна смена скульптуры на вентромедиальном выступе – ПИН, № 1489/101 и др. Весь указанный материал происходит из типового местонахождения.

Диагноз. Панцирь почти круглый, сзади усеченный: длина 13–14 см, ширина около 13 см. Вен-

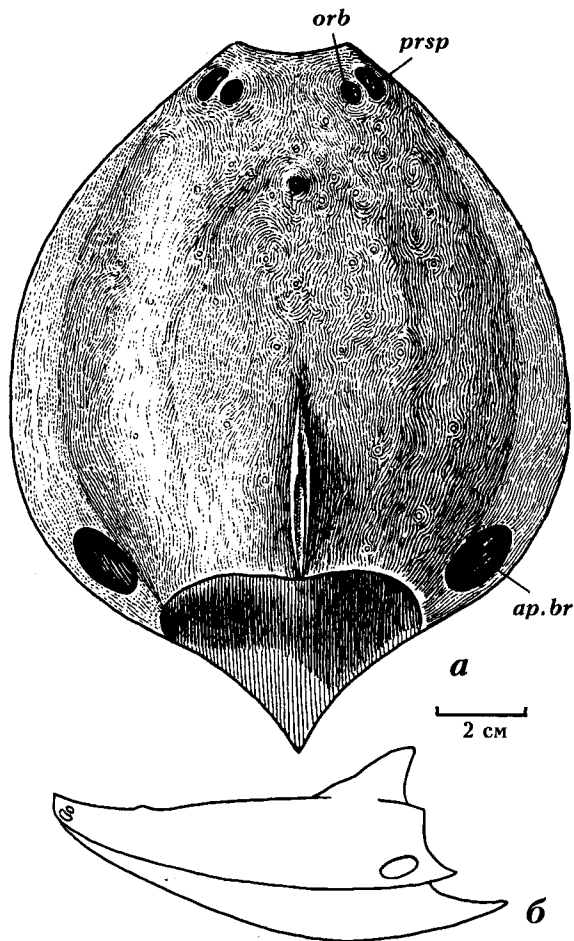


Рис. 49. *Olbiaspis coalescens* Obruchev, 1964. Реконструкция панциря: а – с дорсальной стороны (в основном по голотипу – ПИН, № 1489/4), б – сбоку [Новицкая, 1986]

ap.br – задние жаберные отверстия, orb – орбиты, prsp – преспиракулярные отверстия

тральная выпуклость резко преобладает над дорсальной. Дорсальный гребень высокий, тонкий, треугольный; имеет узкую полость в основании. Передний конец панциря сужен и слегка вытянут, несколько поднимается вверх. Передний край с полой выемкой. Задний дорсальный край неглубоко вырезан, имеет короткий срединный выступ. Постероventральный край вытянут в длинный треугольный выступ. Боковые края дугообразно изогнуты, зубцов нет. Границы дорсальной пластинки обычно заметны. Вентральная пластинка овальная, ее передний край спрямлен. Орбиты обращены дорсолатерально, помещаются в основании сужения переднего конца панциря. Praespiracula широкие (длина 7,5 мм, ширина у переднего конца 2 мм, у заднего – примерно 4,5 мм), отделены от орбит узкой перегородкой (около 0,8 мм). Бранхиальные отверстия овальные, крупные (длина 1,9 см, ширина 0,8 см), помещаются на границе центральной части панциря и боковой каймы. Дентиновые гре-

бешки туберкулированные с резко зазубренными краями (3–5 на 1 мм в центре дорсальной пластинки, 2–4 – в центре вентральной, 4–5 – вблизи боковых краев панциря). Между гребешками могут быть вкраплены бугорки и тессеры. Диаметр бугорков обычно в 1,5–2 раза превосходит ширину гребешков, края зазубрены. Полно развитые тессеры редки. Обычно они сформированы в различной степени. Тессеры не соприкасаются между собой и не образуют рядов. Гребешки расположены, в основном, продольно, в области дорсального гребня и вентрального выступа – веерообразно, вблизи сенсорных борозд иногда образуют завитки. Задний вентральный выступ покрыт ромбовидными или каплевидными бугорками. Сенсорные борозды той же ширины, что и межреберные желобки, обычно окаймлены дентиновыми гребешками. На дорсальной стороне имеются супраорбитальные, инфраорбитальные, продольные дорсомедиальные, дорсолатеральные борозды и поперечные комиссуры. Продольные дорсомедиальные сенсорные линии иногда редуцированы до единичных коротких борозд. Посторальные борозды длинные. В вентромедиальных линиях пять–шесть пар V-образно расположенных сегментов. Вентромедиальные поперечные комиссуры обычно отсутствуют. Вентролатеральные поперечные комиссуры латеральны относительно вентральных продольных борозд. Кроме сенсорных борозд имеется система сенсорных каналов. Диаметр сенсорных каналов превышает толщину пластинки панциря. Расположение каналов не совпадает с расположением борозд (о сенсорных каналах дорсальной пластинки нет данных). Посторальные каналы расположены V-образно. Вентромедиальные и вентролатеральные продольные каналы соединяются длинными поперечными комиссурами. Толщина пластинки панциря примерно – 0,8–1 мм. В дентиновых гребешках один продольный пульпарный канал, от которого к межреберным желобкам отходят короткие поперечные каналы. Ретикулярный слой плотный, составляет 1/5–1/8 общей толщины пластинки панциря.

Распространение. Местонахождения на лев. бер. р. Курейка, против устья ручья Нижний и выше по течению Курейки, до линии первого сброса; р. Кулюмбе; местонахождение Талнах (зерновое материаль), район Норильска, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт (пачка II, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Olbiaspis latissima Novitskaya, 1986.

Рис. 50

Olbiaspis latissima: Новицкая, 1986, с. 44–45, рис. 12.

Голотип – ПИН, № 1489/311, почти полный панцирь с дорсальной стороны: передний конец разрушен (края орбит сохранились частично, praespiracula и ротовое отверстие не сохранились); местона-

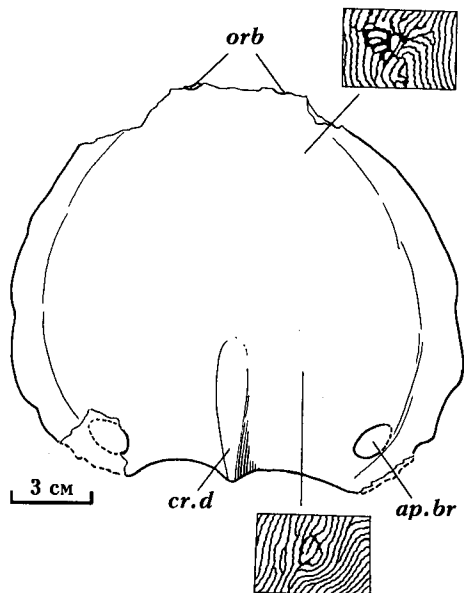


Рис. 50. *Olbiaspis latissima* Novitskaya, 1986. Голо-тип – ПИН, № 1489/311. Местонахождение на р. Курейка, Красноярский край, Сибирь, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон. Панцирь с дорсальной стороны, на выносках показана скульптура (по [Новицкая, 1986])

ap.br – задние жаберные отверстия, *cr.d* – дорсальный гребень, *orb* – края орбит

хождение на лев. бер. р. Курейка, против второго острова, северо-запад Сибирской платформы, Сибирь, Россия; курейский горизонт (уровень пачки II, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Панцирь округлый, очень широкий, сзади усеченный: длина 14,5 см (от задней границы орбит до конца постеродорсального срединного выступа), максимальная ширина (в задней половине панциря) 18,5 см. Дорсальный щит уплощенный, особенно сильно вдоль боковых краев, где он образует боковую кайму. Передний конец панциря несколько поднимается вверх. Центральная часть задней половины панциря слабо выпуклая, более всего в области дорсального гребня. Длина основания последнего равна примерно 1/3 длины панциря. Форма переднего края панциря неизвестна. Задний край полого вырезан; есть короткий треугольный срединный выступ. Боковые края образуют зубцы – закругленные, очень слабо выступающие. Вентральная пластинка неизвестна. Орбиты расположены дорсально (известны частично: рис. 50). (Praespiracula не сохранились). Бранхиальные отверстия крупные, овальные, расположены в постеролатеральных углах дорсального щита на границе с боковой каймой. Панцирь орнаментирован дентиновыми гребешками (3–5 на 1 мм), туберкулированными, с отчетливо зазубренными краями. Межреберные желобки узкие. Между гребешками вкраплены отдельные округлые бугорки. Последние равны по ширине гребешкам или их немного превосхо-

дят. Вокруг некоторых бугорков гребешки группируются в тессеры. Тессеры развиты в различной степени: вокруг примордиального бугорка различаются один-два и больше окаймляющих гребешков. Сенсорные борозды той же ширины, что и межреберные желобки, с одной или с двух сторон окаймлены гребешками.

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Род *Angaraspis* Obruchev, 1964

Angaraspis: Обручев, 1964, с. 79, табл. V, фиг. 2, рис. 67; Novitskaya, 1971, p. 73; Broad, 1973, p. 44; Halstead, 1973a, p. 326; Новицкая, 1986, с. 45–46.

Типовой вид – *Angaraspis urvantzevi* Obruchev, 1964.

Диагноз. Среднего размера амфиаспиды. Панцирь ромбовидный, все пластинки полностью слиты. В орнаменте заметны границы дорсальной, вентральной и бранхиальных пластинок. Боковые края без зубцов. Боковая кайма (бранхиальные пластинки) в виде треугольных выступов. Есть дорсальный гребень. Praespiracula расширяются назад. Бранхиальные отверстия в постеродорсальных углах панциря крупные, передними концами направлены антеролатерально. Есть сенсорные борозды и каналы. Дентиновые гребешки, насколько известно, иногда группируются в тессеры. Тессеры не соприкасаются. Межреберные желобки очень широкие.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Местонахождение на лев. бер. р. Курейка (в 80 км выше устья, напротив впадения ручья Нижний), местонахождения на реках Северная (среднее течение) и Котуй (среднее течение), Восточная Сибирь, Россия; курейский горизонт (верхи пачки I, пачка II, нижняя часть пачки III, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Замечание. В перечне амфиаспид из курейской свиты Сибирской платформы Д.В. Обручев [1958] упоминает *Angaraspis marinae* Obr. (nom. nud.). Этот вид им нигде не описан. В изученных нами материалах есть фрагменты панцирей, которые, возможно, принадлежат *Angaraspis*, но их сохранность недостаточна, как нам кажется, для обоснованного выделения второго вида.

Angaraspis urvantzevi Obruchev, 1964

Рис. 51. Табл. V, фиг. 5

Angaraspis urvantzevi: Обручев, 1964, с. 79, табл. 5, фиг. 1–2, рис. 67; Novitskaya, 1971, p. 73–77, pl. 9, 10, textfig. 37–41; Новицкая, 1976, с. 52, рис. 1, фиг. 7; 1986, с. 46–47, табл. 9, фиг. 3, рис. 13.

Голотип – ПИН, № 1489/5, ядро и левая бранхиальная пластинка этой же особи; местонахождение на лев. бер. р. Курейка, напротив устья ручья Нижний (примерно в 80 км выше устья Курейки), Восточная Сибирь, Россия; курейский горизонт (пачка II, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

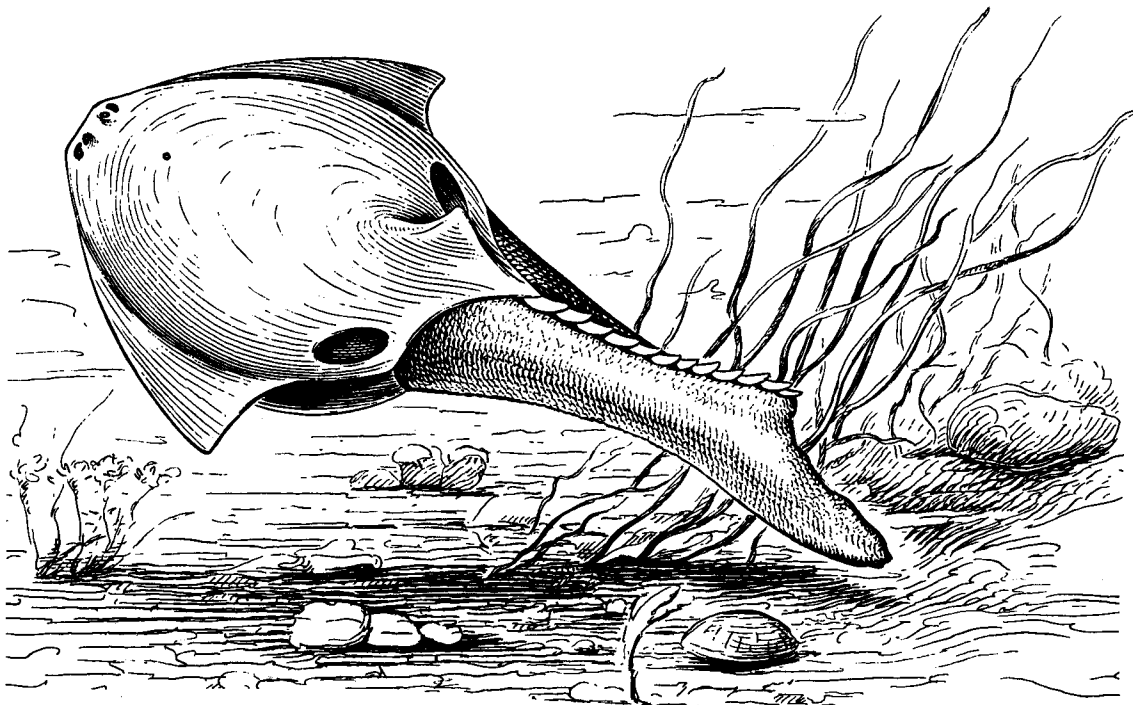


Рис. 51. *Angaraspis urvantzevi* Obruchev, 1964. Реконструкция в прижизненной обстановке. Хвостовой отдел гипотетический [Новицкая, 1986]

Материал. Кроме голотипа, вентральная пластинка с внутренней стороны – ПИН, № 2573/12; внутреннее ядро панциря: видны левая орбита, преспиракулярное и бранхиальное отверстия, ПИН, № 1489/285; дорсальная часть панциря изнутри – ПИН, № 1489/275; типовое местонахождение. Фрагменты ядер и бранхиальных пластинок – коллекции ПИН, № 1489 и 2573, типовое местонахождение и местонахождения на реках Северная и Котуй (см. распространение рода *Angaraspis*).

Диагноз. Панцирь широкий, ромбовидный, длина 10–11 см, максимальная ширина (посередине длины, без учета бранхиальных пластинок) около 7 см. Дорсальная сторона уплощенная, вентральная – резко выпуклая; максимальная выпуклость в ее задней трети. Дорсомедиальный гребень треугольный, с небольшой центральной полостью в основании. Полость открывается на внутренней поверхности дорсальной пластинки. Передний конец панциря сужен. Передний край прямой или слегка вогнутый. Задний конец вытянут в заостренный выступ, более узкий и длинный на вентральной стороне. Боковые края образованы бранхиальными пластинками. Последние плоские, треугольные, расположены параллельно продольной оси тела. Орбиты дорсальные, помещаются в переднебоковых углах панциря на невысоких бугорках, обращены латерально и вверх. Praespiracula примерно равны по размеру орбитам. Наружное отверстие ротовой полости небольшое, овально-поперечное. Бранхиальные отверстия овальные, полностью включены в дорсальную пластинку. Скульптура известна очень фрагментарно, имеет вид бугор-

чатых гребешков с зазубренными краями (3–2 на 1 мм на дорсальной пластинке, 2–3 – на вентральной, 1,5–3 – на бранхиальных). Гребешки обычно (не всегда) группируются в тессеры, могут распадаться на бугорки. Межреберные желобки равны по ширине гребешкам или их превосходят. Гребешки на бранхиальных пластинках параллельны переднебоковому краю пластинки. Сенсорные борозды окаймлены с двух сторон, известны фрагментарно. Сенсорные каналы крупного диаметра. Вентромедиальные и вентролатеральные продольные каналы соединяются поперечными комиссурами под прямым углом (как обычно у *Amphiaspidoidei*). Толщина панциря 0,7–1 мм. В дентиновых гребешках один продольный пульпарный канал. Ретикулярный слой плотный. Призматические камеры образуют один слой. Базальный слой тонкий.

Распространение. Местонахождения на р. Северная (среднее течение), р. Котуй (среднее течение) и на р. Курейка, лев. бер. против устья ручья Нижнего и выше по течению, до первого сброса, северо-запад Сибирской платформы, Сибирь, Россия; курейский горизонт (верхи пачки I, пачка II, нижняя часть пачки III, по [Новицкая, 1986]), лохов, нижний девон.

Семейство Edaphaspididae Novitskaya, 1968

Типовой род – *Edaphaspis* Novitskaya, 1968.

Диагноз. Крупные амфиаспиды. Панцирь полностью слит. Границы пластинок неразличимы.

Дорсальная сторона более выпуклая, чем вентральная. Задний дорсальный край образует выемку. Боковые края с крупными зубцами. Дорсального гребня нет. Бранхиальные отверстия сближены, расположены в постеромедиальной области дорсальной пластинки. Скульптура в виде мелких валиков и округлых бугорков. Тессер нет. Сведения об орбитах, *praespiracula*, переднем конце панциря и сенсорных каналах отсутствуют.

Состав. *Edaphaspis Novitskaya*, 1968.

Род *Edaphaspis Novitskaya*, 1968

Edaphaspis: Новицкая, 1968, с. 57; Novitskaya, 1971, р. 77; Halstead, 1973a, р. 326; Новицкая, 1986, с. 47.

Типовой вид – *Edaphaspis bystrowi* Novitskaya, 1968.

Диагноз. Панцирь широкий, округлый. Боковые зубцы увеличиваются в размерах к его заднему краю. Бранхиальные отверстия тесно сближены. Система боковой линии в виде борозд. Дентиновые гребешки и бугорки образуют сложное переплетение.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Северо-западная часть Сибирской платформы, Сибирь, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон.

Edaphaspis bystrowi Novitskaya, 1968

Рис. 52. Табл. VI, фиг. 1

Edaphaspis bystrowi: Новицкая, 1968, с. 57–58, табл. 10, фиг. 2, рис. 9; Novitskaya, 1971, р. 78–79, pl. 11, fig. A, B, textfig. 42, 43; Новицкая, 1986, с. 48, табл. 10, фиг. 1, рис. 14.

Голотип – ПИН, № 1489/59, дорсальная часть панциря (передний конец разрушен); местонахождение на лев. бер. р. Курейка, выше Первых Щек, северо-запад Сибирской платформы, Сибирь, Россия; верхи курейского горизонта (пачка III, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Материал. Кроме голотипа, фрагмент боковой каймы и центральной части панциря – ПИН, № 1489/67; фрагмент центральной части панциря: на дорсальной стороне видно положение бранхиальных отверстий, сближенных у центральной продольной оси панциря в его задней трети – ПИН, № 1489/61; типовое местонахождение.

Диагноз. Форма панциря приблизительно полукруглая. Панцирь широкий (максимальная ширина около 20 см), сильно уплощен дорсовентрально. В задней трети есть дорсальное центральное вздутие. Задний дорсальный край с широкой закругленной выемкой. Боковая кайма резко уплощается в латеральном направлении, расширяется назад. Боковые зубцы (10–12 с каждой стороны) треугольные, покрывают весь боковой край, задние крупнее передних. Бранхиальные отверстия овальные: длина около 1 см, ширина 0,6 см, помещаются вблизи заднего края панциря на дорсальном центральном взду-

тии. Расстояние между ними примерно равно ширине одного из них. Отверстия вытянуты продольно, их передние концы могут быть обращены медиально. Орнамент в виде мелких дентиновых бугорков, разделенных короткими выпуклыми гребешками. Последние иногда образуют сложную сеть. Диаметр бугорков 0,2–0,5 мм. Иногда между основаниями бугорков и гребешков имеются бугорки значительно меньших размеров. На дорсальном медиальном вздутии гребешки (3 на 1 мм) ориентированы, в основном, продольно. На боковых зубцах они расположены преимущественно поперечно по отношению к оси зубца, иногда туберкулированы, могут распадаться на отдельные бугорки. Сенсорные борозды боковой линии известны крайне фрагментарно. Толщина панциря 1–1,5 мм. В дентиновых бугорках имеется центральная пульпарная полость или циркулярный пульпарный канал, от которого к межреберным желобкам отходят радиальные поперечные каналы. В гребешках обычно два широких пульпарных канала, иногда сливающихся в один. Продольные каналы соединены между собой и с межреберными желобками поперечными каналами. Призматические камеры занимают почти всю толщину пластинки. Обычно их диаметр значительно больше, чем у дентиновых бугорков. В боковых зубцах панциря призматические камеры удлиненные, образуют несколько слоев.

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Подотряд *Hibernaspidoidei*

Диагноз. Все пластинки панциря слиты, за исключением (иногда) вентральной. Передний конец обычно вытянут в ротовую трубку (последняя отсутствует у древних форм). Боковые края с зубцами (исключение *Putoranaspis*). Орбиты на боковом ребре панциря или на его дорсальной стороне, или у переднего края ротовой трубки, или отсутствуют. Нет *praespiracula*. Рот вентральный, субтерминальный или терминальный; у форм, имеющих ротовую трубку, – на ее конце. Есть сенсорные борозды и, возможно, у некоторых сенсорные каналы. Супраорбитальные сенсорные борозды присутствуют не всегда. Продольные пары борозд (медиальная и латеральная) образуют с поперечными комиссурами прямоугольный рисунок. Поперечные комиссуры обычно латеральны относительно вентральных продольных борозд. Скульптура имеет вид широких полос с гладкими краями. У некоторых есть гексагональные крупные бугорки. Между полосками иногда вкраплены отдельные округлые бугорки. Полоски, в основном, расположены радиально. Тессер нет. В дентиновых полосках обычно два продольных пульпарных канала.

Состав. *Eglonaspidae* Tarlo, 1962; *Hibernaspidae* Obruchev, 1939; *Aphataspidae* Novitskaya, 1971.

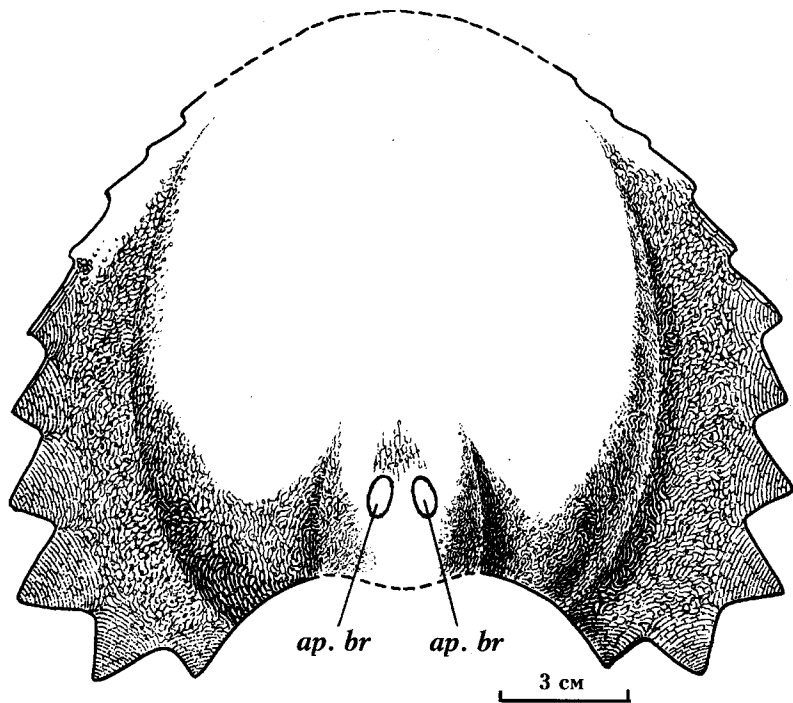


Рис. 52. *Edaphaspis bystrowi* Novitskaya, 1968. Реконструкция дорсальной стороны панциря (по голотипу – ПИН, № 1489/59 и экз. ПИН, № 1489/61, 67) (по [Новицкая, 1986]).
ap.br – жаберные отверстия.

Распространение. Северо-запад Сибирской платформы, п-ов Таймыр, о. Котельный, Восточная Сибирь, Россия; лохковский ярус – (?) низы пражского, нижний девон.

Семейство Eglonaspidae Tarlo, 1962

Типовой род – *Eglonaspis* Obruchev, 1959.

Диагноз. Амфиаспиды среднего и очень крупного размера. Длина панциря от 8,5 до 30 см и больше. Вентральная пластинка сливается или не сливается (*Gerronaspis*) с остальной частью панциря. Границы между дорсальной, вентральной и брахиальными пластинками (боковой каймой) обычно заметны. Передний конец панциря у древних форм сужен и закруглен, у остальных вытянут в ротовую трубку. Задний край имеет срединный выступ заостренный или закругленный. Боковые края с зубцами в задней половине. У некоторых есть дорсальный шип. Орбиты на боковом ребре панциря или на дорсальной стороне ротовой трубки, или отсутствуют. Рот вентральный либо на конце ротовой трубки. Система сенсорных борозд боковой линии вполне развита, но супраорбитальные борозды у некоторых отсутствуют (*Empedaspis*, *Pelurgaspis*). Скульптура в виде широких дентиновых полос, между которыми иногда вкраплены единичные округлые бугорки.

Состав. *Eglonaspis* Obruchev, 1959; *Gerronaspis* Novitskaya, 1971; *Lecantiaspis* Novitskaya, 1971; *Empedaspis* Novitskaya, 1971; *Pelurgaspis* Obruchev, 1964.

Род *Gerronaspis* Novitskaya, 1971

Putoranaspis: Обручев, 1964, с. 60–61 (pars).

Gerronaspis: Novitskaya, 1971, p. 80–81; Halstead, 1973a, p. 327; Новицкая, 1986, с. 50.

Типовой вид – *Putoranaspis dentata* Obruchev, 1964.

Диагноз. Среднего размера амфиаспиды. Панцирь удлиненный. Вентральная пластинка не слита с дорсальной частью панциря. Границы дорсальной и брахиальных пластинок заметны. Передний конец панциря закруглен. Нет ротовой трубки. На боковых краях панциря небольшие зубцы. Дорсального шипа нет. Орбиты на боковом ребре у переднего конца панциря. Рот вентральный. Брахиальные отверстия у заднего края дорсальной пластинки. Кроме сенсорных борозд, возможно, есть каналы. Сенсорные борозды с окаймляющими гребешками. Скульптура в виде узких дентиновых гребешков. Вдоль заднего края панциря между гребешками вкраплены редкие бугорки.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Север Восточной Сибири, Россия; лохковский ярус – (?) низы пражского, нижний девон.

Замечание. Небольшой фрагмент панциря, описанный Э.Ю. Марк-Курик [Mark-Kurik, 1974] как *Gerronaspis* sp., найден на о. Котельный (Восточная Сибирь, Россия) в нижнедевонских отложениях (жединский ярус, по Марк-Курик).

Gerronaspis dentata (Obruchev, 1964)

Рис. 14а, 19а, 53. Табл. VI, фиг. 2–3

Putoranaspis dentata: Обручев, 1964, с. 60–61, табл. 3, фиг. 1, 2.

Gerronaspid dentata: Novitskaya, 1971, p. 81–85, pl. 11, fig. C, D, pl. 12, fig. A, B, textfig. 44–47; Новицкая, 1986, с. 50–53, табл. X, фиг. 2, 3, рис. 15–16.

Голотип – ПИН, № 1489/7, центральная часть панциря; местонахождение на лев. бер. р. Курейка, против второго острова, примерно в 80 км от устья, Красноярский край (северо-запад Сибирской платформы), Сибирь, Россия; курейский горизонт (пачка I по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Материал. Кроме голотипа, полная ростродорсальная часть панциря изнутри – ПИН, № 1489/304, типовое местонахождение; ростродорсальная часть панциря изнутри и значительная часть ядра того же экземпляра – ПИН, № 1489/305 а, б; отпечаток голово-туловищного панциря, на котором хорошо видна скульптура на дорсальной стороне – ПИН, № 2573/13, местонахождение на р. Курейка; ядро с фрагментами панциря – ПИН, № 2574/3 а, р. Джалтул; вентральный щит изнутри – ПИН, № 2573/14, местонахождение на р. Северная, в 6 км от ее устья; все указанные местонахождения расположены на территории Красноярского края, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон. Помимо перечисленных экземпляров, в этих же коллекциях имеются более или менее крупные фрагменты панциря.

Диагноз. Панцирь в виде овала, усеченного сзади; длина 8–11 см. Выпуклость вентральной стороны несколько больше, чем дорсальной. Передний конец примерно вчетверо уже заднего. Передний край закруглен. Задний дорсальный край спрямлен. Постеродорсальный выступ очень короткий, заостренный. Задний вентральный край полого закруглен. Боковые края в задней трети несут небольшие прямоугольные зазубрины – 6–8 с каждой стороны. Боковая кайма уплощенная, начинается позади орбит, кончается на заднем крае панциря, расширяется назад. Передний край вентральной пластинки имеет пологую выемку, задний – широко закруглен. Орбиты у переднего края панциря, на боковом ребре. Пинеальное отверстие прорезает дорсальную пластинку. Бранхиальные отверстия овальные (длина 0,7 см, ширина 0,4 см), расположены в постеролатеральных углах панциря, полностью включены в дорсальную пластинку. Дентиновые гребешки гладкие, заостренные или туберкулированные: 2–3 на 1 мм в центре дорсальной пластинки, 1–1,5 – в центре вентральной, 4 – вблизи бранхиальных отверстий. Края гребешков гладкие или зазубренные. Вблизи заднего края панциря между гребешками вкраплены овальные бугорки. Последние более многочисленны на дорсальной пластинке. Гребешки расположены поперечно между супраорбитальными сенсорными бороздами, на остальной поверхности панциря преимущественно продольно, в задней части вентральной пластинки веерообразно, от овальных бугорков расходятся радиально или огибают их. Сенсорные борозды боковой линии значительно шире межреберных желобков. Окаймляющие гребешки обычной ширины.

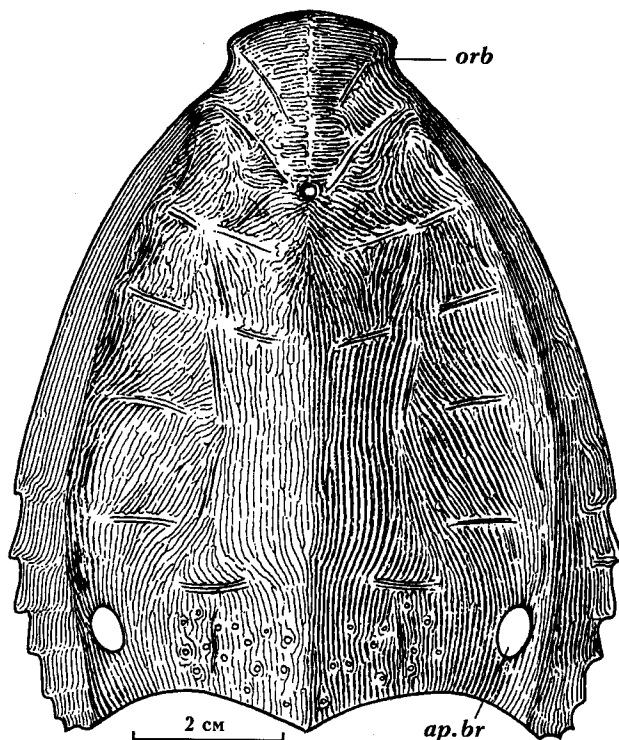


Рис. 53. *Gerronaspid dentata* (Obruchev, 1964). Реконструкция дорсальной стороны панциря (по голотипу – ПИН, № 1489/7 и экз. ПИН, № 2573/13) (по [Новицкая, 1986])

ap.br – жаберные отверстия, orb – орбиты

Система дорсальных борозд развита полностью. Продольные линии состоят из слабоизогнутых коротких борозд, около 5 пар в каждой. В задней паре дорсомедиальные сенсорные борозды сближаются между собой. Вентромедиальные борозды расположены V-образно. Продольные вентролатеральные борозды состоят из коротких сегментов. Сенсорные каналы, возможно, присутствуют. Толщина пластинки панциря 0,5 мм. В дентиновых гребешках два крупных продольных пульпарных канала, соединяющихся густой сетью кровеносных каналов. Призматические камеры образуют один слой.

Распространение. Красноярский край, Восточная Сибирь, Россия; курейский горизонт (преимущественно пачки I, II, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон. Низы разведочнического горизонта, (?) пражский ярус (или верхняя часть лохковского, по [Матухин и др. 1995]), нижний девон.

Замечание. Мелкие фрагменты панцирей, принадлежащих, возможно, *Gerronaspid dentata*, найдены в низах разведочнического горизонта [Новицкая, 1986].

Род *Lecaniaspid* Novitskaya, 1971

Eglonaspid: Обручев, 1964, с. 78 (pars).

Lecaniaspid: Novitskaya, 1971, p. 85; Halstead, 1973a, p. 327; Новицкая, 1974, с. 133–135; 1986, с. 53.

Типовой вид – *Lecaniaspid lata* Novitskaya, 1971.

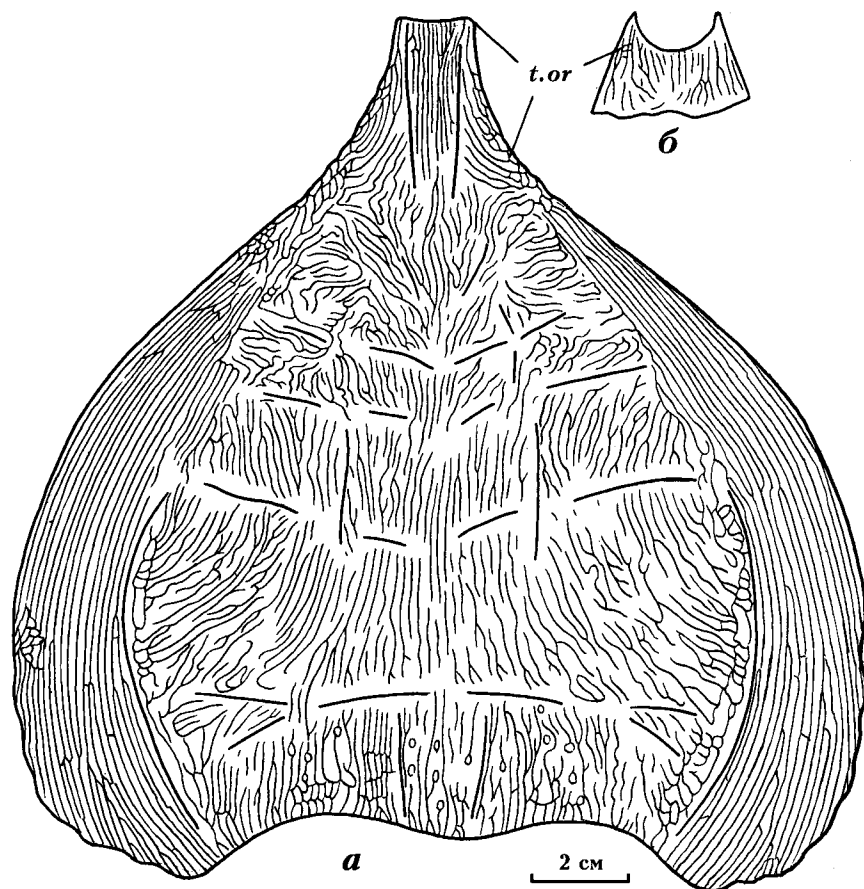


Рис. 54. *Lecaniaspis lata* Novitskaya, 1971

a – реконструкция панциря с дорсальной стороны (на основе голотипа – ПИН, № 2573/3, экз. ПИН, № 2918/4 и экз. ПИН, № 1489/308); *б* – передний конец ротовой трубки с вентральной стороны (экз. ПИН, № 1489/308). Местонахождение на р. Курейка, Красноярский край, Сибирь, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон [Новицкая, 1986].

t.or – ротовая трубка

Диагноз. Крупные амфиаспиды. Панцирь очень широкий, сердцевидный, полностью слит. Границы между дорсальной, вентральной и бронхиальными пластинками (боковой каймой) различимы. Ротовая трубка умеренной длины, ее передний дорсальный край спрямлен. Боковые края панциря с небольшими зубцами. Дорсального шипа нет. Орбит нет. Рот субтерминальный. (Бронхиальные отверстия не найдены). Сенсорные борозды боковой линии обычно без окаймляющих полос. Поперечные комиссуры латеральны и медиальны относительно вентральных продольных борозд. Скульптура в виде гладких широких дентиновых полосок; между ними у заднего края панциря вкраплены редкие округлые бугорки. На ротовой трубке скульптура в виде дентиновых гребешков, расположенных продольно.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон.

Замечание. Бронхиальные отверстия у *Lecaniaspis* не найдены. Однако их отсутствие на дорсальной пластинке может считаться установленным.

Lecaniaspis lata Novitskaya, 1971

Рис. 146, 196, 54. Табл. VI, фиг. 4

Eglonaspis rostrata (pars): Обручев, 1964, табл. 4, фиг. 3.

Lecaniaspis lata: Novitskaya, 1971, p. 86–90, pl. 12, fig. C, pl. 13, textfig. 48–52; Новицкая, 1974, с. 133–135, рис. 1, 2; 1986, с. 53–54, табл. 11, фиг. 1, рис. 17.

Голотип – ПИН, № 2573/3, крупный фрагмент панциря, передний конец и боковые края разрушены; р. Курейка, лев. бер., против впадения ручья Нижний, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт (средняя часть, уровень пачки II, [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Материал. Кроме голотипа, почти полный панцирь с хорошо сохранившейся ротовой трубкой – ПИН, № 1489/308 и крупный фрагмент панциря, видна, главным образом, его вентральная часть – ПИН, № 2918/4; р. Курейка, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт (верхняя часть пачки II – пачка III), лохков, нижний девон.

Диагноз. Панцирь сердцевидный, сильно уплощен дорсовентрально. Длина около 18 см, максимальная ширина (в задней половине) 17 см. Ротовая трубка сравнительно короткая: длина 4 см (от ее переднего края до начала боковой каймы), ширина переднего края 1,5 см. Постеродорсальный край панциря полого вырезан, центральный выступ широко закруглен. Постероventральный край спрямлен, имеет срединный выступ. Постероventральный выступ более длинный, чем дорсальный. Боковые края в виде заостренного ребра, в задней трети с неболь-

шими зубцами, порядка 8 с каждой стороны. Боковая кайма резко уплощенная, расширяется к заднему краю панциря. Рот на конце ротовой трубки. Отверстие ротовой полости округло-трапециевидное. Орнамент в виде плоских дентиновых гребешков (полос): 1,5–2 мм в центре дорсальной пластинки, 1–1,5 на 1 мм у боковых краев панциря. Гребешки на боковой кайме с низким бугорчатым гребнем. Вдоль постеродорсального края панциря между гребешками вкраплены овальные бугорки длиной 1–2,5 мм. На боковой кайме гребешки параллельны латеральным краям панциря. На центральных пластинках они продольны в центральной части и радиальны вблизи боковой каймы. Боковые концы соседних гребешков иногда образуют характерный кулисообразный рисунок. Борозды боковой линии в 3–4 раза шире межреберных желобков. Дорсомедиальные и дорсолатеральные продольные борозды прерывистые. В поперечных комиссурах обычно по 4 пары борозд. На ротовой трубке пара продольных сенсорных борозд. Есть инфраорбитальные (?) борозды. Задняя пара дорсомедиальных борозд сближена. Вентромедиальные сенсорные борозды расположены V-образно. Толщина панциря около 0,8 мм. В дентиновых гребешках два узких латеральных пульпарных канала. Между ними сложная сеть каналов, частью также пульпарных. Призматические камеры образуют один слой.

Распространение. Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт (пачки II–III), лохков, нижний девон.

Род *Eglonaspis* Obruchev, 1959

Eglonaspis: Obruchev, 1959, p. 2; Обручев, 1964, с. 78; Stensiö, 1964, p. 263, 264, 369; Novitskaya, 1971, p. 94; Halstead, 1973a, p. 327; Новицкая, 1974, с. 133; 1986, с. 55.

Типовой вид – *Eglonaspis rostrata* Obruchev, 1959.

Диагноз. Крупные амфиаспиды. Панцирь треугольный, полностью слит. Границы между дорсальной, вентральной и бронхиальными пластинками различимы. Ротовая трубка длинная, узкая, ее передний дорсальный край спрямлен. Боковые края панциря в задней части с крупными зубцами. Есть дорсальный шип. Орбит нет. Рот субтерминальный. (Бронхиальные отверстия не найдены). Есть система сенсорных борозд. Скульптура в виде широких бугорчатых полос. На ротовой трубке полоски продольные.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт (пачка III, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Eglonaspis rostrata Obruchev, 1959

Рис. 55

Eglonaspis rostrata: Obruchev, 1959, p. 2, fig. 2; Tarlo, 1962a, p. 268, fig. 11; Обручев, 1964, с. 78,

рис. 62, 63; Stensiö, 1964, p. 264, fig. 86 B; Novitskaya, 1971, p. 94–97, pl. 12, fig. D, E, F, textfig. 57–60; Halstead, 1973a, p. 286, fig. 3c; Новицкая, 1986, с. 55–56.

Голотип – ПИН, № 1489/2, ядро с фрагментами панциря; местонахождение на лев. бер. р. Курейка, выше Первых Щек, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт (пачка III, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Материал. Кроме голотипа, левая половина панциря с сохранившейся ротовой трубкой, дорсальная часть панциря отсутствует, вентральная видна, в основном, изнутри – ПИН, № 1489/32a; дорсальный шип – ПИН, № 1489/37; две ротовые трубки – ПИН, № 2573/1, 2; все экземпляры из типового местонахождения. Помимо указанных экземпляров, в этих же коллекциях (ПИН, № 1489; 2573) имеются более или менее крупные фрагменты панцирей и ядер.

Диагноз. Панцирь субтреугольный, сильно уплощен дорсовентрально: длина 20–21 см, максимальная ширина (на уровне передних боковых зубцов) 18–19 см. Вентральная выпуклость меньше дорсальной. Постеродорсальное вздутие пологое, с крупным отверстием для дорсального шипа. Шип треугольный, быстро утончается кверху: высота около 3 см, длина основания 1,5–2 см, толщина на вершине – 2,5 мм. Длина ротовой трубки приблизительно 6 см, ширина (на переднем крае) 1,7 см; ее передний дорсальный край прямой. Ротовое отверстие округло-треугольное, расположено субтерминально на вентральной стороне ротовой трубки. Задний край панциря глубоко вырезан. Постеромедиальный дорсальный выступ крупный, треугольный; вентральный – широко закруглен. Боковые края панциря в задней части образуют крупные зубцы – обычно четыре. Боковая кайма уплощенная, расширяется кзади. Пинеальный бугорок удлиненный. Расстояние между ним и передним краем панциря составляет около 1/3 длины последнего. Панцирь орнаментирован широкими уплощенными гребешками (1,5–2 мм шириной) с гладкой или бугорчатой поверхностью. Бугорки расположены беспорядочно или сгруппированы в ряды. Края гребешков обычно незазубрены. На дорсальной пластинке гребешки расходятся радиально из центра, расположенного несколько впереди дорсального шипа. На вентральной стороне ротовой трубки гребешки имеют ширину 1 мм, расположены веерообразно. На бронхиальных пластинках они параллельны латеральному краю пластинок, расширяются назад. Перегиб бронхиальных пластинок покрыт овальными или каплеобразными бугорками. Сенсорные борозды боковой линии приблизительно втрое шире межреберных желобков, не имеют окаймляющих гребешков (о расположении борозд и о сенсорных каналах нет данных). Толщина панциря около 1,2 мм. В дентиновых гребешках два узких латеральных пульпарных канала. Между ними – густая сеть кровеносных каналов, частью

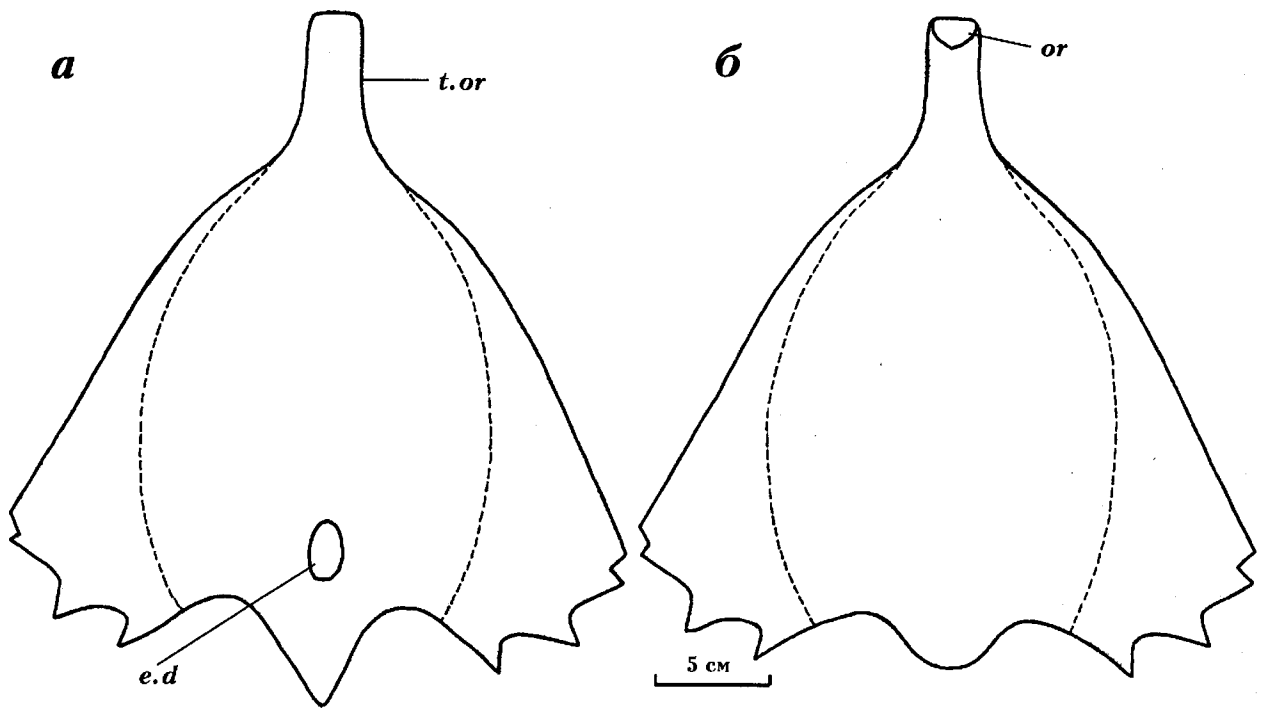


Рис. 55. *Eglonaspis rostrata* Obruchev, 1959

а – схематическая реконструкция панциря с дорсальной стороны; б – с вентральной стороны [Novitskaya, 1971].
e.d – отверстие для дорсального шипа, or – ротовое отверстие, t.or – ротовая трубка

также пульпарных. Призматические камеры обычно гексагональной формы, образуют один слой.

Распространение. Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; верхи курейского горизонта (пачка Ш, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Род *Empedaspis* Novitskaya, 1971

Empedaspis: Novitskaya, 1971, p. 90; Halstead, 1973a, p. 327; Новицкая, 1974, с. 135; 1986, с. 56.

Типовой вид – *Empedaspis inermis* Novitskaya, 1971.

Диагноз. Крупные амфиаспиды. Панцирь приблизительно треугольный, расширяется назад. Ротовая трубка короткая и широкая, ее передний дорсальный край спрямлен. Боковые края панциря с мелкими зубцами. Дорсальный гребень пологий, слабо выражен. Орбиты на переднем конце ротовой трубки. Сенсорные борозды без окаймляющих полосок, супраорбитальные борозды отсутствуют. Скульптура в виде широких дентиновых гребешков, несущих мелкие бугорки. На ротовой трубке гребешки преимущественно поперечны.

Видовой состав. Типовой вид.

Empedaspis inermis Novitskaya, 1971

Рис. 9, 14в, 56. Табл. VII, фиг. 1–2

Eglonaspis brevirostrata: Новицкая, 1967, с. 1225 (nom. nud.).

Empedaspis inermis: Новицкая, 1971, с. 88, табл. XI, фиг. 1а, б; Novitskaya, 1971, p. 90–94, pl. 14, 15, textfig. 53–56; Новицкая, 1976, с. 51–52, фиг. 19, с. 54; 1986, с. 57, табл. 12, фиг. 1; 1994, с. 118, рис. 46.

Голотип – ПИН, № 1925/46, центральная часть дорсальной стороны панциря от переднего до заднего края; местонахождение на прав. бер. р. Тарей, п-ов Таймыр, Красноярский край, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон.

Материал. Кроме голотипа, четыре небольших фрагмента панциря (колл. № 1925), в том числе фрагменты бокового края – ПИН, № 1925/53; ПИН, № 1925/48. Весь материал из типового местонахождения.

Диагноз. Панцирь приблизительно треугольный (длина около 16 см), расширяется назад, уплощен. Дорсомедиальный гребень очень низкий. Длина ротовой трубки примерно 2,3 см, ширина около 2 см, ее передний край прямой. (Задний край панциря неизвестен). Боковые края в задней части имеют мелкие зазубрины. Боковая кайма отчетливо выражена. Орбиты дорсальные, расположены в переднебоковых углах ротовой трубки. Пинеальный бугорок расположен позади основания ротовой трубки (положение ротового и бронхиальных отверстий неизвестно). Центральная часть панциря орнаментирована уплощенными незазубренными гребешками (1–2 мм шириной). Поверхность гребешков туберкулированная. Туберкулы расположены беспорядочно или образуют ряды. На ротовой трубке гребешки узкие (обычно 2 на 1 мм), слегка зазубренные. Между их основаниями в передней части

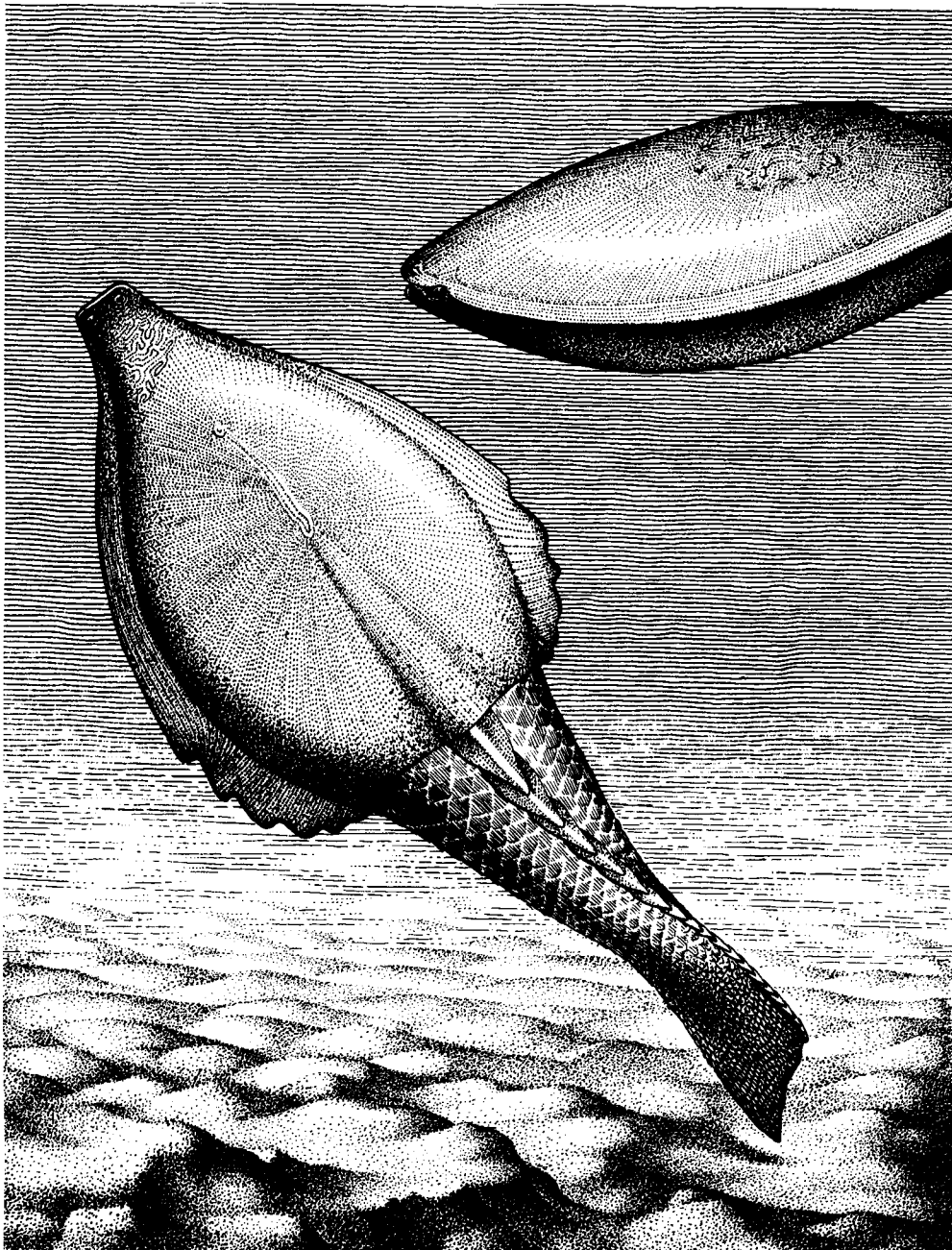


Рис. 56. *Empedaspis inermis* Novitskaya, 1971 (слева) и *Argyriaspis tcherkesovae* Novitskaya, 1971 (справа). Реконструкция в прижизненной обстановке. Хвостовой отдел гипотетический

трубки имеются многочисленные очень мелкие дентиновые бугорки. На дорсомедиальном гребне гребешки с заостренным коньком. У заднего края панциря скульптура в виде ромбовидных или каплевидных бугорков. На дорсальной стороне панциря гребешки расположены, в основном, радиально, центр радиации в задней трети пластинки. На ротовой трубке они приблизительно поперечны, на дорсомедиальном гребне – продольны. Сенсорные борозды примерно вдвое шире межреберных желобков. Инфраорбитальные сенсорные каналы оканчиваются у основания ротовой трубки. Дорсомедиальные и дорсолатеральные борозды прерывистые, в первых – около шести пар сегментов. Есть дорсомедиальные и дорсолатеральные поперечные ко-

миссуры. Толщина пластинки панциря около 0,5 мм. В дентиновых гребешках два узких латеральных пульпарных канала. Между ними – сложная сеть ветвящихся каналов.

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Род *Pelurgaspis* Obruchev, 1964

Pelurgaspis: Обручев, 1964, с. 78; Novitskaya, 1971, р. 97; Halstead, 1973а, р. 327; Новицкая, 1974, с. 133, 135; 1986, с. 57.

Типовой вид – *Pelurgaspis macrorhyncha* Obruchev, 1964.

Диагноз. Очень крупные амфиаспиды. Панцирь вытянут в длину, полностью слит. Боковые края в передней половине без зубцов (далее неизвестны). Ротовая трубка широкая, длинная (см. диагноз вида). Орбиты на ее конце. Рот терминальный. (Бранхиальные отверстия не найдены). Сенсорные борозды обычно без окаймляющих полосок, супра-орбитальная пара отсутствует. Скульптура в виде полосок с гладкими краями. На ротовой трубке полоски в основном продольны.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Р. Курейка, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; низы разведочнинского горизонта, верхи лоховского яруса или низы пражского [Матухин, Меннер и др., 1995], нижний девон.

Pelurgaspis macrorhyncha Obruchev, 1964

Рис. 14г, 57. Табл. VII, фиг. 3–4

Pelurgaspis macrorhyncha: Обручев, 1964, с. 78, табл. 4, фиг. 2, рис. 64; Novitskaya, 1971, p. 98–99, pl. 16, fig. A, B, textfig. 61; Новицкая, 1976, с. 51–52, фиг. 14; 1986, с. 58.

Голотип – ПИН, № 1489/3, ядро с крупными фрагментами панциря и отпечаток передней трети дорсальной стороны этого же экземпляра; местонахождение на лев. бер. р. Курейка выше Первых Щек, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; низы разведочнинского горизонта, верхи лоховского яруса или низы пражского [Матухин, Меннер, Соколов и др., 1995], нижний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Панцирь узкий, напоминает ромб, уплощен дорсовентрально. Длина больше 30 см, максимальная ширина около 14 см, приходится на заднюю треть панциря. Передний конец плавно вытянут в ротовую трубку. Длина трубки 4 см, ширина 5 см (у основания) и 2,5 см на переднем крае. Передний дорсальный край панциря с пологой неглубокой выемкой (задний неизвестен). Боковые края в передней трети без зубцов. Боковая кайма узкая. Орбиты дорсальные, в антеролатеральных углах ротовой трубки. Пинеальный бугорок овально-удлиненный, удален от переднего края панциря больше, чем на треть последнего. Дентиновые гребешки сглаженные, незазубренные: 2 на 1 мм у переднего края ротовой трубки, 1–1,5 – в центре дорсальной стороны и у боковых краев панциря. Межреберные желобки узкие. Гребешки расположены продольно кпереди от пинеального бугорка и радиально позади него; между основанием ротовой трубки и пинеальным бугорком они образуют сложное переплетение, вытянутое поперек. Боковые края панциря в передней половине орнаментированы тремя-четырьмя рядами бугорков длиной 2–4 мм, шириной 1–1,5 мм. Сенсорные борозды примерно вдвое шире межреберных желобков, окаймляющих гребешков нет. Толщина панциря в

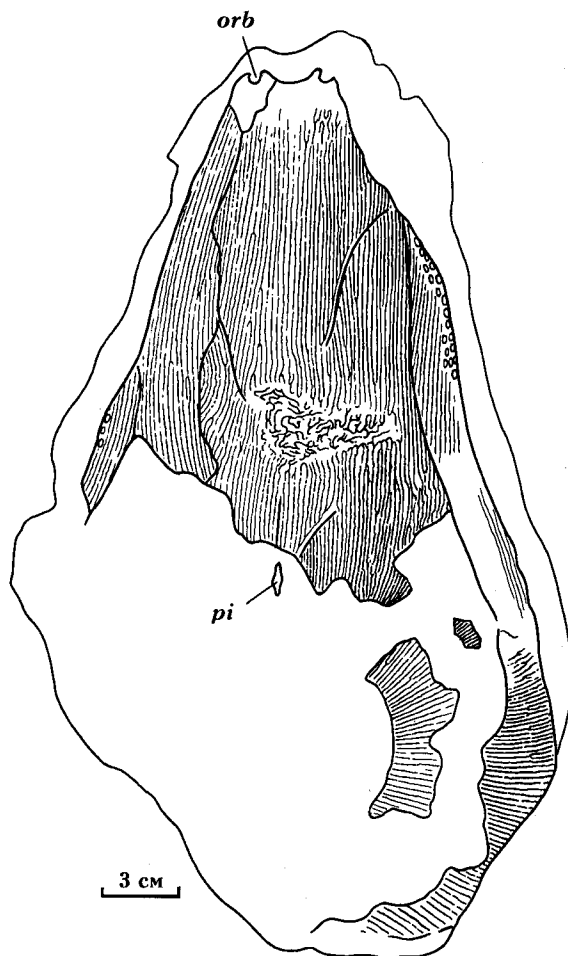


Рис. 57. *Pelurgaspis macrorhyncha* Obruchev, 1964. Голотип – ПИН, № 1489/3. Местонахождение на р. Курейка, Красноярский край, Сибирь, Россия; разведочнинский горизонт, лоховский – пражский (?) ярус, нижний девон. Ядро с фрагментами дорсальной пластинки (по [Новицкая, 1986])

orb – орбита, pi – пинеальное пятно

его центральной части 1,5 мм, у боковых краев – 3 мм. Почти всю толщину пластинки составляют высокие узкие призматические камеры.

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Семейство *Hibernaspidae* Obruchev, 1939

Типовой род – *Hibernaspis* Obruchev, 1939.

Диагноз. Крупные амфиаспиды. Панцирь полностью слит. Границы между дорсальной, вентральной и бранхиальными пластинками различимы в орнаменте. Ротовая трубка слабо развита. На всем протяжении боковых краев – крупные зубцы. Дорсального шипа нет. Орбиты, где известны, на дорсальной стороне, у переднего края панциря. Рот обычно субтерминальный. Есть сенсорные борозды. Скульптура в виде дентиновых полос, отдельные участки панциря покрыты уплощенными бугорками.

Состав. *Hibernaspis* Obruchev, 1939.

Род *Hibernaspis* Obruchev, 1939

Hibernaspis: Обручев, 1939, с. 324; Obruchev, 1959, р. 2; Обручев, 1964, с. 77; Novitskaya, 1971, р. 100; Новицкая, 1986, с. 59.

Типовой вид – *Hibernaspis macrolepis* Obruchev, 1939.

Диагноз. Крупные широкие амфиаспиды, панцирь округло-треугольный. Ротовая трубка, где известна, короткая. Орбиты у переднего дорсального края ротовой трубки. Рот субтерминальный. Бранхиальные отверстия дорсальные.

Видовой состав. *Hibernaspis macrolepis* Obruchev, 1939; *H. tenuicristata* Novitskaya, 1986.

Распространение. Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон.

Hibernaspis macrolepis Obruchev, 1939

Рис. 58

Hibernaspis macrolepis: Обручев, 1939, с. 324–325, табл. 3, фиг. 1–3; Obruchev, 1959, р. 2, fig. 1; Обручев, 1964, с. 77, табл. 4, фиг. 4, рис. 61; Stensiö, 1964, р. 264, fig. 86 A; Novitskaya, 1971, р. 100–104, pl. 16, fig. C, D, pl. 17, fig. A, B, textfig. 62–65; Новицкая, 1976, с. 51–52, фиг. 13; 1986, с. 59–60, табл. 11, фиг. 4, табл. 13, фиг. 1, рис. 20, 21.

Голотип – ЦНИГР М, № 4090/13, отпечаток латеральной части панциря, сохранился фрагмент пластинки; местонахождение на лев. бер. р. Курейка примерно в 60 км от устья, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт (пачка III, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Материал. Полный дорсовентральный щит изнутри – ПИН, № 1489/1, передний конец панциря (ротовая трубка) с дорсальной стороны – ПИН, № 2573/4; местонахождения на р. Курейка, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; стратиграфический уровень тот же, что у голотипа. Кроме того, около 10 фрагментов панцирей из тех же местонахождений.

Диагноз. Панцирь округло-треугольный, сильно расширяется назад: длина около 19 см, ширина переднего края примерно 2 см, максимальная ширина (на уровне постеролатеральных зубцов) 17–19 см. Панцирь сильно уплощен дорсовентрально. Медиальных гребней нет. Передний конец сужен в короткий трубковидный выступ, слабо выделяющийся в контуре панциря. Длина выступа (ротовой трубки) 0,5 см, ширина на переднем крае около 2 см, у основания (на уровне передних концов боковой каймы) – около 3 см. Передний край панциря прямой, задний полого вогнут. Постеродорсальный центральный выступ закруглен, постеровентральный – закруглен и раздвоен. Боковые зубцы (9–11 с каждой стороны) треугольные, увеличиваются к заднему краю панциря. Бо-

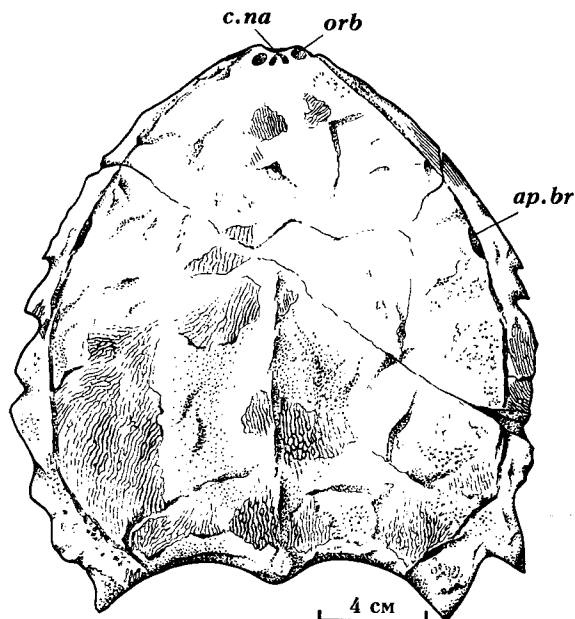


Рис. 58. *Hibernaspis macrolepis* Obruchev, 1939. Экз. ПИН, № 1489/1. Местонахождение на р. Курейка, Красноярский край, Сибирь, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон. Дорсальная часть панциря изнутри, местами видны основания дентиновых гребешков [Новицкая, 1986]

ap.br – жаберные отверстия, c.na – отпечатки носовых капсул, orb – орбиты

вая кайма расширяется назад. Орбиты дорсальные, находятся в антеролатеральных углах ротовой трубки. Носовые капсулы небольшие, помещаются между орбитами. Наружное отверстие ротовой полости приблизительно гексагональное. Бранхиальные отверстия (длина около 1,2 см, ширина – 0,6 см) расположены в передней половине панциря на границе дорсальной и бранхиальных пластинок, бранхиальную вырезку несет дорсальная пластинка. Дентиновые гребешки широкие (от 0,5 до 2,5 мм), сильно уплощены, чередуются с участками гексагональных плоских бугорков (1–3 мм в диаметре). На дорсальной пластинке преобладают гребешки 0,8–1,5 мм шириной. Гребешки поперечны на переднем конце дорсальной пластинки, в ее задней половине радиальны. Сенсорные борозды шире межреберных желобков, окаймляющих полосок нет. (Расположение борозд неизвестно). Толщина панциря около 1,5 мм на центральных участках и до 3 мм у основания боковых зубцов. В дентиновых гребешках два узких пульпарных канала, между которыми развита густая сеть анастомозирующих каналов различного диаметра, частью также пульпарных. В гексагональных дентиновых бугорках имеется концентрический пульпарный канал, от которого центростремительно отходят каналы, образующие небольшое сплетение. Призматические камеры обычно образуют один слой. У основания боковой каймы они или резко удлиняются, или образуют два, реже три слоя.

Местонахождение. Р. Курейка, лев. бер., примерно в 60 км от устья (выше Первых Щек).

Распространение. Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; верхи курейского горизонта (пачка III, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Hibernaspis tenuicristata Novitskaya, 1986

Hibernaspis tenuicristata: Новицкая, 1986, с. 61–62, табл. 13, фиг. 2.

Голотип – ПИН, № 2573/20, дорсальная часть панциря изнутри, передний конец и левая боковая кайма разрушены; местонахождение на лев. бер. р. Курейка в 1 км выше Первых Щек, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; верхняя часть курейского горизонта (пачка III, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Панцирь округлый, очень широкий; длина неизвестна, максимальная ширина (в задней трети) около 16 см; резко уплощен дорсовентрально. Передний конец неизвестен. Задний дорсальный край глубоко вырезан. Постеродорсальный выступ треугольный, на конце заострен; длина выступа около 1,5 см. Боковые края с крупными треугольными зубцами, увеличивающимися к заднему краю панциря. Длина латерального края задних зубцов 1,3–1,8 см. Боковая кайма уплощенная, расширяется к заднему краю панциря. (Вентральная сторона панциря, положение орбит, ротового и бронхиальных отверстий неизвестны). Дентиновые гребешки низкие, туберкулированы, с незазубренными краями: 3–3,5 на 1 мм в центральной части панциря и на боковых зубцах; 2–3 на 1 мм – в его задней части. В основании зубцов боковой каймы имеются многочисленные участки, образованные бугорками, варьирующими по форме. Преобладают удлиненные бугорки, иногда переходящие в короткие гребешки. Длина бугорков, в среднем, не превышает 1 мм. Гребешки в центральной части панциря, в основном, радиальны. Сенсорные борозды примерно втрое шире межреберных желобков; их рисунок неизвестен (о сенсорных каналах нет данных). Толщина панциря около 1 мм, в области его центральной продольной оси и на боковых зубцах она увеличивается до 2 мм. В дентиновых гребешках обычно два продольных пульпарных канала, соединяющихся сетью менее крупных каналов. В гребешках боковых зубцов иногда присутствует только один пульпарный канал. Призматические камеры образуют один слой, но удваиваются в боковой кайме.

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Семейство Aphetaspididae Novitskaya, 1971

Типовой род – *Aphetaspis* Obruchev, 1964.

Диагноз. Небольшие амфиаспиды: длина панциря 6–8 см. Панцирь полностью слит. Границы

между пластинками иногда заметны. Передний конец панциря широко закруглен, его задний край образует медиальный выступ. Ротовой трубки нет. Боковые края с зубцами или гладкие. Дорсального шипа нет. Дорсальный гребень есть не у всех. Орбиты включены в передне-боковые края дорсального щита. Рот субгерминальный. Браниальные отверстия, где известны, расположены на боковом ребре панциря (*Putoranaspis*). Сенсорные борозды обычно с окаймляющими полосками. Скульптура в виде гладких полос или полос и округлых бугорков.

Состав. *Aphetaspis* Obruchev, 1964; *Putoranaspis* Obruchev, 1964.

Род *Aphetaspis* Obruchev, 1964

Aphetaspis: Обручев, 1964, с. 61; Novitskaya, 1971, р. 104; Halstead, 1973a, р. 327; Новицкая, 1976, с. 51, 52, 53; 1986, с. 62–63.

Типовой вид – *Aphetaspis kiaeri* Obruchev, 1964.

Диагноз. Панцирь расширяется назад. Границы суборбитальных и основных пластинок иногда заметны. Боковые края с крупными зубцами, задний – с сильным медиальным выступом. Есть дорсальный гребень. Вентральных поперечных сенсорных комиссур обычно нет. Скульптура в виде нешироких дентиновых полосок и округлых бугорков.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт (преимущественно пачка I, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Aphetaspis kiaeri Obruchev, 1964

Рис. 13д. Табл. VIII, фиг. 1

Aphetaspis kiaeri: Обручев, 1964, с. 61, табл. 3, фиг. 4, 5, рис. 24; Novitskaya, 1971, р. 104–107, pl. 17, fig. C, B, pl. 18, fig. A, textfig. 66–67; Новицкая, 1976, с. 51, 52, 53, фиг. 1; 1986, с. 63–64, табл. 13, фиг. 3.

Голотип – ПИН, № 1489/116, вентральная сторона панциря (передний конец и левый боковой край разрушены); р. Курейка, лев. бер., примерно в 100 м ниже устья ручья Нижний, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт (пачка I, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Материал. Кроме голотипа, почти полные панцири преимущественно с дорсальной стороны – ПИН, № 1489/117, 119, 120, 121; передняя половина вентральной стороны панциря (хорошо видны границы суборбитальной пластинки) – № 1489/123. Помимо указанного, имеется массовый материал из типового местонахождения, колл. ПИН, № 1489.

Диагноз. Панцирь умеренно удлиненный, спереди сужен сильнее, чем сзади, максимально расширен в задней половине: длина 6,2–8,2 см, максимальная ширина 4,4–4,9 см, отношение ширины к длине 65–72. Панцирь уплощен. Вентральная пластинка более выпуклая, чем дорсальная. Дорсоме-

диальный гребень низкий, помещается в задней трети дорсальной пластинки. Передний конец панциря плавно сужается. Передний край полого закруглен. Задние края спрямлены, имеют сильные медиальные выступы. Боковые края с 4–5 крупными зубцами с каждой стороны. Латеральный край зубцов значительно длиннее заднего. Размеры зубцов уменьшаются к заднему краю панциря. Бранхиальные пластинки образуют уплощенную кайму вдоль боковых краев панциря. Орбиты включены в антеролатеральный край дорсальной пластинки. Положение бранхиальных отверстий неизвестно. Дентиновые гребешки (3–5 на 1 мм в центре дорсальной пластинки, 4–5 – в центре вентральной, 5–6 – у боковых краев панциря) обычно сглаженные, иногда с туберкулированным коньком. Туберкулы образуют один ряд. Края гребешков гладкие на центральных участках панциря и зазубрены вблизи его боковых краев. Дентиновые бугорки, между гребешками, овальные или круглые, имеют длину 0,1–0,8 мм. Их количество заметно варьирует индивидуально. Гребешки расположены отчасти поперечно между супраорбитальными сенсорными бороздами и веерообразно между посторальными; на остальной поверхности панциря – преимущественно продольно. Орбиты концентрическими кольцами не окружены. Сенсорные борозды в два-три раза шире межреберных желобков. Окаймляющие полоски не отличаются от остальных гребешков или несколько уже. Имеется полный набор дорсальных сенсорных борозд. Вентромедиальные борозды расположены V-образно. Вентролатеральные продольные борозды представлены единичными сегментами. Вентральных поперечных комиссур нет. (Сенсорные каналы не найдены.) Толщина панциря около 0,2 мм. В дентиновых гребешках обычно два, реже один продольный пульпарный канал. Продольные каналы соединены между собой и с межреберными желобками поперечными каналами, более редкими между продольными. Призматические камеры низкие, обычно шире дентиновых полос, расположены в один слой. Около базального слоя имеются единичные дополнительные полости.

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Род *Putoranaspis* Obruchev, 1964

Putoranaspis: Обручев, 1964, с. 60–61; Novitskaya, 1971, p. 107; Halstead, 1973a, p. 327; Новицкая, 1976, с. 51–53; 1986, с. 64.

Типовой вид – *Putoranaspis prima* Obruchev, 1964.

Диагноз. Панцирь приблизительно овальный. Границы суборбитальных пластинок в орнаменте не различаются; границы дорсальной, бранхиальных и вентральной пластинок иногда заметны. Боковые края гладкие, задние – почти прямые. Дорсального гребня нет. Есть короткий постеродорсальный выступ. Бранхиальные отверстия на латеральном перегибе панциря. Сенсорные вентролате-

ральные поперечные комиссуры латеральны относительно вентролатеральных продольных борозд. Скульптура в виде гладких полосок. Округлые бугорки единичны.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт (преимущественно средняя часть: пачки I, II, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Putoranaspis prima Obruchev, 1964

Рис. 13г, 19г, д, 59, 60. Табл. IX, фиг. 1

Putoranaspis prima: Обручев, 1964, с. 60–61, рис. 23; Novitskaya, 1971, p. 107–110, pl. 18, fig. B, pl. 19, textfig. 68–70; Новицкая, 1976, с. 51, 52, фиг. 2, с. 53; 1986, с. 64–65, табл. 13, фиг. 4, рис. 22, 23.

Голотип – ПИН, № 1489/214, головотуловищный панцирь с незначительными разрушениями на дорсальной и вентральной сторонах; р. Курейка, лев. бер., примерно в 100 м ниже устья ручья Нижний (80 км от устья Курейки), Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт (пачка I, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Материал. Кроме голотипа, полный панцирь с дорсальной стороны – ПИН, № 1489/215, панцирь раздавленный латерально (хорошо видно положение бранхиального отверстия на боковом ребре панциря) – ПИН, № 1489/226, полная вентральная пластинка – ПИН, № 1489/224, помимо перечисленных, имеются несколько экземпляров различной сохранности; материал происходит, главным образом, из типового местонахождения, колл. ПИН, № 1489.

Диагноз. Панцирь в виде овала, усеченного сзади. Длина 6,5–8 см, максимальная ширина (на середине длины) 3,8–4,5 см, отношение ширины к длине 49–66. Панцирь слабо выпуклый. Вентральная выпуклость больше дорсальной. Постеромедиальных гребней нет. Передний край закруглен. Задний дорсальный край слабо вогнут, имеет короткий заостренный центральный выступ. Вентральный край широко закруглен. Боковые края без зубцов. Имеется уплощенная боковая кайма. Границы между пластинками в орнаменте прослеживаются не всегда. Орбиты включены в антеролатеральный край дорсального панциря. Бранхиальные отверстия удлиненные (длина около 7 мм, ширина – 1,6), помещаются на латеральном перегибе панциря, примерно в 1 см от его заднего края. Дентиновые гребешки (2–3 на 1 мм на дорсальной стороне, 2–2,5 – на вентральной, 3–4 – на боковом крае панциря) плоские или слабо выпуклые, иногда с низким бугорчатым гребнем; имеют гладкие края, могут распадаться на короткие отрезки и гексагональные бугорки. Вдоль заднего края панциря обычно имеются единичные овальные бугорки длиной около 1 мм. Гребешки расположены поперечно вдоль переднего края панциря, веерообразно

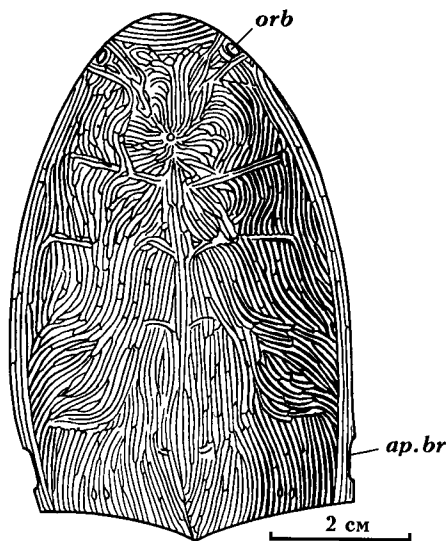


Рис. 59. *Putoranaspis prima* Obruchev, 1964. Реконструкция панциря с дорсальной стороны (по экз. – ПИН, № 1489/215 и № 1489/226) [Новицкая, 1986]
ap.br – жаберные отверстия, *orb* – орбиты

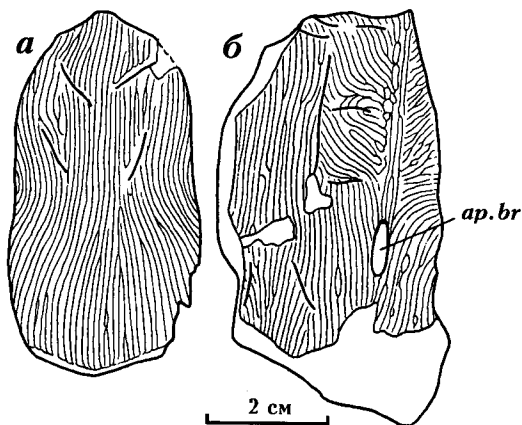


Рис. 60. *Putoranaspis prima* Obruchev, 1964
a – вентральная пластинка, экз. – ПИН, № 1489/224; *б* –
 брахиальная область, экз. – ПИН, № 1489/226. Местонахождение на р. Курейка, Красноярский край, Сибирь, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон [Новицкая, 1986].
ap.br – жаберное отверстие

– между супраорбитальными сенсорными бороздами, продольно – в центральных зонах, но резко меняют направление вблизи сенсорных борозд. На вентральной стороне гребешки имеют характерное для этого вида расположение, напоминающее восьмерку. Орбиты и брахиальные отверстия без концентрических гребешков. Сенсорные борозды шире межреберных желобков. Окаймляющие гребешки есть не всегда. Система дорсальных борозд обычно развита не полностью. Между продольными вентролатеральными и вентромедиальными бороздами поперечные комиссуры имеются не всегда (сведений о сенсорных каналах нет). Толщина панциря около 2 мм. В дентиновых гребешках два продольных пульпарных канала, между ними – редкая

сеть каналов, частью также пульпарных. Призматические камеры длинные, низкие, следуют направлению гребешков, образуют один слой.

Распространение. Известен из типового местонахождения и кернов: район Норильска, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт (преимущественно его средняя часть: пачки I, II, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Подотряд *Siberiaspidoidei*

Диагноз. Все пластинки панциря слиты. Ротовой трубки нет. Передний конец закруглен или спрямлен, или образует неглубокую выемку. Боковые края, где известны, без зубцов. Орбиты на дорсальной стороне или на боковом ребре панциря. Нет *praespiracula*. Рот вентральный, терминальный или субтерминальный. Есть система сенсорных борозд и каналов (последние достоверно известны у *Siberiaspididae*). Расположение сенсорных борозд, как у *Amphiaspidoidei*. Скульптура в виде гладких валиков или бугорчатых гребешков с гладкими или зазубренными краями и округлых бугорков. Тессер нет. В гребешках обычно два продольных пульпарных канала.

Состав. *Siberiaspididae* Novitskaya, 1968; *Tuxeraspididae* Novitskaya, 1968.

Распространение. Канадский Арктический архипелаг; пржидол, верхний силур [Broad, 1973] (?); Красноярский край (северо-запад Сибирской платформы и Таймыр), Сибирь, Россия; лохков, нижний девон.

Семейство *Siberiaspididae* Novitskaya, 1968

Типовой род – *Siberiaspis* Obruchev, 1964.

Диагноз. Среднего размера амфиаспиды, длина панциря 11–18 см. Панцирь полностью слит. Границы между основными пластинками в орнаменте не выражены. Дорсальная сторона панциря более плоская, чем вентральная. Передний дорсальный край закруглен или имеет неглубокую выемку. Задний дорсальный край иногда спрямлен. Боковые края без зубцов. Дорсального шипа нет. Орбиты на боковом перегибе панциря. Рот терминальный или субтерминальный. Система боковой линии представлена бороздами и каналами или только каналами (*Boothiaspis*). Скульптура имеет вид валиков или гребешков с гладкими краями. Обычно между гребешками рассеяны многочисленные крупные или мелкие бугорки (исключение *Boothiaspis*).

Состав. *Siberiaspis* Obruchev, 1964; *Argyriaspis* Novitskaya, 1971; (?) *Boothiaspis* Broad, 1973.

Род *Siberiaspis* Obruchev, 1964

Siberiaspis: Обручев, 1964, с. 78; Novitskaya, 1971, p. 111; Halstead, 1973a, p. 326; Новицкая, 1986, с. 66–67.

Типовой вид – *Siberiaspis plana* Obruchev, 1964.

Диагноз. Панцирь широкий, не удлинненный, вентральная сторона резко выпуклая, дорсальная – плоская. Есть дорсомедиальный гребень. Передний дорсальный край полого вырезан, задний спрямлен. Орбиты латеральные. Рот терминальный. Нет постбранхиальных выступов. Есть сенсорные борозды и система сенсорных каналов (сенсорная система вентральной стороны неизвестна). Дентиновые валики гладкие, между ними рассеяны многочисленные мелкие бугорки.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), п-ов Таймыр, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон.

Siberiaspis plana Obruchev, 1964

Рис. 20, 61. Табл. VIII, фиг. 2–3

Siberiaspis plana: Обручев, 1964, с. 78, табл. 5, фиг. 4, рис. 6б; Novitskaya, 1971, p. 111–114, pl. 20, textfig. 7, 71–72; Halstead, 1973a, p. 299, fig. 8d; Новицкая, 1976, с. 52, фиг. 5; 1986, с. 67–68, табл. 14, фиг. 2, рис. 24.

Голотип – ПИН, № 1489/6, почти полный панцирь; местонахождение на лев. бер. р. Курейка против второго острова, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт (уровень пачки II, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

Материал. Кроме голотипа, центральная часть панциря с дорсальной стороны – ПИН, № 1489/290, отпечаток дорсальной стороны панциря – ПИН, № 1489/282; типовое местонахождение. Несколько фрагментов (около 10) – из типового местонахождения, а также из местонахождений в приустьевой части ручья Нижний (правый приток р. Курейка, в 80 км от ее устья), из местонахождений на реках Сида и Котуй, керновый материал буровых скважин в районе Норильска. Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт (пачка II [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон. Колл. ПИН, № 1489.

Диагноз. Панцирь почти круглый; сзади усеченный; длина примерно 11 см, максимальная ширина 11–12 см, максимальная высота около 4 см. Дорсомедиальный гребень низкий, расположен в задней четверти дорсального щита. Вентральная сторона резко выпуклая в центральной зоне, быстро уплощается латерально. Передний конец панциря сужен. Передний край образует пологую неглубокую выемку. Задний дорсальный край прямой; постеродорсальный срединный выступ короткий, треугольный. Боковые края перед орбитами образуют небольшую выемку, позади орбит – дугообразную выпуклую линию, на перегибе заострены. Орбиты занимают отчетливо латеральное положение. Дентиновые валики выпуклые с гладкими краями (2–3 на 1 мм в центре дорсального щита).



Рис. 61. *Siberiaspis plana* Obruchev, 1964. Голотип – ПИН, № 1489/6. Местонахождение на р. Курейка, Красноярский край, Сибирь, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон. Дорсальная сторона панциря [Новицкая, 1986]
orb – орбиты

Межреберные желобки очень широкие, близки по ширине к валикам. В желобках многочисленные мелкие дентиновые бугорки. Их диаметр значительно меньше ширины валиков. Валики могут распадаться на бугорки округлой или неправильной формы. Валики образуют многочисленные завитки, но, в основном, расположены продольно; между супраорбитальными сенсорными бороздами – поперечно. Сенсорные борозды по ширине равны межреберным желобкам, сопровождаются дентиновыми валиками. Дорсомедиальные борозды иногда отсутствуют. Имеются внутренние продольные дорсомедиальные и дорсолатеральные сенсорные каналы, соединенные поперечными комиссурами. Толщина панциря около 1 мм. В дентиновых валиках два крупных пульпарных канала, иногда сливающихся в один. Между ними редкая сеть каналов, частью уходящих в глубину валика. На вертикальном разрезе дентиновые валики имеют грибообразную форму. В дентиновых бугорках одна пульпарная полость. Сетчатый слой густо пронизан каналами, составляет около 1/8 толщины панциря. Призматические камеры обычно образуют один слой, иногда – два, вблизи перегиба боковых краев панциря – несколько слоев.

Распространение. Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт (пачка II, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

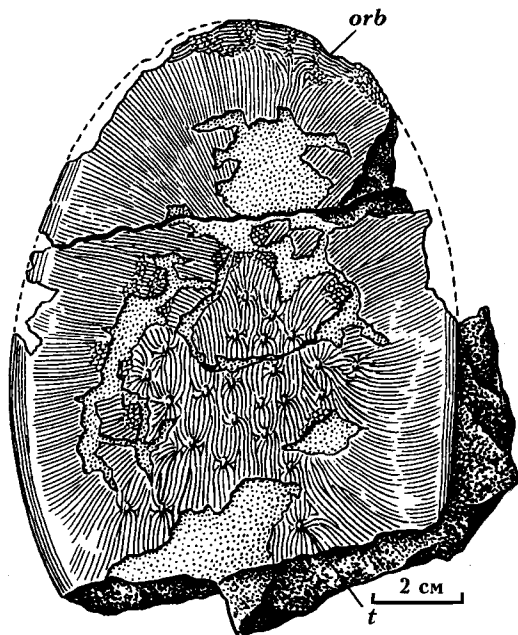


Рис. 62. *Argyraspis tcherkesovae* Novitskaya, 1971. Экз. ПИН, № 1925/27. Местонахождение на р. Тарей, Центральный Таймыр, Сибирь, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон. Панцирь с дорсальной стороны [Новицкая, 1986] orb – орбиты, t – дентиновые бугорки

Род *Argyraspis* Novitskaya, 1971

Argyraspis: Novitskaya, 1971, p. 114; Broad, 1973, p. 44; Halstead, 1973a, p. 326; Новицкая, 1986, с. 68.

Типовой вид – *Argyraspis tcherkesovae* Novitskaya, 1971.

Диагноз. Панцирь овальный, умеренно выпуклый. Нет дорсального гребня. Передний край закруглен. Задний ventральный край образует округлый срединный выступ; орбиты расположены антеролатерально (на боковом ребре панциря). Рот субтерминальный. Нет постбранхиальных выступов. Есть сенсорные борозды и каналы. Поперечные комиссуры иногда медиальны относительно ventральных продольных борозд. Скульптура имеет вид гребешков с гладкими краями и округлых бугорков.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Север Восточной Сибири (п-ов Таймыр и северо-запад Сибирской платформы), Россия; усть-тарейский и курейский горизонты, лохков, нижний девон.

Argyraspis tcherkesovae Novitskaya, 1971

Рис. 19в, 43, 62. Табл. IX, фиг. 2–3

Argyraspis tcherkesovae: Novitskaya, 1971, p. 114–119, pl. 21, 22, fig. A, textfig. 73–78; Broad, 1973, p. 44; Новицкая, 1976, с. 51, 52, фиг. 10, с. 53; 1986, с. 68–70; 1994, с. 118, рис. 46.

Голотип – ПИН, № 1925/26, ядро с фрагментами ventрального щита и отпечаток орнамента этого же экземпляра; местонахождение в нижнем течении р. Тарей на правом берегу, Центральный Таймыр, Красноярский край, Восточная Сибирь, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон.

Материал. Кроме голотипа, дорсальная часть панциря изнутри (вблизи заднего края панцирь разрушен) – ПИН, № 1925/27, крупный фрагмент передней половины панциря – ПИН, № 1925/38, задний край панциря – ПИН, № 1925/37, все указанные экземпляры из типового местонахождения; несколько фрагментов панцирей и ядер преимущественно из типового местонахождения; кроме того, местонахождение на лев. бер. р. Курейка, против второго острова, Красноярский край, Сибирь, Россия; белокаменские и урюмские слои усть-тарейского горизонта (Таймыр), на северо-западе Сибирской платформы курейский горизонт (пачка II, по [Новицкая, 1986, 1994]), лохков, нижний девон.

Диагноз. Панцирь удлинненно-овальный, равномерно выпуклый; длина – 16–18 см, максимальная ширина (посередине длины) – 11–12 см. Ventральная выпуклость больше дорсальной. Передний край сужен и закруглен. Задний ventральный край имеет короткий, широко закругленный срединный выступ, дорсальный край неизвестен. Боковые края панциря в виде узкого закругленного ребра. Латеральные зоны панциря уплощены. Орбиты расположены по бокам ротового отверстия почти на переднем крае панциря. Рот субтерминальный. Дентиновые гребешки (2–3 на 1 мм на дорсальном щите, 1,5–2 – на ventральном, 3 – у боковых краев) сглаженные или заостренные, или туберкулированные. Туберкулы расположены беспорядочно или образуют несколько рядов. Иногда в орнаменте имеются участки гексагональных бугорков. На центральной части дорсального щита и в задней части ventрального между гребешками вкраплены резко выпуклые бугорки круглой, овальной или каплевидной формы. Вокруг бугорков гребешки обычно располагаются радиально. Сенсорные борозды шире межреберных желобков, сопровождаются окаймляющими гребешками. На дорсальном и ventральном щитах имеется обычный набор сенсорных борозд. Между дорсомедиальными продольными бороздами, в зоне овальных дентиновых бугорков, поперечные комиссуры отсутствуют. Внутренние сенсорные каналы образуют сложную асимметричную сеть (известны только ventральные каналы). Толщина панциря примерно 0,5 мм. В дентиновых гребешках два продольных пульпарных канала и сеть каналов между ними. Межреберные желобки в поперечном сечении неглубокие, с очень узкой верхней щелью. Призматические камеры низкие, однослойные.

Распространение. П-ов Таймыр и северо-запад Сибирской платформы, Сибирь, Россия; белокаменские и урюмские слои усть-тарейского горизонта, курейский горизонт (уровень пачки II, по [Новицкая, 1986]), лохков, нижний девон.

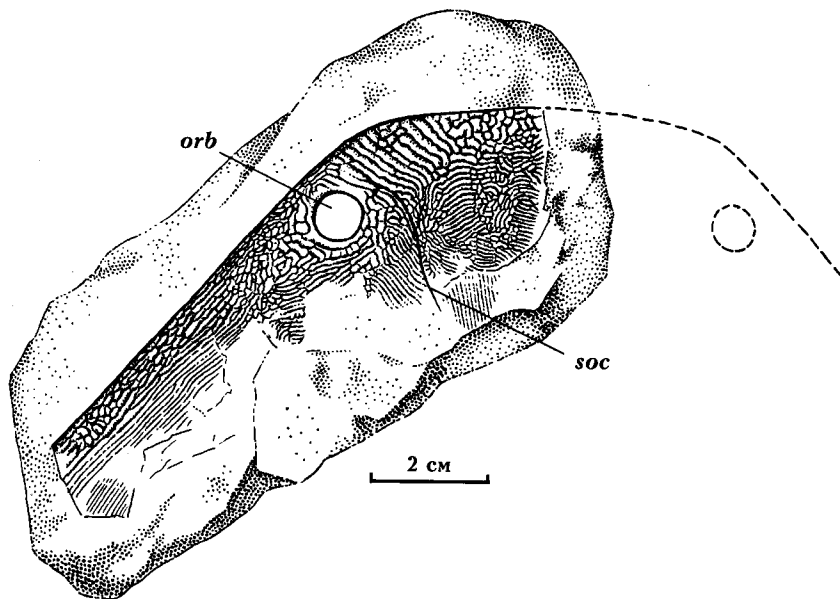


Рис. 63. *Tuxeraspis varicostata* Novitskaya, 1971. Голотип – ПИН, № 1489/300. Местонахождение на р. Курейка, Красноярский край, Сибирь, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон. Левая переднебоковая часть дорсальной стороны панциря [Новицкая, 1986]
orb – орбита, soc – супраорбитальная сенсорная борозда

Семейство Tuxeraspididae Novitskaya, 1971

Типовой род – *Tuxeraspis* Novitskaya, 1971.

Диагноз. Небольшие и среднего размера амфиаспиды. Ширина переднего края панциря – 3–6 см. Панцирь, по-видимому, полностью слит. Границы между его пластинками на дорсальной стороне неразличимы. Передний дорсальный край спрямлен. Боковые края панциря в передней части без зубцов (в задней неизвестны). Орбиты на дорсальной стороне панциря. Рот вентральный. Сенсорные борозды без четко выраженных окаймляющих гребешков. Скульптура имеет вид бугорчатых гребешков со слабо зазубренными краями и округлых бугорков.

Состав. *Tuxeraspis* Novitskaya, 1971; *Litotaspis* Novitskaya, 1971; *Dotaspis* Novitskaya et Herman, 1983.

Замечание. *Tuxeraspis* и *Litotaspis*, включенные в семейство, известны только по фрагментам, представляющим антеролатеральную часть панцирей.

Род *Tuxeraspis* Novitskaya, 1971

Tuxeraspis: Novitskaya, 1971, p. 119; Halstead, 1973, p. 326; Новицкая, 1986, с. 70.

Типовой вид – *Tuxeraspis varicostata* Novitskaya, 1971.

Диагноз. Среднего размера амфиаспиды. Орбиты расположены в переднебоковых углах панциря. Есть система сенсорных борозд. Скульптура в виде разновеликих гребешков. Боковые края панциря в передней половине покрыты каплевидными бугорками, иногда сливающимися в гребешки.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон.

Tuxeraspis varicostata Novitskaya, 1971

Рис. 63. Табл. VIII, фиг. 4

Tuxeraspis varicostata: Novitskaya, 1971, p. 119–121, pl. 22, fig. B, pl. 23, fig. A, textfig. 79, 80; Новицкая, 1976, с. 51; 1986, с. 71–72, табл. 15, фиг. 2, рис. 26.

Голотип – ПИН, № 1489/300, левая переднебоковая часть дорсальной стороны панциря; р. Курейка, лев. бер., против второго острова, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт, уровень пачки II [Новицкая, 1986], лохков, нижний девон.

Материал. Кроме голотипа, один небольшой фрагмент из орбитальной области панциря – ПИН, № 1489/301; местонахождение на лев. бер. р. Курейка, перед первым порогом. Остальные данные те же, что для голотипа.

Диагноз. Панцирь широкий, к переднему краю быстро сужается. Передний край около 6 см шириной, спрямлен, имеет слабо заметный, широкий срединный выступ. Антеролатеральные углы закруглены. Панцирь сильно расширяется в каудальном направлении. Боковые края в передней части без зубцов. Орбиты приподняты на невысоких бугорках, отделены от переднего края панциря расстоянием примерно вдвое большим, чем от латерального. Дентиновые гребешки туберкулированные, со слабо зазубренными или гладкими краями (1,5–2 на 1 мм в антеролатеральных углах панциря, 3 у его переднего края, 4 – вблизи латеральных краев). Наиболее широкие и крупнобугорчатые гребешки находятся между орбитой и передним краем панциря. Латеральные края панциря позади орбит покрыты бугорками каплевидной или неправильной формы, иногда они сливаются, образуя гребешки с резко зазубренными краями. Сенсорные борозды шире межреберных желобков, без окаймляющих гребешков или окаймлены с одной стороны (известны фрагменты супраорбитальных сенсорных борозд). В дентиновых гребешках два крупных продольных пульпарных канала, соединяющихся короткими поперечными каналами с межреберными

желобками и редкой сетью крупных каналов – между собой. Призматические камеры образуют один слой.

Распространение. Известен из местонахождений на р. Курейка (см. рубрики “голотип”, “материал”).

Род *Litotaspis* Novitskaya, 1971

Litotaspis: Novitskaya, 1971, p. 121; Halstead, 1973a, p. 326; Новицкая, 1986, с. 72.

Типовой вид – *Litotaspis septentrionalis* Novitskaya, 1971.

Диагноз. Небольшие амфиаспиды. Орбиты в переднебоковых углах панциря. Скульптура в виде очень тонких гребешков и округлых бугорков между ними. Боковые края панциря покрыты гексагональными бугорками, иногда сливающимися в короткие гребешки.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. П-ов Таймыр, Красноярский край, Восточная Сибирь, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон.

Litotaspis septentrionalis Novitskaya, 1971

Рис. 64. Табл. IX, фиг. 4

Litotaspis septentrionalis: Novitskaya, 1971, p. 121–122, pl. 22, fig. C, pl. 23, fig. B, C, textfig. 81; Новицкая, 1976, с. 51; 1986, с. 72–73, табл. 14, фиг. 3, рис. 27.

Голотип – ПИН, № 1925/74, левая переднебоковая часть дорсальной стороны панциря; местонахождение на прав. бер. р. Тарей, Центральный Таймыр, Красноярский край, Сибирь, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Панцирь широкий, на переднем конце сужен. Передний край почти прямой, имеет ширину около 3 см, образует слабо заметный срединный выступ. Боковые края в передней части без зубцов, на перегибе закруглены. Орбиты приподняты на невысоких бугорках, помещаются в антеролатеральных углах панциря, примерно одинаково удалены от его переднего и латерального краев. Дентиновые гребешки (4 на 1 мм) сглаженные или с низким бугорчатым гребнем, края гладкие, местами мелко зазубренные. Между гребешками рассеяны круглые бугорки диаметром около 0,2 мм. Передний и боковые края покрыты рядами гексагональных бугорков, иногда сливающихся в короткие гребешки. Сенсорные борозды шире межреберных желобков; есть окаймляющие гребешки (известны фрагменты супраорбитальной борозды и одной из поперечных комиссур).

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Род *Dotaspis* Novitskaya et Herman, 1983

Dotaspis: Новицкая, Герман, 1983, с. 88; Новицкая, 1986, с. 73.

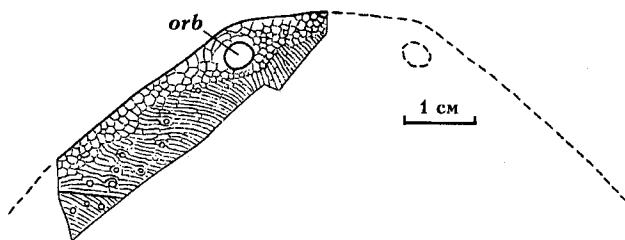


Рис. 64. *Litotaspis septentrionalis* Novitskaya, 1971. Голотип – ПИН, № 1925/74. Местонахождение на р. Тарей, Центральный Таймыр, Сибирь, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон. Левая переднебоковая часть дорсальной стороны панциря [Новицкая, 1986]

orb – орбиты

Типовой вид – *Dotaspis antiqua* Novitskaya et Herman, 1983.

Диагноз. Головотуловищный панцирь широкий, округлый. Орбиты на его дорсальной стороне, в антеролатеральных углах. Боковые края панциря гладкие на всем протяжении. Сейсмочувствительные борозды обычно окаймлены дентиновыми гребешками. Скульптура в виде тонких дентиновых гребешков с мелкозубренными краями; имеются дентиновые бугорки, в основном, мелкие; их диаметр меньше ширины примыкающих гребешков. Межреберные желобки образуют мелкие узелки (петли), входящие в стенки дентиновых гребешков. В гребешках один продольный пульпарный канал.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон.

Dotaspis antiqua Novitskaya et Herman, 1983

Рис. 65

Dotaspis antiqua: Новицкая, Герман, 1983, с. 88–92, рис. 1–3; Новицкая, 1986, с. 73–74, рис. 28.

Голотип – ПИН, № 1489/312 а, б, почти полный панцирь, более сохранившийся в своей дорсальной части, чем в вентральной; местонахождение на лев. бер. р. Курейка, напротив устья ручья Нижний, Красноярский край, Восточная Сибирь (северо-запад Сибирской платформы), Россия; курейский горизонт (уровень пачки I, близко к пачке II) [Новицкая, 1986], лохков, нижний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Панцирь округло-усеченный, его ширина (около 16 см) превосходит длину, последняя составляет по центральной продольной оси 14–15 см. Панцирь резко уплощен дорсовентрально, вблизи бокового перегиба образует почти плоскую кайму. Постеродорсальный гребень, судя по имеющемуся материалу, не выражен. Передний край панциря спрямлен, между орбитами слабо выпуклый; антеролатеральные углы закруглены. Позади орбит линии боковых краев панциря круто

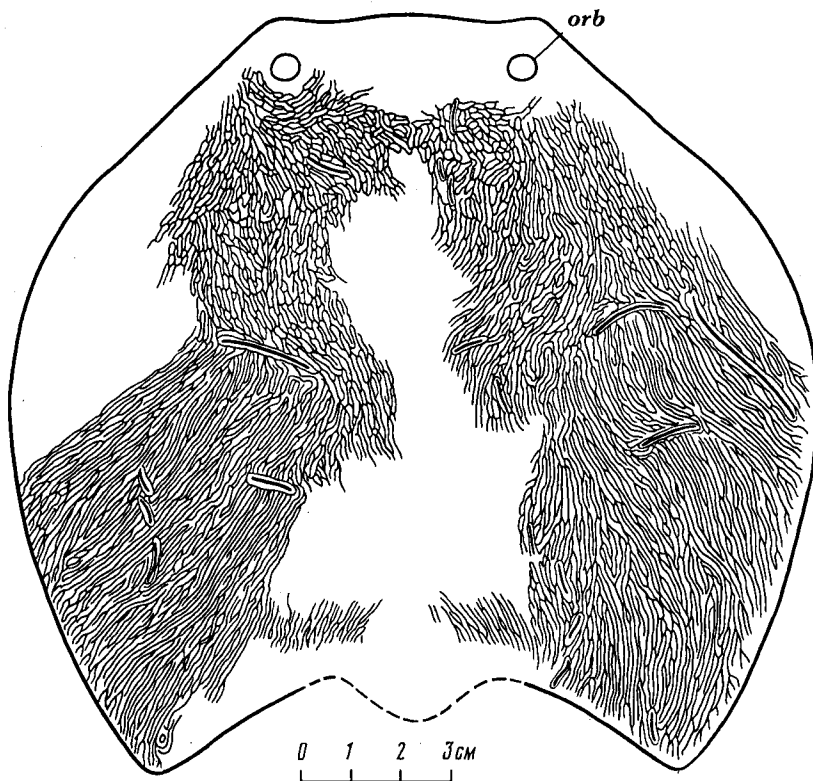


Рис. 65. *Dotaspis antiqua* Novitskaya et Herman, 1983. Голотип – ПИН, № 1489/312а. Местонахождение на р. Курейка, Красноярский край, Сибирь, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон. Дорсальная сторона панциря [Новицкая, 1986]

orb – орбиты

изогнуты, боковой перегиб заострен. Орбиты приподняты на невысоких бугорках, помещаются в антеролатеральных углах на дорсальной стороне панциря, примерно на равном расстоянии от его переднего и боковых краев. Постеролатеральные углы панциря закруглены. Задний дорсальный край образует глубокую выемку, в его центральной части имеется выступ, по-видимому, недлинный и закругленный. Дентиновые гребешки (3,5–4 на 1 мм в центральной части дорсальной стороны панциря, 4,5–5 на боковой кайме, 3 на постеродорсальной центральной выпуклости, 4–4,5 в центре вентральной стороны), слабо выпуклые или уплощенные, с мелкозубренными краями; расположены параллельно краю орбит; позади орбит – беспорядочно, вдоль боковых краев панциря ориентированы продольно и косо, в области постеролатеральных углов панциря – косо. В центральной зоне панциря и вблизи его заднего дорсального края между гребешками вкраплены отдельные округлые бугорки, имеющие диаметр, приблизительно равный ширине двух – двух с половиной соседних гребешков. Характерно присутствие очень мелких, точечных бугорков, имеющих диаметр во много раз меньший, чем ширина гребешка. Сейсмочувствительные борозды сопровождаются с двух сторон дентиновыми гребешками, более узкими, чем соседние с ними. Имеется обычный набор борозд (часть из них может редуцироваться). Толщина пластинки панциря в его центральной части – около 0,8 мм. В дентиновых гребешках развит один узкий центральный продольный пульпарный канал. От него к межре-

берным желобкам отходят многочисленные поперечные каналы, открывающиеся в дне желобков. В округлых бугорках – одна центральная полость пульпы. Камеры канцеллярного слоя примерно в 1,5 раза шире дентиновых гребешков, расположены, в основном, в один этаж.

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Отряд Pteraspidiformes

Диагноз. Панцирь образован крупными непарными пластинками – рostrальной, дорсальной и вентральной, парными – орбитальными, бронхиальными и корнуальными; кроме того, есть небольшая пинеальная пластинка; на вентральной стороне – серия оральных и иногда посторальных пластинок. Панцирь удлинённый или широкий, выпуклый или уплощенный дорсовентрально (протаспиды). Передний конец закруглен или вытянут в более или менее длинный ростр. Вместо него может присутствовать вентральный псевдоростр (*Doryaspis*). Преторальное поле выражено или отсутствует. Задний край панциря обычно имеет срединный выступ. Боковые пластинки (орбитальные, бронхиальные) изогнуты дорсовентрально. Перегиб закругленный или заостренный. Дорсальный шип, как правило, есть. В хвостовом отделе известны коньковые чешуи. Орбиты помещаются на орбитальных пластинках, на боках панциря. Орбито-пинеальный пояс замкнутый или незамкнутый. Ротовое отверстие вентральное

или, как исключение, терминальное (*Doryaspis*). Praespigacula неизвестны. Бранхиальные отверстия обычно на боках панциря между бранхиальными и корнуальными пластинками, реже в его постеролатеральных углах или на дорсальной стороне; иногда, в случае редукции корнуальных пластинок, отверстия помещаются между дорсальной и бранхиальными пластинками. Сенсорная система боковой линии представлена каналами. Дорсомедиальные продольные каналы приобретают радиальность: расходятся из центра, находящегося в задней трети дорсальной пластинки. Латеральные каналы расположены продольно. Панцирь орнаментирован дентиновыми гребешками, обычно туберкулированными, имеющими резко зазубренные края, но иногда гладкими. На дорсальной и вентральной пластинках гребешки растут эксцентрически, преимущественно вперед, на бранхиальных пластинках – расположены продольно, на пинеальной и орбитальных – концентрически, вокруг вырезов, на ростральной пластинке – параллельно ее заднему краю. В гребешках обычно имеется один продольный пульпарный канал. Над слоем призматических камер есть губчатая ткань, иногда последняя заполняет весь средний слой пластинок.

Состав. Два подотряда: Pteraspidoidei; Doryaspidoidoi.

Распространение. Европа, Америка; лохковский–пражский ярусы, нижний девон.

Замечание. Подотряд Doryaspidoidoi включает абберантных птераспид, известных из серии Вуд Бей (аналог, возможно частичный, лохковского яруса) Норвегии (о. Шпицберген). Название "Doryaspis" (nom. гр. осс.) в дальнейшем следует заменить.

Подотряд Pteraspidoidei

Диагноз. Почти полностью совпадает с диагнозом отряда (за исключением признаков, относящихся к *Doryaspis*).

Состав. Protopteraspididae Novitskaya, 1983; Podolaspidae Novitskaya, 1983; Pteraspidae Claypole, 1885; Rhinopteraspididae Novitskaya, 1983; Protaspidae Bryant, 1933; Larnovaspidae Halstead.

Распространение. Россия, Украина, Польша, Германия, Франция, Бельгия, Англия, Норвегия (о. Шпицберген), Литва; лохковский–пражский ярусы и их аналоги, нижний девон. США, Канада; нижний девон.

Семейство Podolaspidae Novitskaya, 1983

Типовой род – *Podolaspis* Zych, 1931.

Диагноз. Птераспиды с удлиненным умеренно широким панцирем: его длина у дефинитивных особей 6–12 см. Ростральная пластинка округло-треугольная, широкая; обычно составляет около одной трети общей длины панциря. Преоральное поле крупное, занимает почти всю вентральную

сторону ростра, орнаментировано короткими гребешками и бугорками. Орбито-пинеальный пояс не замкнутый (не лентовидный). Медиальные отростки орбитальных пластинок заострены, в редких случаях – тупые (*Dnestraspis*, *Mylopteraspis*), не образуют "лент", обычно не соприкасаются с пинеальной пластинкой или соприкасаются точечно. Более протяженный контакт известен у *Mylopteraspis*. Пинеальная пластинка в форме полумесяца, иногда имеет скошенные боковые края (*Parapteraspis*). Выемка для основания дорсального шипа крупная, шип сильный. Корнуальные пластинки крупные, серповидные, образуют латеральные горизонтальные выступы над бранхиальными отверстиями. Бранхиальные отверстия на боках панциря в его задней трети, между корнуальными и бранхиальными пластинками.

Состав. *Podolaspis* Zych, 1931; *Dnestraspis* Novitskaya, 1983; *Mylopteraspis* Stensiö, 1958; *Parapteraspis* Stensiö, 1958.

Род *Podolaspis* Zych, 1931

Pteraspis: Zych, 1927, p. 52–53, p. 54 (pars); Brotzen, 1933a, S. 445; White, 1935, p. 443; Балабай, 19596, с. 6.

Podolaspis: Zych, 1931, p. 89–91; Tarlo, 1961, p. 380–381; Обручев, 1964, с. 65; Новицкая, 1975, с. 75, 81, рис. 1в; 1986, с. 77–78; Blicek, 1984, p. 40 (pars).

Parapteraspis: Stensiö, 1958, p. 280 (pars).

Plesiopteraspis: Stensiö, 1958, p. 269, 271, 272; 1964, p. 203, 206 (pars).

Типовой вид – *Pteraspis lerichei* (mut. rostrata) Zych, 1927.

Диагноз. Удлиненные, умеренно широкие птераспиды. Дорсальный панцирь дефинитивных особей обычно не превышает 12 см. Ростральная пластинка округло-треугольная, длина равна максимальной ширине или несколько отклоняется в ту или другую сторону, составляет около одной трети общей длины панциря. Преоральное поле округло-треугольное, покрыто меняющимися направлением дентиновыми гребешками и бугорками. Пинеальная пластинка в форме полумесяца, иногда образует резкий задний угол, ее боковые углы заострены; пластинка не соприкасается с медиальными отростками орбитальных пластинок или имеет с ними точечный контакт. Медиальные отростки последних заострены. Дорсальная пластинка на переднем крае сердцеобразно вырезана, в постбранхиальной области сужается слабо. Бранхиальные отверстия помещаются на боках панциря, между бранхиальными и корнуальными пластинками, близко от его заднего края. Корнуальные пластинки крупные, треугольные, "серповидные", направлены постеролатерально. Дорсальный шип с мощным основанием.

Видовой состав. *P. lerichei* (Zych); *P. podolica* (Alth); *P. zychi* (Brotzen); *P. gracilis* (Stensiö).

Распространение. Подолия, Украина; лохковский–пражский ярусы, нижний девон [Новицкая,

1986]. Здесь и далее в разделе "Pteraspidoformes" названия ярусов даны в соответствии со стратиграфической схемой в: [Решение межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы", Ленинград, 1990].

Замечания. 1. Установив род *Podolaspis*, В. Зых [Zych, 1931] в числе видов указал *P. rostrata*, объединяющий описанные им ранее "мутации" *Pteraspis sturi* Alth sp.n., mut. *rostrata* m. n. и *Pteraspis lerichei* sp. n., mut. *rostrata* m. n. [Zych, 1927]. Вторая мутация была затем признана типовым видом *Podolaspis lerichei* рода *Podolaspis* [White, 1960; Tarlo, 1961; Обручев, 1964] (подробнее см. [Tarlo, 1961]). В состав *Podolaspis lerichei* Л. Тарло ввел в качестве полного синонима зыховский *Pteraspis sturi*, mut. *rostrata* (= *Pteraspis podolicus* Alth, 1874, по [Zych, 1927]). Частичная синонимизация была ранее осуществлена Ф. Бротценом [Brotzen, 1933a], однако он не отнес к *Pt. lerichei* дорсальную пластинку *Pt. sturi*, фотография которой опубликована В. Зыхом [Zych, 1927, pl. 2, fig. 6]. В этой связи напомним, что в работе 1927 г. В. Зых отмечал различия в форме дорсальной пластинки в качестве основных между *Pt. lerichei* и *Pt. sturi*. Нами был изучен большой коллекционный материал по роду *Podolaspis*, подтвердивший правильность первоначального разделения. Во-первых, среди пластинок *Podolaspis lerichei* и пластинок, отвечающих описанию В. Зыхом *Pt. sturi*, нами не обнаружены промежуточные экземпляры; во-вторых, различия в общей форме дорсальной пластинки и в форме ее заднего края (стабильный видовой признак) дают основание оценивать их как видовые. Следуя диагнозам и фотографиям в работе В. Зыха [Zych, 1927], к *Podolaspis lerichei* мы относим птераспид, имеющих наряду с другими диагностическими признаками рода дорсальную пластинку с широкой постбранхиальной частью, вогнутым задним краем и коротким медиальным выступом. Дорсальные пластинки с резко суженной постбранхиальной областью и вытянутым задним концом (= *Pt. sturi* Alth, mut. *rostrata* по Zych, 1927) описываются под названием *Podolaspis podolica*, являющимся старшим синонимом по отношению к *Pteraspis sturi* mut. *rostrata* В. Зыха [Brotzen, 1933a].

2. Вид, описанный А. Бlichem [Bliciek, 1981] из горизонта Вогги Шпицбергена как *Podolaspis goujeti*, отличается от *Podolaspis* рядом существенных признаков [Новицкая, 1986]. В ревизии 1984 года [Bliciek, 1984] вид *P. "goujeti"* не включен в состав рода *Podolaspis*, но указан как синоним *Larnovaspis cf. goujeti* [Bliciek, 1984, p. 59].

Podolaspis lerichei (Zych, 1927)

Рис. 66, 67. Табл. X, фиг. 1–2, 8

Pteraspis lerichei sp. n., mut. *rostrata* n. mut.: Zych, 1927, p. 54, pl. 2, fig. 7, 9, pl. 3, fig. 3, textfig. 5.

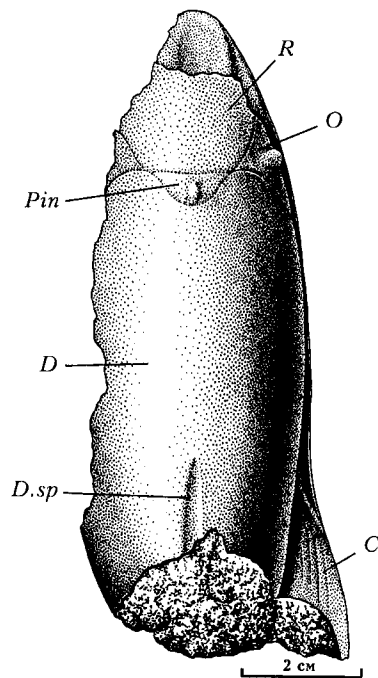


Рис. 66. *Podolaspis lerichei* (Zych, 1927). Экз. – ПИН, № 3592/33. Местонахождение с. Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон. Ядро, видны границы пластинок панциря и место прикрепления дорсального шипа [Новицкая, 1986]

C – место корнуальной пластинки, D – дорсальной, O – орбитальной, Pin – пинеальной, R – ростральной; D.sp – место прикрепления дорсального шипа

Podolaspis rostrata: Zych, 1931, p. 90–91, photo 14, 20.

Pteraspis lerichei: Brotzen, 1933a, S. 445–448, Textfig. 9, 10; (pars): Балабай, 1959б, с. 6, табл. I, фиг. I.

Pteraspis major: White, 1935, p. 443.

Plesiopteraspis sp.: Stensiö, 1958, p. 269, 271, fig. 146 A, 148.

Podolaspis lerichei: Tarlo, 1961, p. 380, fig. 8; Обручев, 1964, с. 65, табл. 6, фиг. 8, рис. 33, 34 (pars); Новицкая, 1975, с. 82; 1986, с. 78–81, рис. 29–30, табл. XVI, фиг. 1–3; Bliciek, 1984, p. 40–43, fig. 15.

Лектотип – место хранения и № неизвестны, обозначен Л. Тарло [Tarlo, 1961] по изображению в работе В. Зыха (Zych, 1927, pl. 3, fig. 3); передняя часть дорсального панциря; местонахождение у с.

Трудовое (бывш. Могильница); иваневский горизонт ?, лохков, нижний девон [Tarlo, 1961, p. 281].

Материал. Ядро панциря, отчетливо видны границы пластинок орбито-пинеального пояса и место прикрепления дорсального шипа – экз. ПИН, № 3592/32, 33; ПИН, № 5-512; передняя часть панциря, видны ростральная пластинка и пластинки орбито-пинеального пояса, экз. ПИН, № 3592/46; ядро панциря, экз. ПИН, № 3592/87; все указанные экземпляры происходят из местонахождения у с. Устечко на лев. бер. р. Днестр, Украина (Подолия);

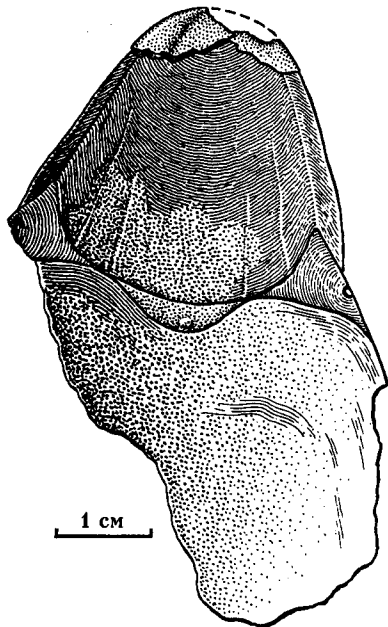


Рис. 67. *Podolaspis lerichei* (Zych, 1927). Экз. – ПИН, № 3592/46. Местонахождение на р. Джури (с. Устечко), Подолия, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон. Передняя часть панциря: видны роstralная пластинка, орбитальные и пинеальная [Новицкая, 1986]

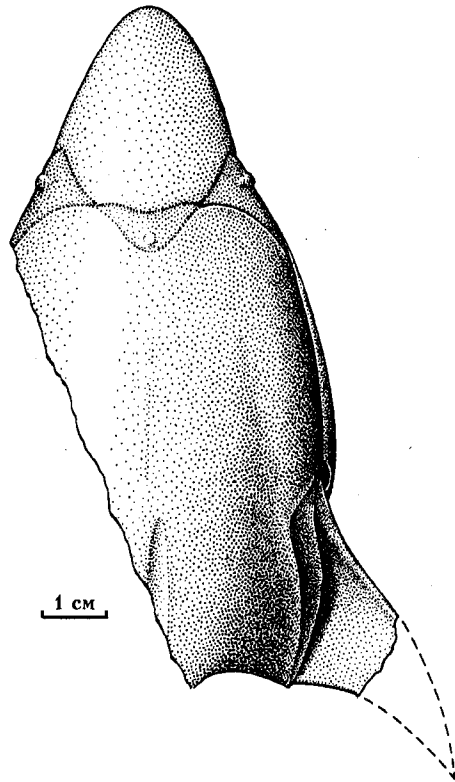


Рис. 68. *Podolaspis podolica* (Alth, 1874). Экз. – ПИН, № 3592/31. Местонахождение с. Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон. Ядро с сохранившимися следами границ пластинок панциря [Новицкая, 1986]

нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон [Новицкая, 1986].

Диагноз. Длина дорсального панциря от 6 см до 12 см. Панцирь удлинённый. Длина роstralной пластинки – 2–3,5 см; сверху пластинка имеет вид треугольника с закруглённым концом, его длина равна ширине, основание имеет неглубокие вырезки для орбитальных пластинок. Восходящая пластинка нерезко отделена от преорального поля; её медиальный гребень широко закруглен; параоральные выступы отсутствуют или едва заметны, прерогональные углы выражены. Орнамент на преоральном поле в виде бугорков, иногда соединяющихся в гребешки. Пинеальная пластинка в форме полумесяца, задний край закруглен, её ширина составляет около 1/3 ширины орбито-пинеального пояса. Пинеальная пластинка соприкасается или не соприкасается с заостренными медиальными отростками орбитальных пластинок. Дорсальная пластинка очень выпуклая, её максимальная ширина укладывается от 1,5 до 2 раз в её длине. Передний край дорсальной пластинки сердцевидно вырезан, вырезка пологая, неглубокая; боковые края глубоко вырезаны над корнуальными пластинками, в постбранхиальной области дорсальная пластинка почти такая же широкая, как в пребранхиальной. Задний край дорсальной пластинки в латеральных зонах слегка вогнут, имеет закруглённый короткий медиальный выступ. Дорсальный шип высокий, почти прямой, с резко утолщённым основанием. Корнуальные пластинки заострены на концах, на-

правлены постеролатерально. Бранхиальные пластинки в сечении округлые. Вентральный щит менее выпуклый, чем дорсальный, впереди яйцевидно закруглен, назад сужается. Его задний край спрямлен, имеет небольшой срединный выступ.

Распространение. Местонахождения на р. Серет, против с. Застиноче, у с. Трудовое (старое название Могильница), а также на р. Днестр, против с. Залещики и в районе с. Печорна, у с. Устечко, на р. Джури (в с. Устечко), Подолия, Украина; ивановский горизонт – днестровская серия (нижняя часть), лохков, нижний девон.

Замечание. По данным В.Н. Талимаа [Никифорова, Предтеченский, 1968], *Podoliaspis lerichei* найден в чортковском горизонте лохковского яруса.

Podolaspis podolica (Alth, 1874)

Рис. 68, 69. Табл. X, фиг. 3–4

Pteraspis podolicus: Alth, 1874, p. 42, pl. 1, fig. 5–10.

Pteraspis sturi Alth, mut. *rostrata*: Zych, 1927, p. 161, pl. 2, fig. 6.

Pteraspis podolica: Brotzen, 1933a, S. 439–442, Fig. 4, 5.

Pteraspis podolica Alth var. *haueri*: Brotzen, 1933a, S. 441, Fig. 6; White, 1935, p. 443.

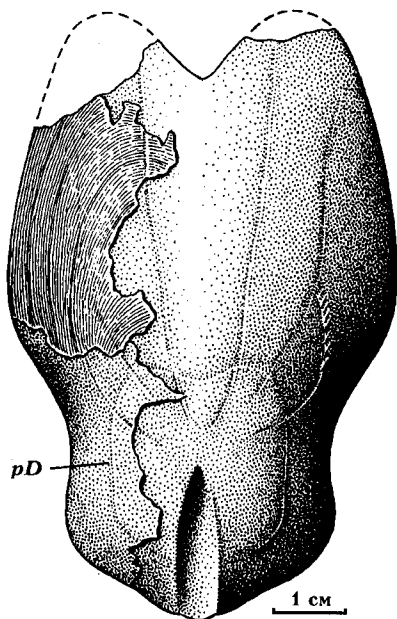


Рис. 69. *Podolaspis podolica* (Alth, 1874). Экз. – ПИН, № 3592/43а. Местонахождение с. Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон. Ядро дорсальной пластинки, видны отпечатки сенсорных каналов и границы ювенильной пластинки [Новицкая, 1986]

pD – следы границ ювенильной пластинки

Podolaspis podolica: Новицкая, 1975, с. 82; 1986, с. 81–82, рис. 31–32, табл. XVI, фиг. 4–5; Blicek, 1984, p. 43.

Лектотип – место хранения и № неизвестны, дорсальный панцирь; местонахождение у с. Залещики, р. Днестр, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Выделен Ф. Бротценом (Brotzen, 1933a, S. 441) по изображению в работе А. Альта (Alth, 1874, Taf. 1, Fig. 5).

Материал. Дорсальная пластинка – экз. ПИН, № 3592/43а, б, и ядро хорошей сохранности – экз. ПИН, № 3592/31; местонахождение у с. Устечко, р. Днестр, Украина; устечковская свита – низы хмельевской, днестровская серия, лохков, нижний девон.

Диагноз. Длина полного дорсального панциря около 10 см. Панцирь удлинённый, максимально широкий посередине пребранхиальной длины дорсальной пластинки; в постбранхиальной области заметно сужается. Ростральная пластинка треугольная, удлинённая, впереди закруглена; ее дорсальная длина больше максимальной ширины, составляет примерно одну треть от общей длины панциря. Преоральное поле хорошо развито, орнаментировано короткими гребешками. Пинеальная пластинка имеет вогнутый передний край, задний край образует резкий угол. Медиальные отростки орбитальных пластинок заострены, соприкасаются или почти соприкасаются с пинеальной пластинкой. Дорсальная пластинка уплощена, имеет глубокую пинеальную вырезку, в постбранхиальной области сужена. Ее задний край образует короткий

срединный выступ. Вырезка для дорсального шипа крупная, начинается на уровне переднего конца корнуальных пластинок, оканчивается на заднем крае панциря. Корнуальные пластинки крупные, широкие, треугольные. Бранхиальные пластинки перегибаются по длинной оси, образуя угол. Вентральная пластинка удлинённая: спереди широко закруглена, на заднем крае имеет короткую округлую лопасть.

Замечание. Экземпляр, описанный В. Зыхом [Zych, 1927, p. 16, pl. 2, fig. 6], по мнению Ф. Бротцена [Brotzen, 1933a, S. 441], не принадлежит виду "*podolica*". Однако сравнение фотографии в работе В. Зыха и изображения дорсальной пластинки *Pteraspis podolica* у Ф. Бротцена [Brotzen, 1933a, Abb. 4, Fig. b] свидетельствует об обратном. Обе пластинки имеют глубокую пинеальную вырезку, придающую передней части дорсального щита характерную форму, суженную постбранхиальную часть и вытянутый углом выступ на заднем крае пластинки, т.е. все черты, характеризующие *Podolaspis podolica*.

Распространение. Подолия, Украина (местонахождения: р. Гнезна, с. Застиноче; р. Днестр, лев. бер., с. Устечко; прав. бер. Днестра, с. Крищатек); иваневский горизонт – низы устечковской свиты, днестровская серия (нижняя часть), лохковский – ? пражский ярусы, нижний девон [Новицкая, 1986].

Podolaspis zychi (Brotzen, 1933)

Рис. 70

Pteraspis zychi: Brotzen, 1933a, S. 448–450, Fig. 11; White, 1935, p. 443.

Podolaspis zychi: Новицкая, 1975, с. 82; 1986, с. 82–83, рис. 33.

Podolaspis ? *zychi*: Blicek, 1984, p. 43–44.

Лектотип – место хранения неизвестно (см. замечание), № 146, изображенный Ф. Бротценом [Brotzen, 1933a, Fig. 11, S. 450]; местонахождение с. Залещики, Подолия, Украина; иваневский горизонт или низы днестровской серии ?, лохков, нижний девон. Выделен А. Бlichem [Blicek, 1984, p. 44].

Материал. Почти полное ядро с сохранившимися следами границ ростральной, левой орбитальной, пинеальной и дорсальной пластинок – ПИН, № 3592/41; крупный фрагмент внутреннего ядра панциря с частично сохранившимися отпечатками границ пластинок орбито-пинеального пояса – ПИН, № 3592/45; местонахождение в с. Устечко на прав. бер. р. Джуриин, Подолия, Украина; нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон.

Диагноз. Крупные подоляспиды; длина панциря 11–13 см. Панцирь вытянутый, его максимальная ширина находится немного позади середины длины. Ростральная пластинка округло-треугольная, широкая, типичная для подоляспид; ее длина почти равна ширине (строение вентральной стороны неизвестно). Орбитальная, пинеальная и дорсальная пластинки как у *P. lerichei*, но дорсальная пластин-

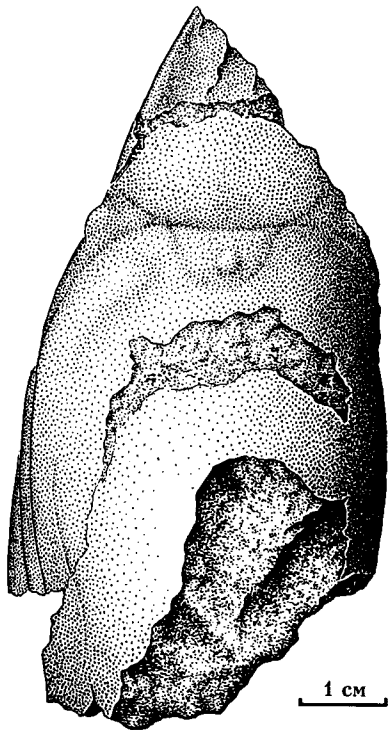


Рис. 70. *Podolaspis zychi* (Brotzen, 1933). Экз. – ПИН, № 3592/45. Местонахождение в с. Устечко (прав. бер. р. Джурич), Подолия, Украина; нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон. Ядро: видны границы пластинок панциря [Новицкая, 1986]

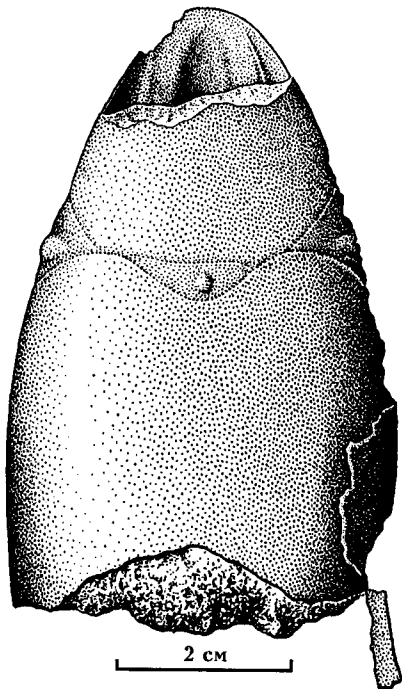


Рис. 71. *Podolaspis gracilis* (Stensiö, 1958). Экз. – ПИН, № 3592/47. Местонахождение в с. Устечко (лев. бер. р. Днестр), Подолия, Украина; нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон. Ядро: видна форма ростра, границы пластинок панциря [Новицкая, 1986]

ка значительно сильнее уплощена; пинеальная пластинка иногда массивнее. Бранхиальные пластинки перегибаются по продольной оси, образуя в сечении острый угол.

Замечания. 1) Единственный экземпляр, на основе которого выделен вид *Podolaspis zychi*, изображен в статье Ф. Бротцена (Brotzen, 1933a, Abb. 11, экз. № 146). Голотип найден в Подолии, с. Залещики; по современным схемам – в иваневском горизонте лохковского яруса. Место хранения, указанное Ф. Бротценом: Геолого-Палеонтологический институт в Берлине (совр. название – Институт палеонтологии, Музей природоведения, Гумбольдтовский университет; МВ). Достоверных сведений о том, что экземпляр, изображенный Ф. Бротценом, не утрачен, нет.

2) Насколько можно судить по известному материалу, *Podolaspis zychi* очень сходен с *P. lerichei*, но отличается от него присутствием резкого продольного перегиба на бранхиальных пластинках и большей уплощенностью дорсального панциря.

Распространение. Подолия, Украина; иваневский горизонт – днестровская серия (нижняя часть), лохков, нижний девон.

Podolaspis gracilis (Stensiö, 1958)

Рис. 71

Parapteraspis gracilis: Stensiö, 1958, p. 280, fig. 155 A, B; 1964, p. 214, fig. 57.

Podolaspis gracilis: Новицкая, 1986, с. 84, рис. 34, табл. XVII, фиг. 1.

Лектотип – NHRM, № С 1558, передняя часть панциря с вентральной стороны, виден ростр и орбито-пинеальный пояс, экземпляр, изображенный Э. Стеншё (Stensiö, 1958, fig. 155); Подолия, Украина; лохков ?, нижний девон. Выделен Л.И. Новицкой [1986, с. 84].

Материал. Панцирь с дорсальной стороны, в задней половине разрушен, ПИН, № 3592/47; с. Устечко, Подолия, Украина; иваневский горизонт – низы днестровской серии, лохков, нижний девон.

Диагноз. Общая длина дорсального панциря, по-видимому, 8–9 см. Панцирь удлинённый, умеренно широкий. Ростральная пластинка треугольная, на переднем конце закруглена; ее дорсальная длина почти равна ширине, задний дорсальный край выпуклый, широко закруглен. Восходящая пластинка (по [Stensiö, 1958]) невысокая, медиальный гребень нечеткий, параоральные выступы очень короткие, образуют тупые углы; преорбитальных углов нет. Пинеальная пластинка имеет вид узкого полумесяца, вытянута латерально. Медиальные выступы орбитальных пластинок короткие, заостренные, отделены широкими промежутками от пинеальной пластинки. Корнуальные пластинки хорошо развиты.

Распространение. Подолия, Украина; иваневский горизонт – днестровская серия (нижняя часть), лохков, нижний девон.

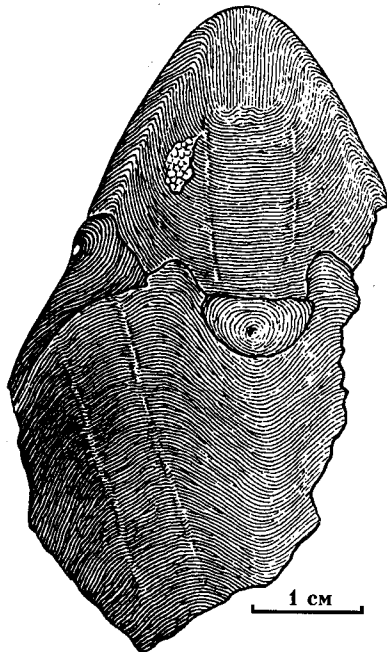


Рис. 72. *Dnestraspis firma* Novitskaya, 1983. Голо-тип – ПИН, № 3592/48. Местонахождение в с. Устечко (лев. бер. р. Днестр), Подолия, Украина; нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон. Передняя часть панциря с дорсальной стороны: видны границы ростральной, пинеальной, дорсальной пластинок и левой орбитальной [Новицкая, 1986]

Род *Dnestraspis* Novitskaya, 1983

Dnestraspis: Новицкая, 1983, с. 161; 1986, с. 84.

Типовой вид – *D. firma* Novitskaya, 1983.

Диагноз. Среднего размера птераспиды. Ростральная пластинка широко-треугольная, спереди закруглена. Преоральное поле хорошо выражено, округло-треугольное. Пинеальная пластинка в виде полумесяца, почти полукруглая. Орбитальные пластинки с короткими передними и медиальными отростками; медиальные отростки не соприкасаются с пинеальной пластинкой. Дорсальная пластинка образует передние выступы, вдающиеся между пинеальной и орбитальными пластинками (сведения о других пластинках и задней половине дорсальной пластинки отсутствуют).

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Украина (Подолия); днестровская серия, лохков, нижний девон.

Dnestraspis firma Novitskaya, 1983

Рис. 72. Табл. X, фиг. 5

Dnestraspis firma: Новицкая, 1983, с. 181, табл. XXV, фиг. 2.

Голотип – ПИН, № 3592/48, крупный фрагмент дорсального панциря изнутри, средний слой разрушен, виден орнамент, сохранились сочлененные ростральная, пинеальная, левая орбитальная пла-

стинки и значительная часть дорсальной; местонахождение в с. Устечко на лев. бер. р. Днестр, Украина (Подолия); нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Длина полного дорсального панциря около 7–8 см. Дорсальная длина ростральной пластинки несколько меньше ее ширины. Передняя дорсальная треть ростральной пластинки орнаментирована продольными дентиновыми гребешками, далее назад гребешки расположены как обычно – параллельно заднему краю пластинки. В основании ростральной пластинки есть неглубокие вырезки для передних отростков дорсальной пластинки. Преоральное поле орнаментировано короткими гребешками, меняющими направление (в остальном строение вентральной стороны ростра неизвестно). Пинеальная пластинка крупная, ее передний край прямой, задний – очень выпуклый, переднебоковые углы закруглены. Орбитальные пластинки небольшие, их передние выступы короткие, слабо заостренные, медиальные – усеченные. Дорсальная пластинка с крупной, глубокой пинеальной вырезкой и короткими округлыми передними выступами, расположенными латерально по отношению к пинеальной вырезке. На дорсальной пластинке 12–13 дентиновых гребешков на 1 мм.

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Род *Mylopteraspis* Stensiö, 1958

Mylopteraspis: Stensiö, 1958, p. 258, 263, 280; 1964, p. 192, 197, 215; Tarlo, 1961, p. 383–384; Обручев, 1964, с. 67; Новицкая, 1975, с. 82; 1986, с. 86; Blicek, 1984, p. 46.

Mylopteraspidella: Blicek, 1984, p. 45.

Типовой вид – *Mylopteraspis robusta* Stensiö, 1958.

Диагноз. Птераспиды небольшого и среднего размера: общая длина панциря порядка 9–10 см. Ростральная пластинка умеренной длины, широкая, ее дорсальная длина почти равна максимальной ширине; на переднем конце пластинка закруглена. Преоральное поле и восходящая пластинка хорошо развиты. Преорогонийальные углы образуют медиальные выступы [Stensiö, 1958, 1964]. Пинеальная пластинка очень широкая (больше половины общей ширины орбито-пинеального пояса), V-образная, пологая, соприкасается с широкими клиновидными отростками орбитальных пластинок. Дорсальная пластинка с широкой, неглубокой пинеальной вырезкой. Ротовые пластинки короткие, на передних концах утолщены (*M. robusta*). Корнуальные пластинки широкие, треугольные, серповидные, направлены постеролатерально. Бранхиальные отверстия занимают обычное для семейства положение.

Видовой состав: *Mylopteraspis robusta* Stensiö, 1958; *M. gracilis* Stensiö, 1958.

Распространение. Украина (Подолия); нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон.

Замечание. Э. Стеншё [Stensiö, 1958], учредив род *Mylopteraspis*, отнес к нему два вида – *M. robusta* и *M. gracilis*, первый из них был сделан типовым [Tarlo, 1961, p. 383]. В своей ревизии птераспид А. Блик [Blicek, 1984] выделил *M. gracilis* в качестве отдельного монотипического рода *Mylopteraspidella*, ссылаясь на то, что, по его мнению, "вентральная поверхность ростра *M. robusta* (единственная известная часть панциря) достаточно отлична от таковой *M. gracilis*" [Blicek, 1984, p. 46]. Суть отличий он не поясняет. На материалах, имеющихся в Палеонтологическом институте, действительно видны различия в строении вентральной поверхности ростра *M. robusta* и *M. gracilis* [Новицкая, 1986, с. 86]. Но оценить эти различия, как отвечающие родовому уровню, весьма трудно без данных о других пластинках панциря *M. robusta*. Речь идет о диагностически важных дорсальной, бранхиальных, корнуальных пластинках. Также нет сведений о строении его орбито-пинеального пояса, являющегося важным критерием в систематике птераспид. Исходя из известных в настоящее время материалов, мы не считаем обоснованным отнесение *M. robusta* и *M. gracilis* к двум различным родам.

Mylopteraspis robusta Stensiö, 1958

Табл. X, фиг. 6

Mylopteraspis robusta: Stensiö, 1958, p. 263, 280; fig. 142, 156; 1964, p. 197, fig. 44, 58; Tarlo, 1961, p. 383; Обручев, 1964, с. 66, 67, рис. 39; Blicek, 1984, p. 47, fig. 18; Новицкая, 1986, с. 86, табл. XVII, фиг. 5.

Лектотип – NHRM, № С 1546; ростральная область панциря с вентральной стороны, оральные пластинки сохранились в прижизненном положении [Stensiö, 1958, fig. 142, 156]; местонахождение неизвестно, Подолия, Украина; лохков, нижний девон. Выделен Л. Тарло [Tarlo, 1961, p. 383], но указан как голотип.

Материал. Известна только ростральная область, изображенная в работе Э. Стеншё [Stensiö, 1958; 1964, fig. 44, 58]. В коллекции ПИН есть неполная ростральная пластинка, принадлежащая, по-видимому, *M. robusta* – экз. ПИН, № 3592/49; местонахождение у с. Устечко, лев. бер. р. Днестр, Подолия, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон.

Диагноз. Преоральное поле имеет вид удлиненной трапеции, впереди полого закруглено. Поле покрыто короткими нерегулярно расположенными дентиновыми гребешками [Blicek, 1984]. Медиальный гребень восходящей пластинки сглаженный. Преорогонияльные углы в виде коротких и довольно узких закругленных выступов, направленных медиально. Оральные пластинки короткие, массивные; центральная оральная пластинка клиновидная, боковые – сужаются назад, на передних концах сильно утолщены.

Распространение. Подолия, Украина; нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон.

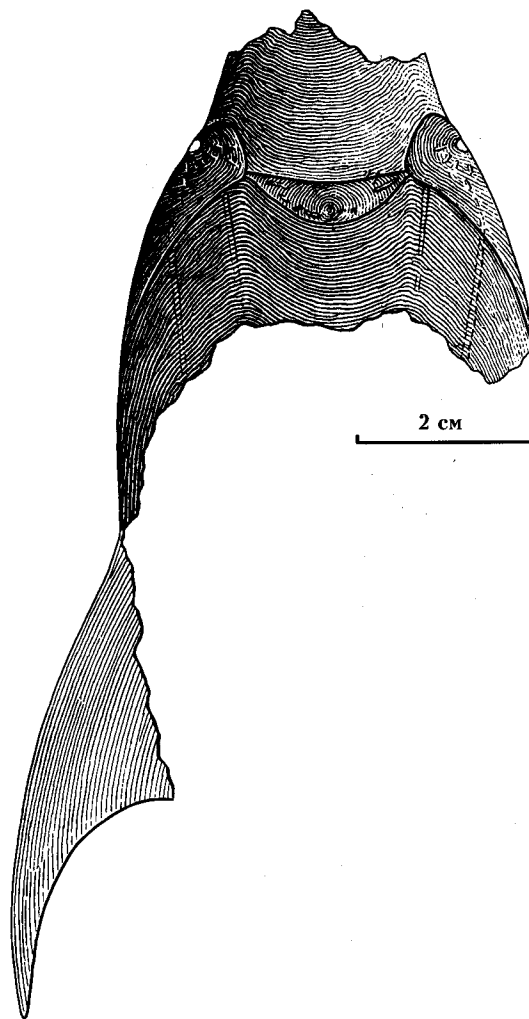


Рис. 73. *Mylopteraspis gracilis* Stensiö, 1958. Экз. – ПИН, № 3592/50. Местонахождение с. Устечко (прав. бер. р. Джуриин), Подолия, Украина; нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон. Ядро: сохранились пинеальная и орбитальные пластинки, левая корнуальная и фрагменты ростральной и дорсальной пластинок [Новицкая, 1986]

Mylopteraspis gracilis Stensiö, 1958

Рис. 73, 74. Табл. X, фиг. 7

Mylopteraspis gracilis: Stensiö, 1958, p. 258, fig. 139; 1964, p. 192, fig. 41; Tarlo, 1961, p. 384, fig. 11; Новицкая, 1986, с. 87–88, рис. 36–37, табл. XVII, фиг. 3.

Mylopteraspidella gracilis: Blicek, 1984, p. 45–46, fig. 17.

Лектотип – NHRM, № С 1547; передняя область панциря с вентральной стороны, виден орбито-пинеальный пояс, экземпляр, изображенный Э. Стеншё [Stensiö, 1958, fig. 139]; местонахождение у с. Устечко, Подолия, Украина; нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон. Выделен Л.И. Новицкой [1986, с. 89].

Материал. Фрагмент дорсального панциря – ПИН, № 3592/50 и несколько менее крупных

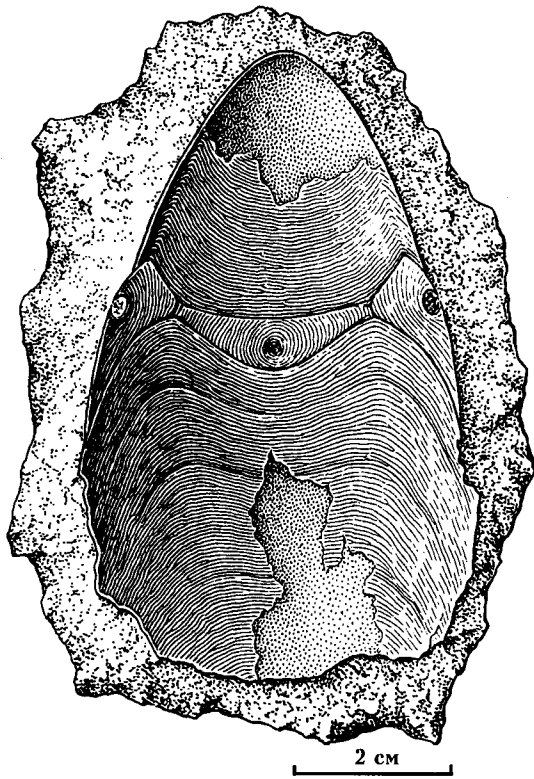


Рис. 74. *Mylopteraspis gracilis* Stensiö, 1958. Экз. – ПИН, № 3592/52. Местонахождение с. Устечко (лев. бер. р. Днестр), Подолия, Украина; нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон. Передняя половина панциря с дорсальной стороны [Новицкая, 1986]

фрагментов, в том числе передняя половина панциря (дорсальная сторона) – ПИН, № 3592/52; с. Устечко, Подолия, Украина; нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон.

Диагноз. Птераспиды среднего размера. Общая длина дорсального панциря порядка 9–10 см. Панцирь удлинённый, умеренно широкий. Рostrальная пластинка широко-треугольная, на переднем конце закруглена, ее дорсальная длина немного меньше ее максимальной ширины. Преоральное поле яйцевидное, впереди сужено и закруглено. Медиальный гребень восходящей пластинки нерезкий. Преорогониальные углы отчетливые, широкие, слегка закругленные. Пинеальная пластинка V-образная с пологими ветвями, очень широкая: составляет больше половины всей ширины орбито-пинеального пояса, ее латеральные концы вытянуты и сужены. Передние выступы орбитальных пластинок короткие и тупые или приостренные, медиальные выступы короткие, клиновидные с тупыми концами; контактируют с пинеальной пластинкой. Корнуальные пластинки крупные, треугольные, резко суженные к латеральному концу, направлены постеролатерально. 12–14 дентиновых гребешков на 1 мм в передней половине дорсальной пластинки.

Распространение. Украина (Подолия); нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон [Новицкая, 1986].

Род *Parapteraspis* Stensiö, 1958

Parapteraspis: Stensiö, 1958, p. 265, 279; 1964, p. 198, 213 (pars).

Plesiopteraspis: Stensiö, 1958, p. 257; 1964, p. 191 (pars).

Parapteraspis: Новицкая, 1975, с. 83; 1986, с. 88.

Типовой вид – *Parapteraspis plana* Stensiö, 1958.

Диагноз. Панцири среднего размера, относительно широкие; длина 7,5–9,5 см. Рostrальная пластинка широкая, округло-треугольная, ее длина помещается примерно 3–3,5 раза в общей длине панциря. Преоральное поле и восходящая пластинка хорошо развиты; поле крупное, субтрапециевидное [Stensiö, 1964, fig. 56 B]. Имеются пароральные выступы. Пинеальная пластинка широкая, с кососрезанными боковыми краями. Передние и медиальные выступы орбитальных пластинок короткие; медиальные выступы заостренные, широко отделены от пинеальной пластинки или почти соприкасаются с нею. Корнуальные пластинки (где известны) в виде широких треугольных латеральных выступов. Бранхиальные отверстия расположены в задней четверти панциря, на его боках, между бранхиальными и корнуальными пластинками. Дорсальный шип крупный.

Видовой состав. *P. plana* Stensiö, 1958; *P. lata* (Stensiö, 1958).

Распространение. Подолия, Украина; иваневский горизонт, нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон.

Замечания. 1. *Parapteraspis* отличается от остальных родов птераспид строением орбито-пинеального пояса, в котором пинеальная пластинка имеет кососрезанные боковые края.

Parapteraspis обычно включается в синонимику рода *Pteraspis* [Tarlo, 1961; Обручев, 1964; Denison, 1970]. Однако *Pteraspis* при этом становится несомненно искусственным объединением родов, резко различных в основных чертах морфологии, в том числе в строении орбито-пинеального пояса. У *Pteraspis*, судя по наиболее изученной классической форме *Pteraspis rostrata* var. *toombsi*, пояс состоит из небольшой пинеальной пластинки и примыкающих к ней лентовидных отростков орбитальных пластинок. У *Parapteraspis* пинеальная пластинка не соприкасается с орбитальными. Ее форма не только отличается от таковой у типичного *Pteraspis rostrata*, но и не напоминает ни один из вариантов, установленных ранее Э. Уайтом [White, 1935] в составе *Pteraspis*.

В состав *Parapteraspis* нами включен вид *Parapteraspis lata*, выделенный Э. Стеншё [Stensiö, 1958, fig. 138] как *Plesiopteraspis ? lata*. *Parapteraspis plana* и *Parapteraspis lata* сходны (наряду с другими признаками) своеобразной формой пинеальной пластинки, отличающей их от остальных подоляспид.

Вид, выделенный Э. Стеншё как *Parapteraspis gracilis* (экз. N C 1558: Stensiö, 1958, fig. 155), имеет ростр и орбито-пинеальный пояс, характерные для *Podolaspis*, в связи с чем он отнесен мной к последнему роду [Новицкая, 1975].

2. А. Блик [Blicek, 1984] в качестве типового вида для *Parapteraspis* указал *Parapteraspis gracilis* Stensiö, 1958 (N C 558). Однако помещенное им изображение лектотипа [Blicek, 1984, p. 35, fig. 10] является, судя по характерной форме пинеальной пластинки, не изображением *P. gracilis* (N C 1558: Stensiö, 1958, fig. 155), а изображением *P. plana*. Таким образом, лектотип типового вида *Parapteraspis* в ревизии А. Блика [Blicek, 1984, fig. 10] в действительности изображает вид *P. plana*, что полностью совпадает с нашим пониманием рода *Parapteraspis*.

Parapteraspis plana Stensiö, 1958

Рис. 75. Табл. XI, фиг. 1

Parapteraspis plana? : Stensiö, 1958, p. 265, fig. 143 B, p. 279, fig. 154 B; 1964, p. 198, fig. 45 B, p. 213, fig. 56 B.

Parapteraspis gracilis: Blicek, 1984, p. 34, 35, fig. 10.

Parapteraspis djurinensis: Blicek, 1984, p. 35, 36, fig. 11.

Parapteraspis plana: Новицкая, 1986, с. 89–90, рис. 38, табл. XVIII, фиг. 1.

Лектотип – NHRM, № C 1548; крупный фрагмент панциря с сохранившимся ростром и орбито-пинеальным поясом (схематическое изображение экземпляра опубликовано Э. Стеншё [Stensiö, 1958, fig. 143 B, 154 B]; Подолия, Украина; днестровская серия (?), лохов, нижний девон. Выделен Л.И. Новицкой [1986, с. 89].

Материал. Ядро панциря: видны границы орбито-пинеального пояса и форма роstralной пластинки, экз. GI, Pi № 998 (прежняя аббревиатура TAGI [Новицкая, 1986, с. 89]), колл. Института геологии Таллинского технического университета; местонахождение у с. Устечко на лев. бер. р. Днестр, Подолия, Украина; днестровская серия, лохов, нижний девон.

Диагноз. Широкие птераспиды. Длина панциря – 8–9,5 см. Роstralная пластинка широкая, треугольная, с тупым передним концом, составляет около 1/3 общей длины панциря; дорсальная длина пластинки равна ее максимальной ширине. Восходящая пластинка высокая, с широким медиальным гребнем. Параоральные выступы образуют слабо выступающие тупые углы. Преорогональных углов нет. Пинеальная пластинка с отчетливыми задним и боковыми углами, вытянута в ширину; отделена от орбитальных пластинок расстоянием, примерно равным половине ее ширины. Выступы орбитальных пластинок короткие, заостренные. Ширина дорсальной пластинки составляет около 4/5 ее длины. Имеется длинная выемка для дорсального шипа. Корнуальные пластинки направлены латерально

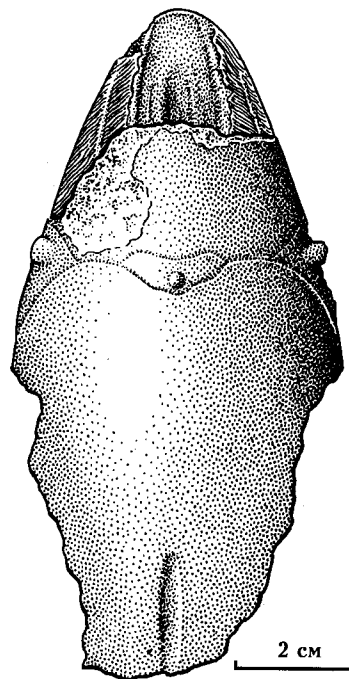


Рис. 75. *Parapteraspis plana* Stensiö, 1958. Экз. – GI, Pi № 998 (ранее обозначался TAGI 998; [Новицкая, 1986]). Местонахождение с. Устечко (лев. бер. р. Днестр), Подолия, Украина; днестровская серия, лохов, нижний девон. Ядро панциря: видны границы пинеальной и орбитальных пластинок, форма роstralной пластинки [Новицкая, 1986]

и назад. Дентиновые гребешки тонкие (около 12 на 1 мм на дорсальной стороне ростра), основания гребешков резко зазубрены.

Замечание. В качестве автора вида *Parapteraspis plana* Э. Стеншё указывает Ф. Бротцена, помещая его в скобки. При этом не поясняется, с каким именно из Бротценовских "*Pteraspis*" отождествляется *Parapteraspis*. Судя по конфигурации панциря и морфологии орбито-пинеального пояса, речь может идти только о *Pteraspis lerichei* в понимании Бротцена (здесь *Podolaspis*) и, в частности, о выделенной им форме *lerichei*, var. *plana* n. v. [Brotzen, 1933a, S. 447–448, Textfig. 10]. Однако сравнение последней с *Parapteraspis* показывает, что между ними существуют те же различия, что и между *Parapteraspis* и *Podolaspis*. Таким образом, *Parapteraspis* не может быть отождествлен с каким-либо из таксонов, указанных Ф. Бротценом.

Распространение. Подолия, Украина; иваневский горизонт – днестровская серия, (хмелевская свита [Войчишин, 1998]), лохов, нижний девон.

Parapteraspis lata (Stensiö, 1958)

Рис. 76; табл. XI, фиг. 2

Plesiopteraspis ? *lata*: Stensiö, 1958, p. 257, fig. 138; 1964, p. 191, fig. 40.

Podolaspis? *lata*: Blicek, 1984, p. 44, fig. 16.

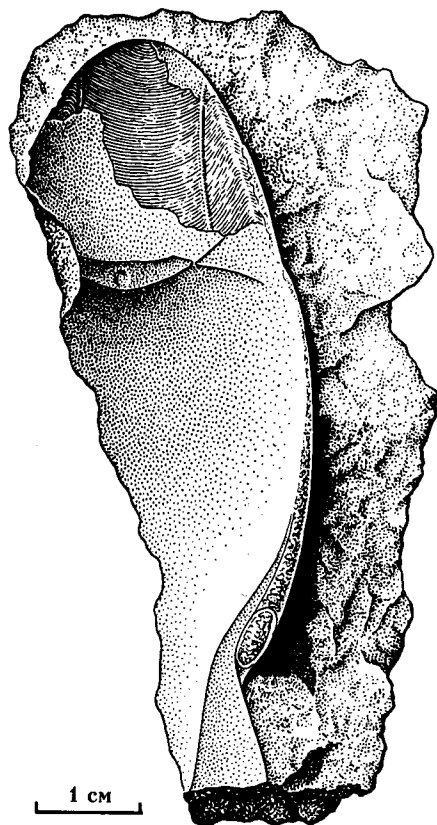


Рис. 76. *Parapteraspis lata* (Stensiö, 1958). Экз. – ПИН, № 3592/56. Местонахождение с. Залещики, прав. бер. р. Днестр, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Неполный панцирь, видна форма пластинок с дорсальной стороны [Новицкая, 1986]

Parapteraspis lata: Новицкая, 1986, с. 90-91, рис. 39, табл. XVII, фиг. 4.

Лектотип – NHRM, № С 1540, панцирь с дорсальной стороны (схематическое изображение опубликовано Э. Стеншё [Stensiö, 1958, fig. 138]); местонахождение д. Ягельница Стара, на прав. притоке р. Серет, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Выделен Л.И. Новицкой [1986, с. 90].

Материал. Крупный фрагмент дорсальной стороны панциря. Отчетливо видно строение орбито-пинеального пояса и брахиальной области – ПИН, № 3592/56; местонахождение с. Залещики на прав. бер. р. Днестр, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

Диагноз. Общая длина дорсального панциря около 7,5 см. Ростр ширококий, округло-треугольный, его дорсальная длина немного меньше его максимальной ширины (строение вентральной стороны ростра неизвестно). Пинеальная пластинка, как у *P. plana*, имеет кососрезанные боковые края. Медиальные и задние выступы орбитальных пластинок широкие, массивные. Медиальные выступы близко подходят к пинеальной пластинке, почти соприкасаются с ней. Дорсальная пластинка широкая, с полой

пинеальной вырезкой, в постбранхиальной области сужается. Корнуальные пластинки треугольные, широкие. Дентиновые гребешки как у *P. plana*.

Распространение. Подолия, Украина; иваневский горизонт – нижняя часть днестровской серии (хмельевская свита), лохков, нижний девон [Новицкая, 1986].

Семейство Larnovaspidae Halstead*

Типовой род – *Larnovaspis* Blicek, 1984.

Диагноз. Птераспиды с удлиненным или широким панцирем, его длина, в среднем, около 10 см, обычно не превышает 15 см. Роstralная пластинка треугольная или стержневидная, или широко закругленная; ее длина варьирует от 1/5 общей длины панциря до почти равной длине дорсальной пластинки. Преоральное поле короткое или занимает почти всю вентральную поверхность ростра; орнаментировано (где известно) бугорками и короткими гребешками. Орбито-пинеальный пояс замкнутый: медиальные отростки орбитальных пластинок лентовидные (или клиновидные), контактируют с боковыми краями пинеальной пластинки всей шириной "лент" (в rostro-каудальном направлении). Пинеальная пластинка угловатая, ее боковые края прямые. Выемка для основания дорсального шипа обычно крупная, редко небольшая (*Brachipteraspis*); шип сильный или небольшой. Корнуальные пластинки крупные, треугольные или узкие; как правило, образуют горизонтальные выступы над брахиальными отверстиями. Последние на боках панциря в его задней четверти или трети, между корнуальными и брахиальными пластинками.

Состав. *Larnovaspis* Blicek, 1984; *Belgicaspis* Zych, 1931; *Djurinaspis* Novitskaya, 1983; *Brachipteraspis* Brotzen, 1936; *Zascinaspis* Stensiö, 1958.

Замечание. Название семейства предложено Л. Холстедом (Halstead) в рукописи его сводки по гетеростракам. Дальнейшая судьба рукописи автору раздела не известна.

Род *Larnovaspis* Blicek, 1984

Scaphaspis: Lankester, 1868, p. 19 (pars).

Pteraspis: Zych, 1927, p. 50–56 (pars); Brotzen, 1933a, S. 435–462 (pars); White, 1935, p. 443 (pars); Tarlo, 1961, p. 383 (pars); Stensiö, 1964, p. 362 (pars); Обручев, 1964, с. 67 (pars); Denison, 1970, p. 4–6 (pars); Новицкая, 1975, с. 79; 1983, с. 160, 161, 164.

Plesiopteraspis: Stensiö, 1958, p. 256; 1964, p. 190 (pars).

Larnovaspis: Blicek, 1984, p. 52–53; Новицкая, 1986, с. 92–93.

Типовой вид – *Pteraspis stensioei* White, 1935.

Диагноз. Среднего размера птераспиды, удлиненные или реже умеренно широкие; общая длина панциря дефинитивных особей от 8,5 до 15 см. Ро-

* См. "Замечание".

стральная пластинка умеренно удлинённая, треугольная, иногда короткая, сужается к переднему концу, может быть более или менее вытянутой перед преоральным полем. Последнее хорошо развито, небольшое или занимает почти всю вентральную поверхность ростра, орнаментировано иногда короткими гребешками (*L. kneri*). Пинеальная пластинка угловатая, иногда слабо вытянутая в ширину. Ее передний край слабо вогнутый или прямой, задний – выпуклый, боковые – прямые; боковые углы резкие, задний выступ обычно закругленный. Орбитальные пластинки имеют лентовидные медиальные выступы, более или менее длинные, всегда контактирующие всей шириной "ленты" с боковыми краями пинеальной пластинки. Дорсальная пластинка удлинённая, широкая или умеренно широкая. Бранхиальные отверстия расположены на боках панциря, в его задней трети (или четверти), между корнуальными и бранхиальными пластинками. Последние образуют продольный дорсовентральный перегиб. Корнуальные пластинки треугольные, более или менее широкие. Дорсальный шип крупный, наклонен назад.

Видовой состав. *Larnovaspis stensioei* (White, 1935); *L. kneri* (Lankester, 1868); *L. iwaniensis* (Brotzen, 1933); *L. major* (Zych, 1927); *L. depressa* (Stensiö, 1958).

Распространение. Украина (Подолія), Англия, ?Шпицберген; лохков, нижний девон. Возможно, Литва; низы стонишкяйского горизонта, лохков, нижний девон ([Каратаютэ-Талимаа, 1962]: "*Pteraspis* sp.").

Замечания. 1. В комплексе признаков, используемых в диагнозах птераспид, основным лимитирующим объемом рода признаком мы считаем строение орбито-пинеального пояса. У *Larnovaspis*, объединившего, по А. Бликю [Blicek, 1984], подольских "птерасписов", лентовидные медиальные отростки орбитальных пластинок контактируют по всей длине (в росто-каудальном направлении) с боковыми сторонами угловатой пинеальной пластинки. [Новицкая, 1975, с. 79–80; 1986, с. 93].

2. Типовой вид рода – *L. stensioei* (White, 1935) известен из Великобритании; зона "*crouchi*", нижний девон [Blicek, 1984].

3. Вид *Plesiopteraspis? depressa*, установленный Э. Стеншё [Stensiö, 1958], имеет все признаки рода *Larnovaspis* в строении орбито-пинеального пояса, форме и строении ростра, в общей форме панциря. Это дает основание для его включения в состав *Larnovaspis* [Новицкая, 1986].

Larnovaspis kneri (Lankester, 1868)

Рис. 77. Табл. XI, фиг. 3

Scaphaspis kneri: Lankester, 1868, p. 19–20, fig. 9.

Pteraspis kneri: Brotzen, 1933a, S. 442–444, Fig. 7; Новицкая, 1975, с. 79.

Larnovaspis kneri: Blicek, 1984, p. 53–54, fig. 23; Новицкая, 1986, с. 93–95, рис. 40, табл. XVIII, фиг. 2, 3.

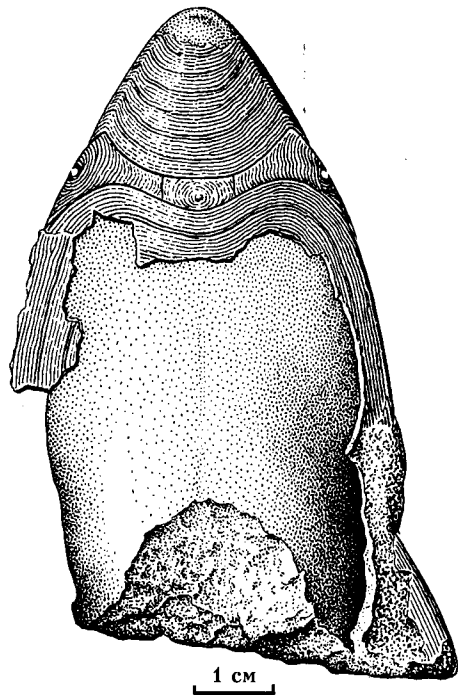


Рис. 77. *Larnovaspis kneri* (Lankester, 1868). Экз. – GI, Pi № 997 (ранее обозначался TAGI 997) [Новицкая, 1986]. Местонахождение с. Устечко, Подолія, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Ядро панциря с дорсальной стороны: сохранились роstralная, пинеальная, орбитальные пластинки; дорсальная и правая корнуальная – частично разрушены [Новицкая, 1986]

Лектотип – место хранения неизвестно, № отсутствует, вентральная пластинка – экземпляр, изображенный Е. Ланкестером [Lankester, 1868, fig. 9]; местонахождение с. Залещики, Подолія, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Данные А. Блика [Blicek, 1984, p. 53].

Материал. В Палеонтологическом институте отсутствует. Исследован сочлененный панцирь, экз. GI, Pi № 997 (ранее обозначался TAGI 997: [Новицкая, 1986, с. 93–94]), из коллекции Института геологии Таллинского технического университета; местонахождение с. Устечко, Подолія, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

Диагноз. Широкие птераспиды. Длина дорсального панциря дефинитивных особей около 9 см, его максимальная ширина (посередине длины) – примерно 5 см. Длина роstralной пластинки составляет около 1/4 общей длины панциря. Роstralная пластинка треугольная, быстро сужается вперед, длина меньше максимальной ширины. Восходящая пластинка умеренно широкая, круто поднимается вверх; медиальный гребень отчетливый, закругленный. Параоральные выступы четкие, преорональные углы слабо заметны. Преоральное поле занимает почти всю вентральную поверхность ростра, в передней половине орнаментировано гребешками, меняющими направление. Пинеальная пла-

стинка пентагональная, умеренно широкая, ее боковые углы резкие, задний – закруглен. Передние выступы орбитальных пластинок короткие, треугольные; медиальные – длинные, узкие, лентовидные. В месте контакта с пинеальной пластинкой их ширина равна ширине ее боковых сторон. Дорсальная пластинка слабо удлиненная, широкая. Бранхиальные пластинки имеют резкий продольный перегиб. Корнуальные – крупные, широкие, треугольные. Бранхиальные отверстия помещаются в последней четверти панциря. На дорсальной пластинке есть крупная вырезка для дорсального шипа.

Распространение. Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

Замечания. 1. Эталонное изображение панциря *Larnovaspis kneri* (= *Pteraspis kneri*) дано Ф. Бротценом [Brotzen, 1933a, Abb. 7]. Зарисован экземпляр № 26 из Геолого-Палеонтологического института в Берлине (название института дано по Ф. Бротцену); местонахождение с. Залещики, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

2. Вентральные щиты, сочлененные с панцирем, в нашем материале отсутствуют. Ф. Бротцен [Brotzen, 1933a] относит к этому виду удлиненные вентральные пластинки с широко закругленным передним концом и округлым срединным выступом на заднем крае.

Larnovaspis major (Zych, 1927)

Рис. 78, 79. Табл. XI, фиг. 4–5

Pteraspis lerichei sp. n., mut. *major*, mut. n.: Zych, 1927, p. 19, 54, pl. 2, fig. 8, 10, p. 1. 3, fig. 1, 2, textfig. 6 a-b.

Pteraspis sturi Alth sp. mut. *major* mut. n.: Zych, 1927, p. 16, textfig. 4, pl. 3, fig. 1.

Pteraspis major: Brotzen, 1933a, S. 451–453, Fig. 13; Балабай, 19596 (pars), с. 9.

Pteraspis brotzeni: White, 1935, p. 443 (nom. nud.).

Larnovaspis mogielnensis: Blicek, 1984, p. 55–57, fig. 24 a-c.

Larnovaspis major: Новицкая, 1986, с. 95–96, рис. 41–42, табл. XIX, фиг. 1, 2.

Лектотип – место хранения неизвестно, № отсутствует, экз., изображенный В. Зыхом [Zych, 1927, pl. 2, fig. 8], дорсальный панцирь; местонахождение Могильница, Подолия, Украина; горизонт и ярус неизвестны (возможно, низы днестровской серии), нижний девон. Выделен А. Бликком [Blicek, 1984, p. 55].

Материал. Два дорсальных панциря с сохранившимися в той или иной мере роstralной, пинеальной, дорсальной, орбитальными и корнуальными пластинками: экз. ПИН, № 3592/57, 58; оба из местонахождения с. Залещики, Подолия, р. Днестр, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Кроме того, материалы из коллекции П.П. Балабая, найденные на территории Украины, хранятся в Государственном природоохранном музее НАН Украины (г. Львов).

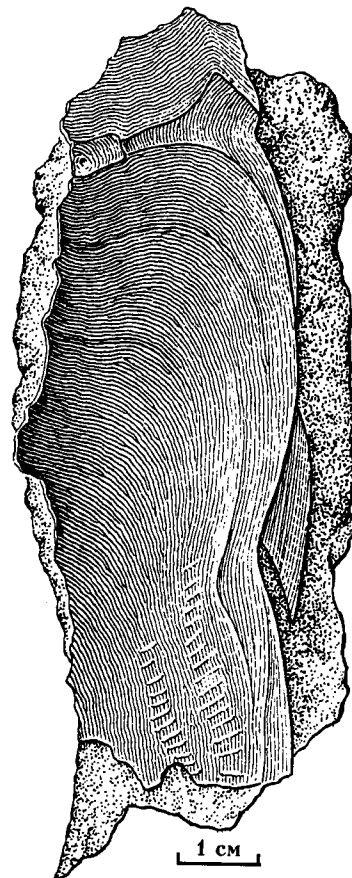


Рис. 78. *Larnovaspis major* (Zych, 1927). Экз. – ПИН, № 3592/57. Местонахождение с. Залещики, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Крупный фрагмент панциря с дорсальной стороны: видны пластинки панциря – правая орбитальная полностью, остальные (роstralная, пинеальная, дорсальная) – частично [Новицкая, 1986]

Диагноз. Довольно крупные удлиненные птераспиды. Общая длина дорсального панциря 13–15 см. Роstralная пластинка массивная, треугольная, ее дорсальная длина несколько больше ее максимальной ширины, составляет около 1/3 длины панциря. (Строение вентральной стороны роstra неизвестно). Пинеальная пластинка умеренно-широкая (длина 0,5–0,6 см, ширина 1,1–1,2 см), ее задний и боковые углы закруглены. Передние выступы орбитальных пластинок короткие, заостренные; медиальные выступы узкие, лентовидные. Вблизи контакта с пинеальной пластинкой они уже, чем боковые стороны последней, с удалением от нее приобретают клиновидную форму. Дорсальная пластинка удлиненная, широкая, имеет широкие выемки в области бранхиальных отверстий; на ее заднем крае есть короткий медиальный выступ. Бранхиальные пластинки с продольным дорсовентральным перегибом, корнуальные – крупные, треугольные, направлены латерокаудально. Дорсальный шип направлен косо назад; вырезка, вмещающая его основание, крупная.

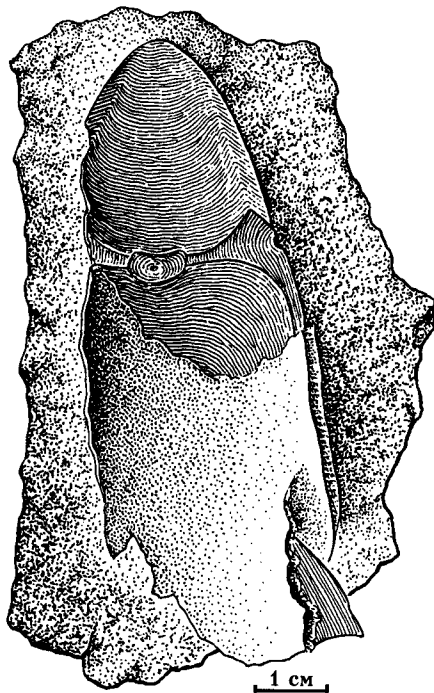


Рис. 79. *Larnovaspis major* (Zych, 1927). Экз. – ПИН, № 3592/58. Местонахождение с. Залещики, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Передняя часть панциря с дорсальной стороны: видны форма роstralной пластинки, орбито-пинеальный пояс и правая корнуальная пластинка [Новицкая, 1986]

Распространение. Подолия, Украина; иваневский горизонт, устечковская и хмелевская свиты, лохковский ярус, нижний девон; ? пражский ярус, нижний девон [Новицкая, 1986; Войчишин, 1998].

Замечания. *Larnovaspis major* отличается от других видов рода более крупными размерами, массивной роstralной пластинкой и закругленной на углах пинеальной пластинкой. Фотография, опубликованная В. Зыхом [Zych, 1927, pl. 3, fig. 2], дает четкое представление об основных морфологических признаках вида: строении орбито-пинеального пояса, форме дорсальной пластинки, наличии крупных корнуальных пластинок. Изображенный экземпляр найден в местонахождении у с. Могильница, в Подолии, на Украине; иваневский горизонт, верхи лохковского яруса, нижний девон; экземпляр, по-видимому, утрачен. Выделенный А. Бликком [Blicck, 1984] вид *L. mogielnensis* известен из этого же местонахождения и имеет тот же возраст, что и *L. major*. Морфологически *L. mogielnensis* вполне сходен с *L. major*. Сходство проявляется во всех существенных признаках и особенно заметно в строении орбито-пинеального пояса (ср. изображения *L. mogielnensis* [Blicck, 1984, p. 56, fig. 24 a-c], и *L. major* [Новицкая, 1986, с. 94, рис. 41, 42]). На всех указанных рисунках пинеальная пластинка небольшая, с округленными боковыми и задним углами, в месте ее контакта с медиальными выступами орбитальных пластинок длина этих вы-

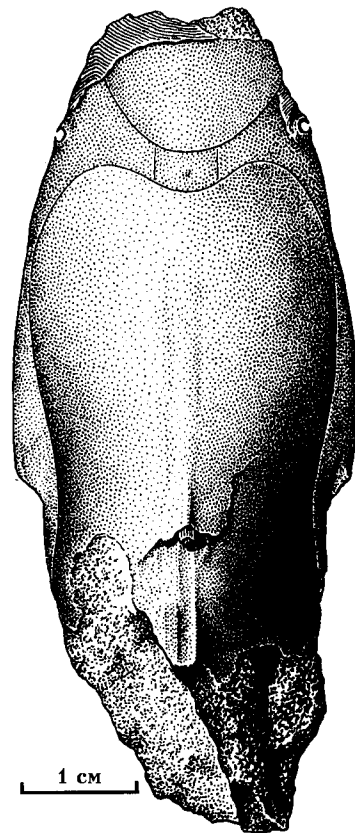


Рис. 80. *Larnovaspis iwaniensis* (Brotzen, 1933). Экз. – ПИН, № 3592/59. Местонахождение с. Иване-Золотое, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Ядро панциря с дорсальной стороны, видны границы пластинок [Новицкая, 1986]

ступов (в передне-заднем направлении) меньше длины боковых сторон пинеальной пластинки. Эти характерные особенности строения орбито-пинеального пояса в сочетании со сходством в морфологии других пластинок панциря свидетельствуют в пользу того, что речь идет об одном виде. *L. mogielnensis* включен нами в синонимичку *L. major*.

Вместе с тем, нельзя согласиться с мнением А. Блика [Blicck, 1984, p. 55] о том, что *L. major* "...очень близок к *L. kneri* и *L. iwaniensis*" и "... мог бы быть их синонимом". В отличие от *L. major*, виды *L. kneri* и *L. iwaniensis* имеют прямоугольную пинеальную пластинку с хорошо выраженными боковыми углами; боковые стороны их пинеальной пластинки равны контактирующей с ними поверхности медиальных лент орбитальных пластинок (ср. рис. 77 и 80 с рис. 78, 79). Кроме того, различна форма дорсальной, роstralной и других пластинок панциря.

Larnovaspis iwaniensis (Brotzen, 1933)

Рис. 80

Pteraspis iwaniensis: Brotzen, 1933a, S. 450, 451, Fig. 12; White, 1935, p. 443; Новицкая, 1975, с. 79.

Larnovaspis iwaniensis: Blicck, 1984, p. 54, 55; Новицкая, 1986, с. 96-97, рис. 43, табл. XIX, фиг. 3.

Голотип – MB, № 147, возможно, утрачен, дорсальный панцирь [Brotzen, 1933, Fig. 12]; местонахождение Иване-Золотое, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

Материал. Ядро панциря с отпечатками границ пинеальной, орбитальных, дорсальной и бранхиальных пластинок ПИН, № 3592/59; типовое местонахождение.

Диагноз. Панцирь стройный, удлинённый, общая длина порядка 8,5–9,5 см. Ростральная пластинка треугольная, впереди закруглена; ее длина помещается около 3,5 раз в общей длине панциря (вентральная сторона ростра неизвестна). Пинеальная пластинка небольшая, сравнительно узкая (длина 0,5 см, ширина около 0,8 см), боковые углы резкие, задний – закруглен. Передние выступы орбитальных пластинок массивные, заостренные; медиальные выступы лентовидные на небольшом участке (вблизи пинеальной пластинки), с удалением от нее быстро расширяются, приобретая форму клиньев. На контакте с пинеальной пластинкой имеют ту же ширину, что и боковые стороны последней. Дорсальная пластинка удлинённая, умеренно широкая, имеет отчетливые выемки в бранхиальной области. Ее задний край образует срединный закругленный выступ. Бранхиальные пластинки с резким продольным перегибом. Корнуальные пластинки треугольные; их задние концы заострены и направлены назад. Дорсальный шип наклонен к панцирю примерно под углом 45°, вырезка для его основания довольно крупная.

Распространение. Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

Larnovaspis depressa (Stensiö, 1958)

Plesiopteraspis? depressa: Stensiö, 1958, p. 256, 268, 278, fig. 137, 146 B, 153; 1964, p. 190, fig. 39, 55.

Errivaspis depressa: Blicek, 1984, p. 50; Новицкая, 1986, с. 97.

Лектотип – NHRM, № С 1538, панцирь несколько разрушенный в передней и задней части [Stensiö, 1958, fig. 137, 146 B, 153]; Подолия, Украина; чортковский горизонт?, лохков, нижний девон. Выделен Л.И. Новицкой [1986, с. 97].

Материал. Вид известен по фотографиям и схематической реконструкции панциря в работах Э. Стеншё [Stensiö, 1958, 1964].

Диагноз. Стройные удлинённые птераспиды. Общая длина панциря около 10 см. Задний дорсальный край ростральной пластинки глубоко вдаётся между передними отростками орбитальных пластинок (длина и форма переднего края ростра неизвестны). Восходящая пластинка низкая. Преорогонийные углы хорошо выражены. Преоральное поле, по-видимому, занимает почти всю вентральную поверхность ростра [Stensiö, 1964, fig. 39]. Пинеальная пластинка слегка вытянута в ширину, ее боковые углы резкие, задний закруглен. Орбитальные пластинки крупные; их передние выступы массивные, образуют узкие длинные отрост-

ки; медиальные выступы в виде коротких лент, в месте контакта с пинеальной пластинкой они равны по ширине ее боковым сторонам, с удалением от нее быстро расширяются. Дорсальная пластинка удлинённая. Корнуальные пластинки длинные, узкие, слегка расширяются назад.

Распространение. Подолия, Украина; чортковский горизонт?, лохков, нижний девон.

Larnovaspis? brotzeni (Stensiö, 1958)

Pteraspis brotzeni: Stensiö, 1958, fig. 150, 151 C; 1964, fig. 52, 53.

Pteraspis dobrowlanyensis: Stensiö, 1958, fig. 151 A-B; 1964, fig. 53 A-B.

Larnovaspis? brotzeni: Blicek, 1984, p. 57–58, fig. 25.

Лектотип – NHRM, № 1549 (изображен: [Stensiö, 1958, fig. 150, 151 C]), передняя часть панциря (ростральная, пинеальная, орбитальные пластинки и передняя часть дорсальной); Подолия, Украина (местонахождение неизвестно); "Old Red", лохков, нижний девон. Выделен А. Бликком [Blicek, 1984, p. 57].

Материал. Достоверный материал в Палеонтологическом институте отсутствует.

Диагноз. Птераспиды среднего размера, дорсальный панцирь узкий. Длина дорсальной стороны ростра (lamelle dorsale) равна ее ширине. Пинеальная пластинка почти прямоугольная, ее боковые стороны прямые и длинные [Blicek, 1984, p. 57].

Распространение. Подолия, Украина; чортковский, иваневский горизонты, лохков, нижний девон [Blicek, 1986].

Замечание. Известный материал недостаточно информативен для определения его систематической принадлежности.

Larnovaspis cf. *L. goujeti* (Blicek, 1982)

Экземпляр BM(NH), n° P 18176, передняя часть панциря (ростральная, пинеальная, правая орбитальная пластинки); местонахождение Червоноград, Подолия, Украина; основание "Old Red" (по [Blicek, 1982]).

Замечание. Изображенный экземпляр [Blicek, 1984, p. 58, fig. 26] недостаточно информативен для установления его систематической принадлежности. Размерами и формой крупной вытянутой в ширину пинеальной пластинки, расположением на ней пор пинеального сенсорного канала, а также размерами и формой ростральной и орбитальных пластинок он напоминает *Mylopteraspis gracilis* (см. рис. 73, 74). *Larnovaspis goujeti* (Blicek, 1982) упоминается в составе видов рода *Larnovaspis* в монографии А. Блика [Blicek, 1984, p. 52], но А. Блик не дает диагноза этого вида.

Род *Belgicaspis* Zych, 1931

Pteraspis: Lankester, 1868, p. 19 (pars).

Belgicaspis: Lankester, 1868, p. 23 (pars).

Belgicaspis: Zych, 1931, с. 89; Обручев, 1964, с. 67; White, 1973, р. 11–24; Новицкая, 1975, с. 84; 1986, с. 98.

Rhinopteraspis: Blicek, 1980, р. 25–47; 1984, р. 34 (pars); 1984, р. 68 (pars).

Типовой вид – *Pteraspis crouchi* Lankester, 1868.

Видовой состав. Типовой вид.

Диагноз. Среднего размера птераспиды. Панцирь удлинённый, рostrальная пластинка стержневидная; ее общая длина близка к длине дорсальной пластинки. Преоральное поле треугольное, короткое, отчетливо ограниченное, покрыто дентиновыми бугорками. Дорсальная пластинка удлинённая, слегка сужается к заднему краю. Пинеальная пластинка приблизительно V-образная с прямыми боковыми краями. Медиальные выступы орбитальных пластинок лентовидные, боковыми сторонами контактируют с пинеальной пластинкой. Корнуальные пластинки узкие. Дорсальный шип хорошо развит.

Замечание. *Belgicaspis* близок к *Larnovaspis*, отличается от него, как и от всех других родов семейства, значительно более узкой рostrальной пластинкой. Кроме того, от *Larnovaspis* отличается наличием отдельной преоральной пластинки, отделенной швом от вентральной поверхности роstra [Blicek, 1980]. В Подолии *Belgicaspis* известен по единичным фрагментарным находкам. Среди материалов, изученных автором, наиболее уверенно к этому роду можно отнести рostrальную пластинку, найденную М.С. Потаповой в 1961 г. в обнажении у с. Печорна на левом берегу Днестра; иваневский горизонт?, верхний лохков, нижний девон.

Распространение. Англия, Бельгия, Франция, Украина; лохков (верхняя часть), нижний девон.

Belgicaspis crouchi (Lankester, 1868)

Рис. 81. Табл. XI, фиг. 6–7

Scaphaspis rectus: Lankester, 1868, р. 23, pl. 2, fig. 5–8, 12.

Pteraspis crouchi: Lankester, 1868, р. 30, pl. 3, fig. 5, 6, 8; Leriche, 1903, р. 170, fig. 2; 1924, р. 150, fig. 3; White, 1935 (pars: forma typica), р. 450, fig. 14, 17–19, 37, 70, 91; 1950, р. 86, textfig. 23–25.

Pteraspis (Belgicaspis): Zych, 1931, р. 89, fig. 40.

Belgicaspis crouchi: Обручев 1964, с. 67, табл. II, фиг. 3; Новицкая, 1986, с. 98–99, рис. 44, табл. XIX, фиг. 4, табл. XXI, фиг. 3.

Pteraspis (Belgicaspis) crouchi: White, 1973, р. 11–24, fig. 2–8, 11–41.

Rhinopteraspis crouchi: Blicek, 1984, р. 34.

Лектотип – № и место хранения неизвестны, внутренний слепок дорсального щита с неполно сохранившимся ростром, оригинал Е. Ланкестера [Lankester, 1868, pl. 3, fig. 8]; Англия; верхний лохков, нижний девон (по [White, 1935]: диттон, низы Олд-Реда, зона II). Установлен Э. Уайтом [White, 1935, р. 450].

Материал. Рostrальная пластинка ПИН, № 2828/2, местонахождение с. Печорна, р. Днестр,

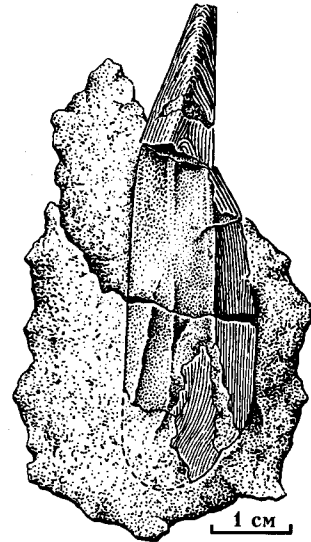


Рис. 81. *Belgicaspis crouchi* (Lankester, 1868). Экз. – ПИН, № 2828/2. Местонахождение с. Печорна (р. Днестр), Подолия, Украина; ? днестровская серия, верхняя часть лохковского яруса, нижний девон. Рostrальная пластинка [Новицкая, 1986]

Подолия, Украина; ? днестровская серия, верхний лохков, нижний девон.

Диагноз. Дорсальная длина полного панциря достигает 12–14 см. Ростр стержневидный у дефинитивных особей, быстро сужается кпереди от орбитальных пластинок. Дорсальная длина рostrальной пластинки около 2,5 раз помещается в общей длине панциря. Длина преорального поля составляет немногим более 1/3 вентральной длины роstra; поле отделено четкой границей от лежащей кпереди от него поверхности роstra, орнаментированной гребешками; восходящая пластинка умеренной высоты [White, 1973, fig. 25]. Пинеальная пластинка приблизительно V-образная: передний край вогнут, задний – выпуклый, боковые – прямые. Передние выступы орбитальных пластинок заостренные; медиальные – короткие, лентовидные, контактируют с пинеальной пластинкой по всей длине ее боковых сторон; с удалением от нее быстро расширяются. Задний край дорсальной пластинки вытянут в заостренный выступ. Бранхиальные пластинки с продольным дорсовентральным перегибом. Корнуальные пластинки в виде узких коротких полос над бранхиальными отверстиями. Дорсальный шип длинный, наклонен назад.

Распространение. Англия, Франция, Бельгия, Украина; верхняя часть лохковского яруса, нижний девон.

Род *Djurinaspis* Novitskaya, 1983

Djurinaspis: Новицкая, 1983, с. 161, 164; 1986, с. 99–100.

Типовой вид – *Djurinaspis prima* Novitskaya, 1983.

Диагноз. Среднего размера птераспиды, панцирь удлиненный, умеренно-выпуклый. Ростральная пластинка треугольная, на переднем конце закруглена. Ее дорсальная длина почти равна максимальной ширине. (Вентральная сторона роstra неизвестна). Пинеальная пластинка широкая (составляет не менее 1/3 общей длины орбито-пинеального пояса), ее боковые углы закруглены. Медиальные выступы орбитальных пластинок клиновидные, контактируют с боковыми сторонами пинеальной пластинки. Дорсальная пластинка удлиненная, стройная, в постбранхиальной области широкая. Бранхиальные отверстия расположены на боках панциря, в начале его задней трети, между бранхиальными и корнуальными пластинками. Корнуальные пластинки длинные, узкие, треугольные. Дорсальный шип неизвестен.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Подолия, Украина; нижняя часть днестровской серии, верхний лохков, нижний девон [Новицкая, 1986].

Замечание. *Djurinaspis* сходен с *Larnovaspis*, а именно *D. prima* сходен с *L. major*, от которого отличается меньшими размерами, меньшей длиной ростральной пластинки (относительно общей длины панциря) и более вытянутой в поперечном направлении пинеальной пластинкой (см. диагнозы видов).

Djurinaspis prima Novitskaya, 1983

Рис. 82. Табл. XII, фиг. 1

Djurinaspis prima: Новицкая, 1983, с. 182, табл. XXVIII, фиг. 4; 1986, с. 100, рис. 45, табл. XX, фиг. 1.

Голотип – ПИН, № 3592/71, дорсальная часть панциря изнутри: видны границы ростральной, пинеальной, орбитальных, бранхиальных и корнуальных пластинок; местонахождение у с. Устечко, прав. бер. р. Джуриин, Подолия, Украина; устечковская свита, нижняя часть днестровской серии, верхний лохков, нижний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Общая длина дорсального панциря около 9 см. Боковые стороны ростральной пластинки образуют выпуклую линию, ее дорсальная длина укладывается в общей длине панциря около 3,5 раз. Пинеальная пластинка вытянута в поперечном направлении (ее длина около 0,4 см, ширина – 1,2 см), передний край слегка вогнут, задний – слабо выпуклый, боковые стороны короткие, боковые углы закруглены. Передние выступы орбитальных пластинок короткие, треугольные. Медиальные выступы в месте контакта с пинеальной пластинкой несколько уже ее боковых сторон. Бранхиальные отверстия косые, удлиненные.

Распространение. Подолия, Украина; устечковская свита – ?нижняя часть хмелевской, нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон.

Род *Brachipteraspis* Brotzen, 1936

Pteraspis: Zych, 1927, p. 55 (pars); Brotzen, 1933a, S. 460.

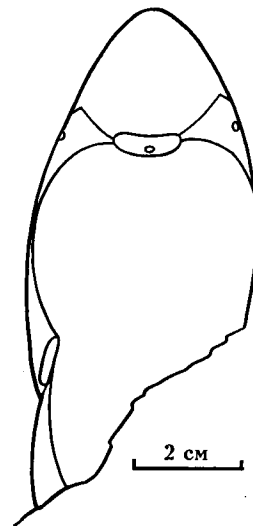


Рис. 82. *Djurinaspis prima* Novitskaya, 1983. Голотип – ПИН, № 3592/71. Местонахождение с. Устечко (прав. бер. р. Джуриин), Подолия, Украина; устечковская свита, нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон. Дорсальная часть панциря, видны границы пластинок [Новицкая, 1986]

Brachipteraspis: Brotzen, 1936, S. 31–35 (pars); Stensiö, 1958, p. 271; 1964, p. 204, 205; Новицкая, 1975, с. 80; 1986, с. 100–101; Blicek, 1984, p. 59.

Типовой вид – *Brachipteraspis latissima* (Zych, 1927) (= *Pteraspis lerichei* mut. *latissima* Zych, 1927).

Диагноз. Дорсальный панцирь очень широкий, дорсовентрально уплощен. Ростральная пластинка треугольная, составляет около 1/3 общей длины панциря. (Строение вентральной стороны роstra неизвестно). Пинеальная пластинка угловатая. Медиальные отростки орбитальных пластинок лентовидные, контактируют с боковыми сторонами пинеальной пластинки. Максимальная ширина дорсальной пластинки почти равна ее длине. Бранхиальные и корнуальные пластинки массивные, имеют продольный перегиб. Корнуальные пластинки крупные, не образуют выступов. Бранхиальные отверстия расположены между бранхиальными и корнуальными пластинками в задней трети панциря, далеко отодвинуты от заднего края, направлены вверх. Дорсальный шип короткий.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Подолия, Украина; днестровская серия (нижняя и средняя часть), верхний лохков – ?пражский ярус, нижний девон.

Замечания. 1) Ф. Бротценом [Brotzen, 1936] высказана мысль о возможной принадлежности к брахиптерасписам вида *Protaspis perlatus*, описанного В. Брайентом [Bryant, 1933] из нижнего девона США (Вайоминг). Однако различия в строении бранхио-корнуальной области, отмеченные Ф. Бротценом, а также в форме пинеальной пластинки (полулунной у *P. perlatus* и угловатой у *Brachipteraspis*) свидетельствуют против такого объединения.

2) В одной из последних ревизий А. Блик [Blicek, 1984] включил в состав *Brachipteraspis* птерасписов, описанных Э. Уайтом [White, 1935] из диттона Англии как *Pteraspis rostrata* (Agassiz) var. *monmoutensis*. *Brachipteraspis monmoutensis* (White, 1935) сходен, по мнению Блика, с типичными брахиптерасписами – *B. latissima* расположением сейсмодатчиков каналов. Вместе с тем, как отмечает А. Блик [Blicek, 1984, p. 60], "*monmoutensis*" отличается от типового вида *Brachipteraspis* особенностями орбито-пинеального пояса (более длинными медиальными и задними отростками орбитальных пластинок), менее широкими брахиальными и корнуальными пластинками, более длинным основанием дорсального шипа. Кроме того, судя по опубликованным изображениям [Blicek, 1984, fig. 27], английские "*monmoutensis*" обладают значительно менее широкой дорсальной пластинкой. Но ширина последней, почти равная ее длине, является характерным отличительным признаком рода *Brachipteraspis*. Принимая во внимание указанные различия между подольскими и английскими птераспидами, мы включаем в состав *Brachipteraspis* только типовой вид – *B. latissima* (Zych).

Brachipteraspis latissima (Zych, 1927)

Рис. 83. Табл. XII, фиг. 2

Pteraspis lerichei sp. n. mut. *latissima* m. n.: Zych, 1927, p. 55–56, text-fig. 8 a, b, c, pl. 6, fig. 1–3, 5 (pars).

Pteraspis latissima: Brotzen, 1933a, S. 460–462; Fig. 18a–d.

Brachipteraspis latissima: Brotzen, 1936, S. 35–42, Taf. 4, Fig. 1, Taf. 5, Taf. 6, Fig. 1, 2, Taf. 7, Fig. 1, 2, 4, Text-fig. 10–13; Stensiö, 1958, p. 270–271, fig. 147 B; 1964, p. 205, fig. 49 B; Tarlo, 1961, p. 386; Новицкая, 1975, с. 80; 1986, с. 101–102, рис. 46–47, табл. XXI, фиг. 2, табл. XXII, фиг. 4; Blicek, 1984, p. 59–60.

Лектотип – о месте хранения нет данных, № отсутствует, ядро панциря, изображенное В. Зыхом [Zych, 1927, pl. VI, fig. 5]; местонахождение Сапова, Подолия, Украина; днестровская серия, нижний девон. Выделен Ф. Бротценом [Brotzen, 1936, S. 35, Abb. 11].

Материал. Дорсальная пластинка изнутри, видны основания дентиновых гребешков, ПИН, № 3592/20; внутреннее ядро дорсальной пластинки, ПИН, № 3592/21; оба экземпляра из местонахождения Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия, лохковский-? пражский ярус, нижний девон.

Диагноз. Птераспиды среднего и крупного размера, длина панциря до 17 см [Zych, 1927; Brotzen, 1936]. Ростральная пластинка быстро сужается вперед; ее передний конец заострен или тупой, задний край полого закруглен. Ширина пинеальной пластинки примерно вдвое превышает длину, ее задний край закруглен. Передние выступы орбитальных пластинок неглубоко вклиниваются в ростральную пластинку, медиальные выступы длинные, лентовидные, контактируют с пинеальной пластинкой по всей длине ее боковых сторон. Максимальная ширина дорсальной пластинки почти равна

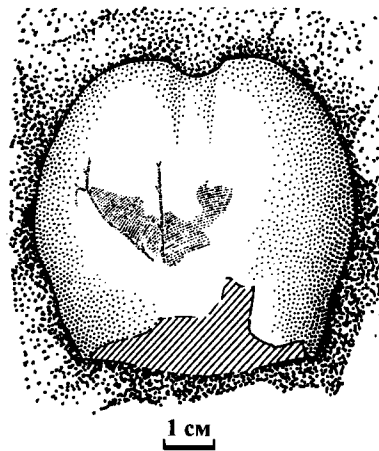


Рис. 83. *Brachipteraspis latissima* (Zych, 1927). Экз. – ПИН, № 3592/21. Местонахождение с. Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия, лохковский – ? пражский ярус, нижний девон. Ядро дорсальной пластинки [Новицкая, 1986]

ее длине; вырезка для пинеальной пластинки очень неглубокая, пологая. Боковые края дорсальной пластинки образуют в передней части округло-выпуклую линию, позади брахиальных отверстий слегка вогнуты, задний край спрямлен, постеромедиальный выступ короткий; вырезка для дорсального шипа небольшая. Брахиальные пластинки имеют продольный перегиб, не достигают заднего края дорсальной пластинки. Корнуальные пластинки узкие, длинные (примерно равны 3/4 длины брахиальных пластинок по латеральному краю). Брахиальные отверстия резко скошены назад, щелевидные, удалены от заднего края дорсальной пластинки примерно на 1/3 ее длины. Дорсальный шип короткий, имеет широкое основание. Дентиновые гребешки на дорсальной пластинке узкие (5–6 на 1 мм).

Распространение. На р. Стрыпа, дер. Сапова, Кийданов, г. Бучач; на р. Днестр, лев. бер., с. Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия (нижняя и средняя часть), лохковский-? пражский ярус, нижний девон [Обручев, 1973; Новицкая, 1986].

Замечание. Выделив "мутацию" *latissima*, Зых не указал типовой экземпляр. Среди опубликованных им фотографий наиболее полное представление о морфологии дорсального панциря дает фиг. 5 [Zych, 1927, pl. 6, fig. 5]. Экземпляр найден в Подолии: р. Стрыпа, д. Сапова; днестровская серия, нижний девон; по-видимому, утрачен.

Под *Zascinaspis* Stensiö, 1958

Brachipteraspis: Brotzen, 1936, S. 31.

Zascinaspis: Stensiö, 1958, p. 264, 265, 338, 339; 1964, p. 188; Tarlo, 1961, p. 378; Обручев, 1964, с. 65; Новицкая, 1975, с. 81; 1986, с. 102–103; Blicek, 1984, p. 61.

Pteraspis: Brotzen, 1933a, S. 454 (pars); Denison, 1960, p. 568–597 (pars).

Типовой вид – *Brachipteraspis heintzi* Brotzen, 1936.

Диагноз. Среднего размера птераспиды: общая длина дорсального панциря около 8–10 см, но может быть больше. Панцирь широкий, округлый, расширяется к заднему краю, уплощен дорсовентрально. Длина дорсальной пластинки около 6,5 см. Ростральная пластинка короткая, впереди широко закруглена, ширина ее основания превышает длину, последняя составляет около 1/4–1/5 общей длины панциря. Восходящая пластинка высокая. Между вентральной пластинкой и ротовыми пластинками имеется серия посторальных пластинок (данные [Stensiö, 1958, 1964; Denison, 1960]). Пинеальная пластинка угловатая (четырёхугольная или пентагональная), с резкими или закругленными углами, ее передний край спрямлен или слабо вогнут, задний – выпуклый, боковые – прямые. Медиальные отростки орбитальных пластинок лентовидные (клиновидные), контактируют с пинеальной пластинкой; передние края орбитальных пластинок усеченные или закругленные – нет заостренных выдающихся вперед передних выступов. Последнее придает характерную форму орбито-пинеальному поясу *Zascinaspis*. Ширина дорсальной пластинки немного меньше ее длины. Бранхиальные отверстия помещаются на боках панциря в его задней трети, между бранхиальными и корнуальными пластинками, корнуальные пластинки треугольные. Дорсальный шип сильно наклонен назад, почти лежачий.

Видовой состав. *Zascinaspis heintzi* (Brotzen, 1936); *Z. bryanti* (Brotzen, 1936); *Z. carmani* (Denison, 1960); *Z. laticephala* Blicek et Goujet, 1983.

Распространение. Подолия, Украина; иваневский горизонт, днестровская серия (нижняя половина), лохков, нижний девон. Штат Огайо, США; нижний девон. Шпицберген, Норвегия; нижний девон [Новицкая, 1986; Denison, 1960; Blicek, 1984].

Замечания. 1) *Zascinaspis* отличается от остальных родов семейства очень короткой, широко закругленной ростральной пластинкой и формой передних краев орбитальных пластинок, спрямленных или закругленных у *Zascinaspis*.

2) В качестве синонима *Zascinaspis* Л. Тарло [Tarlo, 1961] указал род *Brotzenaspis*, установленный Э. Стеншё [Stensiö, 1958] на подольском материале. Единственный вид рода – *B. pteraspidoidea* – известен только по вентральной поверхности роста. Хотя в этой своей части он практически не отличается от *Zascinaspis*, синонимизация не может быть признана в настоящее время достаточно обоснованной, в связи с чем *Brotzenaspis* рассматривается нами как *incertae sedis* [Новицкая, 1986].

3) Вид *Zascinaspis laticephala* описан А. Бликком и Д. Гуже [Blicek, Goujet, 1983] из нижнего девона Шпицбергена по материалу, представляющему очень крупных птераспид. Как считают авторы вида, *Z. laticephala* размерами панциря, его дорсовентральной уплощенностью и пропорциями демонстрирует "феномен конвергенции с представителями рода *Gigantaspis*, известными также со Шпицбергена" [Blicek, 1984, p. 63].

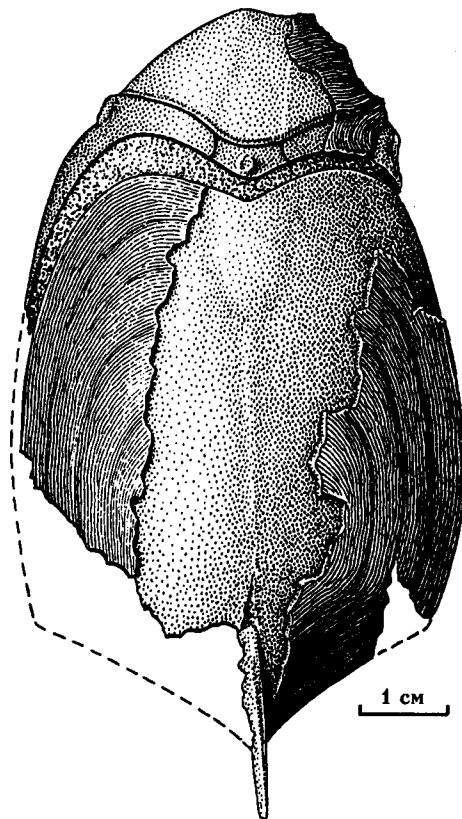


Рис. 84. *Zascinaspis heintzi* (Brotzen, 1936). Экз. ПИН, № 3592/25. Местонахождение с. Устечко (лев. бер. р. Днестр), Подолия, Украина; ? верхняя часть лохковского яруса, нижний девон. Ядро панциря с сохранившимися фрагментами пластинок, видны границы пластинок [Новицкая, 1986]

Zascinaspis heintzi (Brotzen, 1936)

Рис. 84, 85. Табл. XII, фиг. 3

Brachipteraspis heintzi: Brotzen, 1936, S. 46–47, Textfig. 16, Taf. 7, Fig. 3.

Brachipteraspis grossi: Brotzen, 1936, S. 47–48, Textfig. 17, Taf. 8, Fig. 1.

Zascinaspis heintzi: Stensiö, 1958, p. 255, 339, fig. 189; Tarlo, 1961, p. 378, fig. 6; Обручев, 1964, с. 65, рис. 35, 36, табл. 6, фиг. 4; Новицкая, 1975, с. 81; 1986, с. 103–106, рис. 48–51, табл. XX, фиг. 2–3, табл. XXII, фиг. 1, 5; Blicek, 1984, p. 61–63, fig. 28.

Zascinaspis obtusirostrata: Stensiö, 1958, p. 339, fig. 189; 1964, p. 276, fig. 92.

Zascinaspis sp.: Stensiö, 1958, p. 254, fig. 136 C; 1964, p. 189, fig. 38 C, D, fig. 45A.

Голотип – NHRM, n° C 1824 (= P. 112); правая половина дорсального панциря без бранхиальной и корнуальных пластинок (Brotzen, 1936, Taf. 7, Fig. 3 – Prototyp Ex. P. 112); местонахождение точно не указано, возможно, с. Устечко или Риздвяны, Подолия, Украина; ? иваневский горизонт или низы днестровской серии; ? лохков, нижний девон.

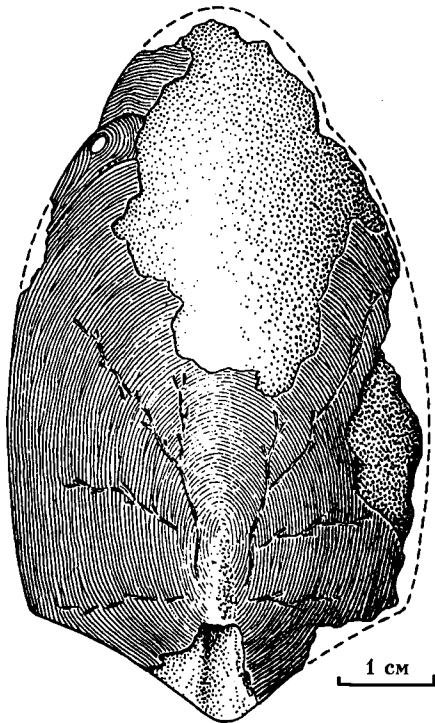


Рис. 85. *Zascinaspis heintzi* (Brotzen, 1936). Экз. ПИН, № 3592/23. Местонахождение с. Устечко (лев. бер. р. Днестр), Подолия, Украина. Дорсальный панцирь, видно расположение сенсорных каналов на дорсальной пластинке [Новицкая, 1986]

Материал. Несколько экземпляров хорошей сохранности, среди них почти полные дорсальные панцири ПИН, № 3592/23, 25, вентральная пластинка ПИН, № 3592/26 и крупные фрагменты передней части панциря с дорсальной стороны, ПИН, № 3592/22, 72. Весь материал из местонахождения Устечко (лев. бер. Днестра), Подолия, Украина; иваневский горизонт – устечковская свита, возможно, низы хмелевской, лохковский – ? пражский ярус, нижний девон. По данным В.К. Войчишина [Войчишин, 1998], находки известны также из местонахождений Иване-Золотое, Городница, Риздвяны, Теревовля, Вербовцы, Застиноче, Могильница (Подолия, Украина); ? иваневский горизонт – нижняя часть хмелевской свиты (днестровская серия), нижний девон.

Диагноз. Панцирь имеет округлые очертания, умеренно удлинённый, максимально широкий в задней половине. Его общая длина обычно около 9 см, но может быть больше. Длина роstralной пластинки составляет примерно 1/5 общей длины панциря. Ростр впереди широко закруглен, его задняя дорсальная граница полого закруглена. Восходящая пластинка спереди ограничена отчетливой суброstralной бороздой или не ограничена ею [Stensiö, 1964], медиальный гребень хорошо выражен. Пинеальная пластинка умеренных размеров, четырехугольная (или слабо пентагональная): ее передний край слегка вогнут или спрямлен, задний

– слабо выпуклый, боковые – прямые; боковые углы пинеальной пластинки резкие, задний – широко закруглен. Орбитальные пластинки небольшие, передние выступы очень короткие, закругленные или спрямленные, ширина медиальных отростков равна ширине боковых сторон пинеальной пластинки в месте контакта, затем возрастает. Дорсальная пластинка округлая, широкая, максимально расширена в начале задней трети. Ее передний край имеет пологую срединную вырезку, антеролатеральные углы широко закруглены. Дорсальная пластинка слегка сужается к заднему краю; вырезки бранхиальных отверстий не видны в линиях боковых краев пластинки. Задний край слабо вогнут или спрямлен на периферии, но по направлению к центральной оси переходит в короткий угол. Вырезка для дорсального шипа удлиненная, дорсальный шип узкий, длинный, направлен назад под углом примерно в 30° к плоскости пластинки. Вентральная пластинка широкая, контур ее переднего края полого закруглен, плавно переходит в линию боковых краев, задний край усеченный, слабо выпуклый. Дентиновые гребешки со слабо зазубренными краями, 3–4 гребешка на 1 мм на дорсальной пластинке.

Распространение. Подолия, Украина; ? иваневский горизонт – днестровская серия (нижняя часть), ? верхний лохков, нижний девон. [Новицкая, 1986; Войчишин, 1998].

Zascinaspis bryanti (Brotzen, 1936)

Рис. 86. Табл. XII, фиг. 4

Brachipteraspis (?) *bryanti*: Brotzen, 1936, S. 44–46, Text-fig. 15, Taf. 8, Fig. 2.

Zascinaspis bryanti: Новицкая, 1975, с. 81; 1986, с. 106–107, рис. 52, табл. XXII, фиг. 2; Blicek, 1984, p. 63–64, fig. 29.

Голотип – NHRM, n° C 1825 (= P. 110), неполный дорсальный панцирь [Brotzen, 1936, S. 46, Taf. 8, Fig. 2, Prototyp – P. 110]; местонахождение д. Добровляны, р. Днестр, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

Материал. Почти полное ядро дорсальной стороны панциря, видны границы роstralной, дорсальной, пинеальной и орбитальных пластинок, частично сохранились бранхиальные и корнуальные пластинки – ПИН, № 3592/28; местонахождение у с. Иване-Золотое, лев. бер. Днестра, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

Диагноз. Панцирь округлый, плавно расширяется назад; длина около 10 см, максимальная ширина перед бранхиальными вырезками. Длина роstralной пластинки составляет приблизительно 1/4 от общей длины панциря. Ростр спереди широко закруглен, его задняя дорсальная граница имеет короткие боковые вырезки, вмещающие передние выступы орбитальных пластинок (строение вентральной стороны неизвестно). Пинеальная пластинка крупная (ширина около 11 см, длина – 0,8 см), приблизительно пентагональная с закруглен-

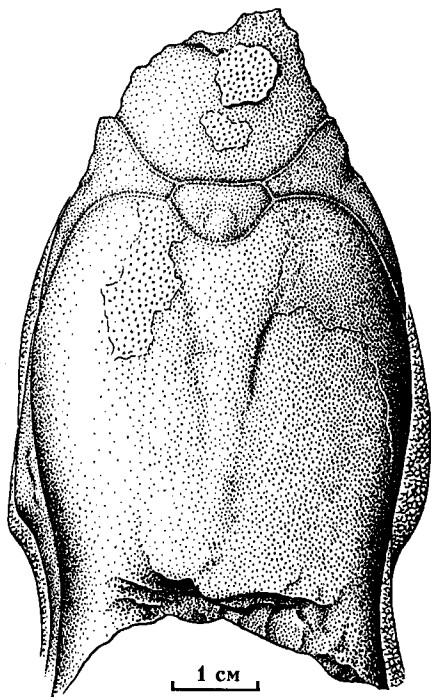


Рис. 86. *Zascinaspis bryanti* (Brotzen, 1936). Экз. ПИН, № 3592/28. Местонахождение с. Иване-Золотое (лев. бер. Днестра), Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон

ными углами. Пинеальное пятно очень крупное. Орбитальные пластинки имеют короткие, усеченные нерезкие передние выступы. Медиальные выступы в месте контакта с пинеальной пластинкой уже ее боковых сторон. Дорсальная пластинка округлая, расширяется назад, ее антеролатеральные углы закруглены, боковые края в области бронхиальных отверстий образуют выемки, форма заднего края неизвестна. Бранхиальные и корнуальные пластинки узкие.

Распространение. Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

Семейство Rhinopteraspididae Novitskaya, 1983

Типовой род – *Rhinopteraspis* Jaekel, 1919.

Диагноз. Крупные, вытянутые в длину птераспиды. Роstralная пластинка длинная, сужается кпереди. Преоральное поле отсутствует или имеется; покрыто продольными (*Rhinopteraspis*) или концентрическими дентиновыми гребешками; вентральная сторона ростра орнаментирована поперечными гребешками или продольными и косыми. Орбито-пинеальный пояс замкнутый. Орбитальные пластинки с лентовидными медиальными отростками, контактирующими с пинеальной пластинкой по всей длине ее боковых сторон. Пинеальная пластинка угловатая, ее боковые стороны прямые. Дорсальная пластинка удлиненная, дорсальный шип

сильный. Корнуальные пластинки нормально развиты (найлены не у всех); расположены как обычно – над бронхиальными отверстиями. Бранхиальные отверстия на боках панциря вблизи его заднего края, между корнуальными и бронхиальными пластинками.

Состав. *Rhinopteraspis* Jaekel, 1919; *Althaspis* Zych, 1931.

Замечание. Сообщения о находках ?*Rhinopteraspis* sp. [= *Pteraspis* (?) *maslovi*: Обручев, 1958, с. 43 (nom. nud.); *Rhinopteraspis* sp. [Обручев, 1964, с. 68, табл. 2, фиг. 4, 5 (nom. nud.); *Rhinopteraspis* (?) *maslovi* [Обручев, 1973, с. 194 (nom. nud.); ?*Rhinopteraspis* sp. [Новицкая, 1986] на Таймыре (местонахождение на р. Тарей, экз. ПИН, № 1925/75) и на северо-западе Сибирской платформ (р-н Норильска, экз. ПИН, № 2800/30) не подтвердились. Обе последние находки являются коньковыми чешуями амфиаспид *Gabreyaspis tarda* (подробнее: [Новицкая, Каратайте-Талимаа, 1989; Новицкая, 1994]).

Род *Althaspis* Zych, 1931

Pteraspis: Zych, 1927, p. 55 (pars); Brotzen, 1933a, S. 456–459 (pars); White, 1956, p. 6; Балабай, 1959b, с. 12 (pars).

Althaspis: Zych, 1931, p. 89; Tarlo, 1961, p. 379; Обручев, 1964, с. 67, 68; Stensiö, 1964, p. 362; Denison, 1970, p. 6 (pars); Новицкая, 1975, с. 77–78; 1986, с. 108–109; Blicek, 1977, p. 115–116; 1984, p. 31.

Pseudopteraspis: Stensiö, 1958, p. 254, 259, 260, 266, 282, 343.

Pteraspis (*Althaspis*): White, 1960, p. 2-8.

Pteraspis (*Cymripteraspis*): White, 1960, p. 8; 1961, p. 279–280.

Типовой вид – *Althaspis elongata* (Zych, 1927) (= *Pteraspis lerichei* mut. *elongata* Zych, 1927).

Диагноз. Крупные птераспиды: длина дорсальной пластинки (по продольной оси) до 18 см, возможно, немного больше. Панцирь удлиненный. Роstralная пластинка треугольная, обычно превышает половину длины дорсальной пластинки. Нет преорального поля или последнее в виде очень небольшой дискретной пластинки: *A. lerichei* (= *Cymripteraspis*) [White, 1960, 1961]. Есть параоральные пластинки. Вентральная поверхность ростра покрыта поперечными дентиновыми гребешками. Пинеальная пластинка угловатая, передние выступы орбитальных пластинок короткие, треугольные; медиальные выступы узкие, длинные, лентовидные; контакт с пинеальной пластинкой полный (по всей длине ее боковых сторон). Бранхиальные пластинки узкие, вдоль длинной оси закруглены или заострены. Корнуальные пластинки не редуцированные. Бранхиальные отверстия помещаются между бранхиальными и корнуальными пластинками вблизи заднего края панциря. Дорсальный шип длинный (может превышать половину длины дорсальной пластинки), направлен косо назад.

Видовой состав. *Althaspis elongata* (Zych, 1927); *A. longirostra* (Zych, 1927); *A. sapovensis* Novitskaya, 1986; *A. kujdanowiensis* (Stensiö, 1958); *A. leachi* (White, 1938); *A. senniensis* Loeffler et Thomas, 1980.

Распространение. Украина (Подолія), Англия, Франция, Бельгия; нижняя – средняя часть днестровской серии и их аналоги, верхи лохковского яруса, ?пражский ярус, нижний девон. (Стратиграфическая схема в: [Решение межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы, 1990]).

Замечания. 1) *Althaspis zychi*, установленный Э. Стеншэ [Stensiö, 1958, 1964] на материале из Подоліи, не включен нами в состав рода *Althaspis* в связи с недостаточностью сведений о морфологии названного вида (подробнее: [Новицкая, 1986, с. 109]).

2) *Pteraspis whitei*, описанный Р. Денисоном [Denison, 1955] из формации Кнойдарт Канады и позднее отнесенный им [Denison, 1970] к *Althaspis*, существенно отличается от *Althaspis*, в том числе строением орбито-пинеального пояса (подробнее: [Новицкая, 1986]).

3) А. Блик [Blieck, 1984] включает в состав *Althaspis elongata* (в качестве его синонимов) *Althaspis longirostra* [Zych, 1927] и *A. kujdanowiensis* [Stensiö, 1958]. *A. elongata* и *A. longirostra* действительно морфологически очень сходны [Zych, 1927; Новицкая, 1986]. Но, вместе с тем, *A. longirostra* отличается от *A. elongata* не только большей длиной ростра, но и, как показывает исследованный мной материал, его формой. У *A. elongata* боковые края роstralной пластинки слабовыпуклые, пластинка плавно расширяется от переднего конца к основанию. У *A. longirostra* боковые края роstralной пластинки слабоогнутые, что позволяет легко отличить ее от роstralной пластинки *A. elongata*. Кроме того, стратиграфически находки *A. longirostra* связаны с более высокой частью днестровской серии, чем находка *A. elongata* [Новицкая, 1986, с. 112]. Учитывая различия в форме роstralной пластинки и последнее обстоятельство, я считаю полезным сохранить *A. longirostra* в качестве самостоятельного вида.

Althaspis kujdanowiensis известен по роstralной стороне роstralной пластинки [Stensiö, 1958, fig. 136A]. Имеющаяся информация недостаточна для суждения о самостоятельности этого вида, но для его объединения с *A. elongata*, как это делает А. Блик [Blieck, 1984], тоже слишком мало данных. Существенно меньшая длина роstralной пластинки у *A. kujdanowiensis* (сравнительно с *A. elongata*) и ее более массивная форма свидетельствуют не в пользу объединения.

4) По мнению А. Блика [Blieck, 1984], основывающегося на результатах биометрических исследований, вид *Althaspis vimiensis* (нижний девон Бельгии и Франции) является синонимом вида *A. leachi* (н. девон Англии).

5) *Pseudopteraspis? spathulirostris*, установленный Э. Стеншэ [Stensiö, 1958] в Подоліи и затем отнесенный им к роду *Althaspis* с вопросом – А.?

spathulirostris, едва ли принадлежит к этому роду [Новицкая, 1986]. В ревизии птераспид А. Блика [Blieck, 1984] вид, выделенный Э. Стеншэ, включен в синонимику *Miltaspis? spathulirostris*.

Althaspis elongata (Zych, 1927)

Рис. 87, 88, 90а. Табл. XII, фиг. 5–7

Pteraspis lerichei n. sp. *elongata* n. mut.: Zych, 1927, p. 20, 55, textfig. 7, pl. 4, fig. 1, 5; pl. 5, fig. 2–4.

Podolaspis (Althaspis) elongata: Zych, 1931, p. 89, fig. 41, 50.

Rhinopteraspis elongata: Brotzen, 1936, S. 5, 7, 14, Fig. 2.

Pseudopteraspis elongata: Stensiö, 1958, p. 266, 282, fig. 144, 157; Tarlo, 1960, p. 224, fig. 7c.

Pteraspis elongata: Балабай, 19596, с. 12, табл. 3, фиг. 1–2.

Althaspis elongata: Stensiö, 1964, p. 200, fig. 46; Obruchev, Karatajute-Talimaa, 1967, p. 13; Обручев, 1973, с. 193; Blieck, 1977, p. 116; 1984, p. 31–34, fig. 7 В-Е, 8, 9; Новицкая, 1986, с. 109–112, рис. 53, 54, 55а, табл. XX, фиг. 4, табл. XXI, фиг. 1.

Лектотип – место хранения неизвестно, № отсутствует, дорсальный панцирь, изображенный в работе Зыха [Zych, 1927, pl. 5, fig. 2]; местонахождение Звенигород, Подолія, Украина; хмельевская свита?, нижняя часть днестровской серии, верхняя часть верхнего лохкова, нижний девон. Выделен Л. Тарло [Tarlo, 1961, p. 379] по изображению в работе В. Зыха.

Материал. Два панциря с дорсальной стороны ПИН, № 3592/1 и 3592/2а; местонахождение Кийданов, прав. бер. р. Стрыпа, Подолія, Украина; хмельевская свита?, нижняя часть днестровской серии, верхи лохковского яруса, нижний девон. Фрагмент дорсального панциря с хорошо сохранившимся орбито-пинеальным поясом, ПИН, № 3592/3; местонахождение Переволока, Подолія, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон. Кроме того, роstralная пластинка ПИН, № 3592/15 и несколько ядер с фрагментами дорсальных и роstralных пластинок. Коллекция № 3592 Палеонтологического института РАН. Местонахождения: карьеры в Сапова, Кийданов, Переволока, Рукомыш, Звенигород, Подолія, Украина; стратиграфическая привязка та же.

Диагноз. Длина панциря 14–17 см, длина роstralной пластинки 4,7–5,3 см, дорсальной пластинки – обычно около 9 см, но может достигать 11 см. Панцирь стройный, удлинённый. Роstralная пластинка в виде вытянутого треугольника, боковые стороны которого образуют спрямлённую, слегка выпуклую линию. Восходящая пластинка умеренно широкая, ее передний край спрямлен, медиальный гребень нечеткий, латеральные – хорошо выражены. Нет преорального поля. Параоральные выступы, по-видимому, отсутствуют. Преорогонияльные углы слабо выступающие (реконструкция Стеншэ). Параоральные составляющие (пластинки) крупные и утолщенные, отчетливо выделяются в рельефе ростра [Stensiö, 1958]; начи-

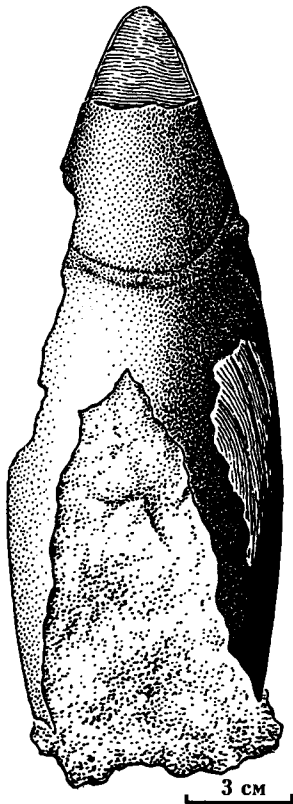


Рис. 87. *Althaspis elongata* (Zych, 1927). Экз. – ПИН, № 3592/1. Местонахождение у с. Кийданов (прав. бер. р. Стрыпа), Подолия, Украина; хмелевская свита ?, днестровская серия, лохков, нижний девон. Ядро панциря с дорсальной стороны, виден орбито-пинеальный пояс [Новицкая, 1986]

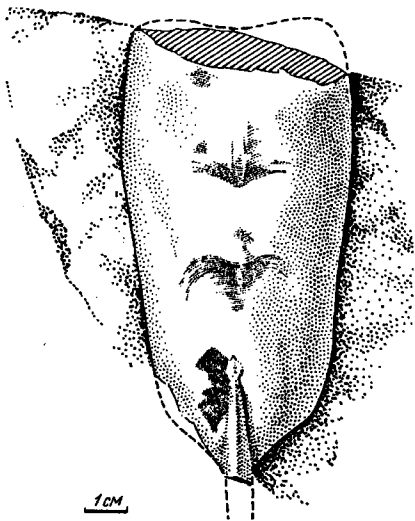


Рис. 88. *Althaspis elongata* (Zych, 1927). Экз. – ПИН, № 3592/19. Местонахождение у с. Кийданов (на прав. бер. р. Стрыпа), Подолия, Украина; хмелевская свита ?, днестровская серия, лохков, нижний девон. Ядро дорсальной пластинки, видны фрагменты скульптуры [Новицкая, 1986]

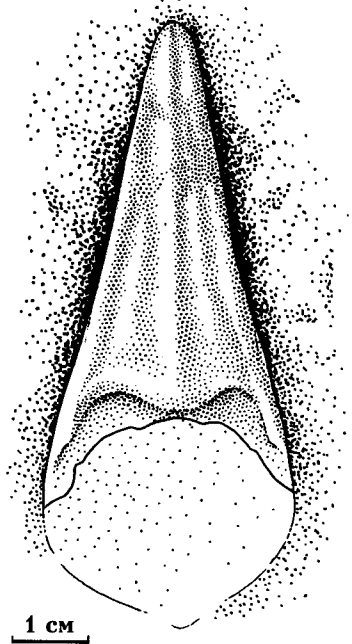


Рис. 89. *Althaspis longirostra* (Zych, 1927). Экз. – ПИН, № 3592/7. Местонахождение у с. Кийданов (прав. бер. р. Стрыпа), Подолия, Украина; средняя часть днестровской серии, ? пражский ярус, нижний девон. Роstralная пластинка с вентральной стороны [Новицкая, 1986]

наются от передних концов латеральных гребней восходящей пластинки. Граница между параоральной составляющей и латеральным гребнем восходящей пластинки четкая. Пинеальная пластинка угловатая, передний край полого вырезан, задний – образует тупой угол, боковые края прямые. Медиальные отростки орбитальных пластинок длинные, лентовидные. Дорсальная пластинка удлиненная, слегка сужается в задней трети; ее ширина в передней половине лишь немного меньше дорсальной длины ростра. Передний край дорсальной пластинки имеет мелкую пологую вырезку, задний – вытнут в короткий срединный выступ. Бранхиальные пластинки образуют продольный дорсовентральный перегиб; корнуальные – хорошо развиты: над их основанием дорсальная пластинка образует крупную флексуру. Основание дорсального шипа начинается примерно на уровне задних концов бранхиальных отверстий. Длина шипа составляет больше половины длины дорсальной пластинки. 7–7,5 дентиновых гребешков на 1 мм на дорсальной стороне панциря, 10–12 на вентральной стороне ростра.

Распространение. Подолия, Украина; хмелевская свита (зона *Althaspis elongata*), нижняя часть днестровской серии, верхи лохковского яруса, нижний девон [Новицкая, 1986]. (Стратиграфическое распространение уточнено по схеме в: [Решение межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы. Девонская система, 1990]).

Althaspis longirostra (Zych, 1927)

Рис. 89. Табл. XII, фиг. 8

Pteraspis lerichei sp. n., mut. *longirostra* mut. nov.: Zych, 1927, p. 20, 55, pl. 5, fig. 1.

Pteraspis longirostrata: Brotzen, 1933a, S. 459, Abb. 17.

Pteraspis longirostra: Балабай, 1959б, с. 15, табл. 3, фиг. 3.

Althaspis longirostra: Обручев, 1973, с. 193; Blicek, 1977, p. 116; Новицкая, 1986, с. 112–113, рис. 56, табл. XXIII, фиг. 5, 6.

Голотип – место хранения неизвестно, № отсутствует, экземпляр, изображенный В. Зыхом [Zych, 1927, pl. V, fig. 1], дорсальный панцирь; местонахождение с. Копачинцы, лев. бер. Днестра, Подолия, Украина; средняя часть днестровской серии (зона III, по [Обручев, 1973]), ?пражский ярус, нижний девон.

Материал. Ростральная и левая орбитальная пластинки ПИН, № 3592/29, ростральная пластинка ПИН, № 3592/7; местонахождения с. Переволока (экз. 29) и с. Кийданов (экз. 7), р. Стрыпа, Подолия, Украина; средняя часть днестровской серии (над зоной *A. elongata*), ?пражский ярус, нижний девон.

Диагноз. Общая длина дорсального панциря около 18 см [Zych, 1927; Балабай, 1959б], длина роstra 6,8–9,5 см. Ростральная пластинка имеет вид вытянутого узкого треугольника со спрямленными, слегка вогнутыми, боковыми сторонами. Длина роstra почти равна длине дорсальной пластинки. Нет преорального поля (как у *A. elongata*). В остальном панцирь такой же, как у *A. elongata* и *A. sapovensis*.

Замечания. 1) В работе 1927 г. В. Зых [Zych, 1927] описал на подольском материале две новые мутации: "*Pteraspis lerichei* sp. nov., mut. *longirostra*" и "*Pteraspis lerichei* sp. nov, mut. *elongata*", отметив, что вторая отличается от первой только "значительно более коротким ростром" (р. 55). Обе мутации оценены следующими авторами как различные виды [Brotzen, 1933a; Балабай, 1959б], хотя Ф. Бротцен допускал возможность того, что длина роstra у *P. longirostra* входит в пределы внутривидовой изменчивости у *P. elongata*. В пользу признания *A. longirostra* самостоятельным видом говорят различия в форме роstra у *A. longirostra* и *A. elongata* (см. замечание 3 к роду *Althaspis*), а также приуроченность всех находок *A. longirostra* к более высоким стратиграфическим уровням днестровской серии, чем те, на которых присутствует *A. elongata*. В карьерах сел Переволока и Сапова, вскрывающих среднюю часть днестровской серии, *A. longirostra* найден нами в верхних слоях этих обнажений. По-видимому, уровень распространения *A. longirostra* частично соответствует зоне *Rhinopteraspis dunensis*.

2) Вид *Althaspis longirostra* выделен В. Зыхом на основе одного экземпляра [Zych, 1927, pl. V, fig. 1]. Голотип представляет собой сочлененный дорсальный панцирь: видны ростральная пластинка, дор-

сальная пластинка и границы орбито-пинеального пояса, экземпляр найден в с. Копачинце (лев. бер. Днестра); вероятно, утрачен.

Распространение. Известен из местонахождений: р. Стрыпа, прав. бер., с. Переволока (карьер, верх. слои), села Кийданов, Сапова; р. Днестр, прав. бер., с. Копачинцы, Подолия, Украина; средняя часть днестровской серии, пражский ярус, нижний девон [Новицкая, 1986].

Althaspis sapovensis Novitskaya, 1986

Рис. 90б. Табл. XII, фиг. 9–10

Pteraspis elongata: Brotzen, 1933a, S. 456–459, Fig. 16.

Althaspis samsonowiczi: Stensiö, 1958, p. 282, fig. 157A; 1964, p. 216, fig. 59; Tarlo, 1961, p. 379, 380, fig. 7 (по Stensiö, 1958, p. 282, fig. 157A); Обручев, 1964, с. 67–68, рис. 40–41.

Althaspis sapovensis: Новицкая, 1986, с. 113, рис. 55, табл. XXI, фиг. 1, табл. XXII, фиг. 3, табл. XXIII, фиг. 1–4.

Голотип – ПИН, № 3592/26; передняя половина ядра панциря с дорсальной стороны, сохранились фрагменты пластинок; полностью видны границы ростральной пластинки и пластинок орбито-пинеального пояса, дорсальная пластинка разрушена в задней части; местонахождение с. Кийданов, карьер на правом берегу р. Стрыпы, Подолия, Украина; хмелевская свита ?, нижняя часть днестровской серии, верхи лохковского яруса, нижний девон [Новицкая, 1986].

Материал. Кроме голотипа, несколько фрагментов ростральных пластинок, ПИН, № 3592/16, 13; местонахождения Рукомыш и Преволока на р. Стрыпа, Подолия, Украина; нижняя и, возможно, средняя часть днестровской серии, лохковский – ?пражский ярусы, нижний девон.

Диагноз. Общая длина дорсального панциря около 14 см и больше, длина дорсальной стороны ростральной пластинки 5,5–7,7 см. Ростральная пластинка в передней половине узкая, стержневидная, ее боковые стороны образуют слегка вогнутую линию. (Отчетливых данных о преоральном поле нет). Пинеальная пластинка угловатая, ее передний край полого вырезан, задний – образует тупой угол, боковые края прямые. Медиальные отростки орбитальных пластинок длинные, лентовидные. Дорсальная пластинка удлиненная, ее ширина в передней половине лишь немного меньше дорсальной длины роstra, передний край полого вырезан; задний край и бронхиальная область неизвестны. 7–8 дентиновых гребешков на 1 мм на дорсальной стороне панциря; 8–9 – на вентральной стороне роstra.

Распространение. Подолия (найден в местонахождениях на р. Стрыпа: карьеры в деревнях Кийданов, Сапова, Переволока, Рукомыш), Украина; нижняя часть днестровской серии и, возможно, низы ее средней части, верхи лохковского яруса (зона *Althaspis elongata*) – ?пражский ярус, нижний девон.

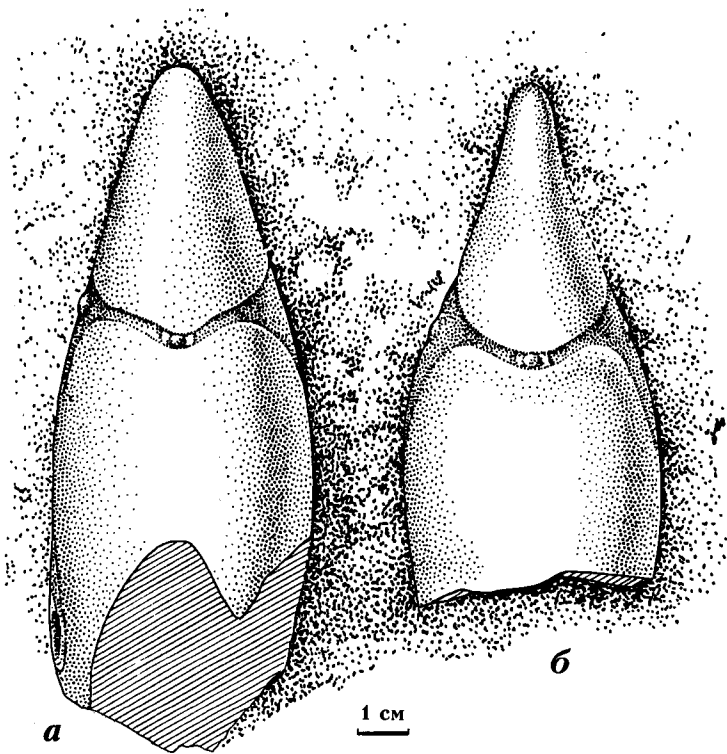


Рис. 90. Панцири *Althaspis elongata* и *A. sapovensis*: а – *Althaspis elongata* (Zych, 1927), экз. – ПИН, № 3592/2а; б – *Althaspis sapovensis* Novitskaya, 1986, голотип – ПИН, № 3592/26. Местонахождение у с. Кийданов (прав. бер. р. Стрыпа), Подолия, Украина; хмелевская свита ?, нижняя часть днестровской серии, верхи лохковского яруса, нижний девон. Два ядра панцирей с дорсальной стороны, видна форма роstralных пластинок и пластинок орбито-пинеального пояса [Новицкая, 1986]

Замечания. 1) *A. sapovensis* отличается от *A. elongata* и *A. longirostra* формой роstra, стержневидно сужающегося в передней части. Этим признаком и большей длиной роstralной пластинки *A. sapovensis* отличается также от *A. kujdanowiensis*. Сравнительно с *A. leachi*, подольский вид обладает значительно менее массивным ростром.

2) На реконструкции *Pteraspis elongata* Ф. Бротцен [Brotzen, 1933a, Abb. 16] придал передней части роstra несколько сужающуюся стержневидную форму. Однако такой ростр свойственен птераспидам *A. sapovensis*, выделенным в качестве отдельного вида [Новицкая, 1986]. Искажение формы роstra *A. elongata* (= *A. samsonowiczii*), такое же, как на рисунке Ф. Бротцена, имеет место на реконструкции, выполненной Э. Стеншё [Stensiö, 1958, fig. 157] и повторенной затем рядом авторов [Tarlo, 1961; Обручев, 1964]. *Althaspis elongata* (= *Pteraspis elongata* в понимании В. Зыха, принятом здесь) обладает вытянутым треугольным ростром, не стержневидным в передней части. Его длинные боковые стороны образуют прямые или слегка выпуклые линии (см. [Zych, 1927, textfig. 7, pl. 5, fig. 2a, 3]).

Althaspis kujdanowiensis (Stensiö, 1958)

Pseudopteraspis kujdanowiensis: Stensiö, 1958, p. 254, fig. 136A, B.

Althaspis kujdanowiensis: Stensiö, 1964, p. 189, fig. 38A, B; Новицкая, 1986, с. 114.

Лектотип – NHRM, № С 1537, роstralная область панциря с вентральной стороны [Stensiö, 1958, fig. 136 A]; Подолия, Украина; дитон (по Стеншё), нижний девон. Выделен Л.И. Новицкой [1986, с. 114].

Материал. Известно только изображение в работах Э. Стеншё [Stensiö, 1958, 1964]. Возможно, к этому виду относится роstralная пластинка ПИН, № 3592/30; местонахождение Переволока, Подолия, Украина; днестровская серия, нижний девон.

Диагноз. Длина вентральной стороны роstra (от переднего конца до заднего медиального выступа восходящей пластинки) около 2,6 см. Преорального поля нет. Медиальный гребень восходящей пластинки узкий, латеральные гребни округлые, отчетливые. Имеются небольшие параоральные выступы. Параоральные пластинки начинаются от задних концов латеральных гребней восходящей пластинки. Граница между латеральными гребнями и параоральными пластинками отчетливо выражена. Преорогонийные углы развиты. Скульптура в виде поперечных дентиновых гребешков, продолжается до восходящей пластинки.

Распространение. Подолия, Украина; днестровская серия (по-видимому, ее нижняя часть), нижний девон.

Замечание. Известные признаки, характеризующие *A. kujdanowiensis*, относятся только к вентральной стороне роstra. Отсутствие других сведений (об общей форме панциря и его пластинок, о строении орбито-пинеального пояса и др.) резко ограничивает возможность идентификации вида, а также возможность подтверждения его существования как самостоятельного таксона. Насколько можно судить по имеющимся данным, *A. kujdanowiensis* отличается от остальных видов *Althaspis* менее длинной и более широкой (массивной) роstralной пластинкой. Кроме того, от *A. leachi* отличается отсутствием преорального поля.

Ошибочные определения

? *Rhinopteraspis* sp.

Pteraspis (?) *maslovi*: Обручев, 1958, с. 43 (nom. nud.).

Rhinopteraspis sp.: Обручев, 1964, с. 68, табл. 2, фиг. 4, 5 (nom. nud.).

Rhinopteraspis (?) *maslovi*: Обручев, 1973, с. 194 (nom. nud.).

? *Rhinopteraspis* sp.: Новицкая, 1986, с. 117, табл. XXIV, фиг. 3, 4, 5.

Под этими названиями в качестве ростральных пластинок были ошибочно определены две коньковые чешуи амфиаспид: экз. ПИН, № 1925/75, местонахождение на р. Тарей, п-ов Таймыр, Красноярский край, Восточная Сибирь, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон; экз. ПИН, № 2800/30, местонахождение в районе Норильска, Красноярский край, Восточная Сибирь, Россия; верхи курейского горизонта, лохков, нижний девон. Дополнительная препаровка показала, что обе коньковые чешуи имеют скульптуру такую же, как у *Gabreyaspis tarda* (отр. Amphiaspidiformes) [Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1989; Новицкая, 1994].

Семейство Protaspididae Bryant, 1933

Типовой род – *Protaspis* Bryant, 1933.

Диагноз. Очень широкие, сильно уплощенные дорсовентрально птераспиды. Панцирь округлый, постепенно сужается к переднему концу, максимально расширен в задней четверти; его длина от 6 см (*Eucycluspis*: [Denison, 1970]) до 17 см (*Oreaspis*). Ростральная пластинка полого закруглена, широкая, короткая: ее длина помещается от 3,5 до 4,5 раз в общей длине дорсального панциря. Преоральное поле имеется или (?) отсутствует, иногда покрыто тонким ретикулярным орнаментом [Denison, 1970]. Орбито-пинеальный пояс обычно замкнутый и, по-видимому, может быть не замкнутым (известен у немногих форм). Форма пластинок варьирует: медиальные отростки орбитальных пластинок лентовидные или сильно вытянутые и заостренные (*Cosmaspis*: [Denison, 1970, fig. 13]), пинеальная пластинка угловатая, иногда треугольная, вытянутая латерально. Дорсальная пластинка широкая; выемка для основания дорсального шипа небольшая, шип небольшой, иногда чешуевидный. Корнуальные пластинки редуцированы до небольших полос, расположенных на медиальном крае бронхиальных отверстий или отсутствуют; у некоторых есть вторая пара задних корнуальных пластинок (*Lampraspis*: [Denison, 1970]). Бронхиальные отверстия помещаются в постеролатеральных углах панциря или на его дорсальной стороне; ограничены бронхиальными и корнуальными пластинками или бронхиальными и дорсальной пластинками.

Состав. *Protaspis* Bryant, 1933; *Europrotaspis* White, 1961; *Gigantaspis* Heintz, 1962; *Cyrtaspidich-*

thys Whitley, 1940; *Cosmaspis* Denison, 1970; *Eucycluspis* Denison, 1970; *Oreaspis* Denison, 1970; *Lampraspis* Denison, 1970.

Замечание. Protaspididae отличаются от остальных семейств морфологией бронхиальной области; кроме того, от Podolaspididae и Rhinopteraspididae – широко закругленной короткой ростральной пластинкой и общей формой очень широкого панциря. Семейство представлено, главным образом, американскими формами, известными из нижнедевонских отложений штатов Вайоминг и Юта в США. Их классификация разработана Р. Денисоном [Denison, 1970], расценивающим первые шесть родов в качестве подродов рода *Protaspis*. В основу диагнозов им положено строение бронхиальной области и скульптуры.

Род *Europrotaspis* White, 1961

Protaspis: Brotzen, 1936, S. 9–20.

Protaspis (*Europrotaspis*): White, 1961, p. 268–270.

Europrotaspis: Stensjö, 1964, p. 363.

Europrotaspis: Новицкая, 1975, с. 83; 1986, с. 115–116; Blicek, 1984, p. 64.

Типовой вид – *Protaspis* (*Europrotaspis*) *crenulata* White, 1961.

Диагноз. Птераспиды среднего и крупного размера. Общая длина дорсального панциря 10–12 см, но может быть больше. Панцирь округлый, уплощенный, максимально широкий в последней трети, к заднему краю плавно сужается. Ростральная пластинка впереди закруглена, ее длина помещается 3,5–4,5 раза в общей длине панциря. Преоральное поле широкое [White, 1961] (*E. crenulata*). Дорсальная пластинка на заднем крае имеет короткий округлый срединный выступ. Пинеальная пластинка угловатая (приблизительно пентагональная), умеренно широкая, с прямыми боковыми краями. Орбитальные пластинки небольшие; передние выступы короткие, треугольные, медиальные – длинные, узкие, лентообразные; контакт с пинеальной пластинкой полный (по всей длине ее боковых краев). Бронхиальные пластинки длинные, с резким дорсовентральным перегибом. Корнуальные пластинки редуцированы до коротких полосок, ограничивающих бронхиальные отверстия медиально. Бронхиальные отверстия находятся в постеролатеральных углах панциря, между бронхиальными и корнуальными пластинками.

Видовой состав. *E. crenulata* White; *E. arnelli* (Brotzen). Принадлежность к *Europrotaspis* недостаточно охарактеризованных видов *Protaspis wiheriensis* из нижнего девона Бельгии ([Brotzen, 1936]: nom. nud.) и *P. rotunda* (Gross), упоминаемых Э. Уайтом [White, 1961] в составе подрода, сомнительна.

Распространение. Украина (Подолия), Англия, ?Бельгия; днестровская серия (средняя часть), верхи лохковского – ?пражский ярусы в Подолии и их аналоги в Англии, нижний девон.

Замечание. Название *Europrotaspis* введено Э. Уайтом [White, 1961] для протасписов, найденных в Европе (Украина, Англия). Их отличия от амери-

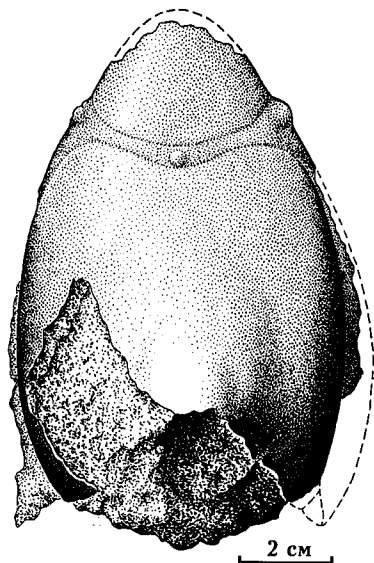


Рис. 91. *Europrotaspis arnelli* (Brotzen, 1936). Экз. ПИН, № 3592/60. Местонахождение у с. Кийданов (прав. бер. р. Стрыпа), Подолия, Украина; днестровская серия (средняя часть), ? пражский ярус, нижний девон. Ядро панциря с дорсальной стороны, видны границы пинеальной и орбитальных пластинок [Новицкая, 1986]

канских протасписов очень незначительны [Denison, 1970]. Наиболее существенно они проявляются в пластинках орбито-пинеального пояса, а также в брахиальной области и в типе орнамента [Новицкая, 1986]. От шпицбергенского *Gigantaspis* род *Europrotaspis* отличается более широким панцирем и морфологией брахиальной области: у *Gigantaspis* жаберные отверстия имеют щелевидную форму и помещаются между брахиальными и дорсальной пластинками непосредственно [N. Heintz, 1962].

Europrotaspis arnelli (Brotzen, 1936)

Рис. 91

Protaspis arnelli: Brotzen, 1936, S. 20–31, Text-fig. 6, Taf. 1, Fig. 1, 2, Taf. 2, 3, 4, Fig. 2; Stensiö, 1958, p. 270, fig. 147A; 1964, p. 205, fig. 49A.

Protaspis (Europrotaspis) arnelli: White, 1961, pl. 44, fig. 6.

Europrotaspis arnelli: Новицкая, 1975, с. 84; 1986, с. 116–117, рис. 57–59, табл. XXIII, фиг. 8, 9; Blicek, 1984, p. 64–65.

Голотип – NHRM, n° C 1792 (= P 75 – экземпляр, указанный как голотип и изображенный Ф. Бротце-ном: [Brotzen, 1936, S. 20, Taf. 1, Fig. 1]), панцирь с дорсальной стороны, ростральная пластинка и орбито-пинеальный пояс отсутствуют; местонахождение ?Кийданов, Подолия, Украина; средняя часть днестровской серии, ?пражский ярус, нижний девон.

Материал. Ядро панциря с отпечатками пластинок орбито-пинеальной области, экз. ПИН, № 3592/60; ядро вентральной пластинки, экз. ПИН, № 3592/73; весь материал из местонахождения Кий-

данов на прав. бер. р. Стрыпа, Подолия, Украина; днестровская серия (средняя часть), ?пражский ярус, нижний девон.

Диагноз. Общая длина дорсального панциря около 12 см. Ростральная пластинка округло-треугольная. (Строение вентральной стороны неизвестно.) Пинеальная пластинка приблизительно пентагональная, боковые углы резкие, задний – закруглен. Передние выступы орбитальных пластинок короткие, медиальные выступы в месте контакта с пинеальной пластинкой равны по ширине ее боковым сторонам. Дорсальная пластинка максимально широкая в начале задней трети, имеет очень неглубокие постеролатеральные вырезки для корнуальных пластинок. Брахиальные пластинки слегка расширяются к заднему концу, образуют постеролатеральные углы панциря. На дорсальной пластинке на 1 мм приходится около 7 дентиновых гребешков. Вентральная пластинка впереди широко закруглена, в задней трети сужается, на заднем крае имеет короткий треугольный срединный выступ.

Распространение. Подолия (известен из местонахождений на р. Стрыпа: карьеры в деревнях Кийданов и Сапова), Украина; днестровская серия, ее средняя часть, ? пражский ярус, нижний девон.

Замечание. По тем признакам, которые могут быть сопоставлены (форма панциря, размеры и форма ростральной пластинки, орбито-пинеальный пояс, брахиальные и корнуальные пластинки, положение брахиальных отверстий, дорсальный шип, скульптура) подолийский вид *E. arnelli* и английский *E. crenulata* не обнаруживают различий. От их объединения удерживает только отсутствие сведений о некоторых признаках, которым придается большое значение в диагностике *E. crenulata*. Имеется в виду строение вентральной стороны ро-стра и строение чешуй, остающееся неизвестным у *E. arnelli* [Новицкая, 1986].

Pteraspidiiformes incertae familiae

Род *Loricopteraspis* Tarlo, 1961

Pteraspis: Stensiö, 1958, p. 277 (pars); Tarlo, 1960, p. 224.

Loricopteraspis: Tarlo, 1961, p. 382, 385; Обручев, 1964, с. 67; Новицкая, 1975, с. 82; 1986, с. 118–119; Blicek, 1984 (pars), p. 37–38.

Althaspis: Denison, 1970, p. 6 (pars).

Типовой вид – *Pteraspis althi* Stensiö, 1958.

Диагноз. Небольшие птераспиды с коротким тупым ростром. Преоральное поле образовано участками, орнаментированными продольными и поперечными дентиновыми гребешками.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Подолия, Украина; лохов?, нижний девон. Более точные данные отсутствуют.

Замечание. А. Блик [Blicek, 1984] включает в состав *Loricopteraspis*, кроме типового, второй вид – *L. dairyinglensis* (White, 1961). На реконструкциях пла-

стинок панциря нескольких экземпляров птераспид, отнесенных А. Бликом к *L. dairydinglensis*, видны различия в морфологии орбито-пинеального пояса. Эти различия, проявляющиеся в форме пинеальной и орбитальных пластинок, в характере их контакта или в его отсутствии [Blicek, 1984, fig. 14 A-F] имеют у *L. dairydinglensis*, в понимании А. Блика, широкую амплитуду вариаций, тогда как внутри родов птераспид строение орбито-пинеального пояса обычно является стабильным. Возможно, что *L. dairydinglensis* в объеме, указанном А. Бликом, представляет искусственное объединение птераспид.

Loricopteraspis althi (Stensiö, 1958)

Pteraspis althi: Stensiö, 1958, p. 277, fig. 152 A; Tarlo, 1960, p. 224, fig. 7a.

Loricopteraspis althi: Tarlo, 1961, p. 382, fig. 9.

Голотип – NHRM, C 1559, ростр с вентральной стороны [Stensiö, 1958, fig. 152 A]; Подолия, Украина; жедин, нижний девон.

Материал. Известен только голотип (изображен: [Stensiö, 1958] и [Tarlo, 1961]).

Краткое описание. Длина вентральной стороны ростра (по центральной оси) около 1,2 см. Преоральное поле округлое, максимально расширено посередине длины. Длина почти равна его максимальной ширине. Восходящая пластинка короткая, резко уходит вверх.

Замечание. Д.В. Обручевым [Обручев, 1964, с. 66, рис. 37] под названием *Loricopteraspis althi* ошибочно изображен *Pteraspis* sp. (из [Stensiö, 1958, fig. 149 B]). Судя по скульптуре на преоральном поле, *Pteraspis* sp. действительно может относиться к *Loricopteraspis*, но в этом случае он должен представлять другой вид. От *L. althi* его отличает форма ростра и преорального поля, более широкого и короткого у типового вида.

Распространение. Подолия, Украина; нижний девон (точнее автором вида не указано).

Pteraspidiformes indet. 2

Экз. ПИН, № 3845/1, 1a, дорсальная пластинка и ее отпечаток; Чукотский полуостров, побережье за Тоннельным, Чукотский нац. округ, Магаданская обл., Россия; лохков, нижний девон [Новицкая, 1986, с. 119].

Замечание. Дорсальная пластинка длиной около 7,5 см, удлинённая, умеренно широкая. Пинеальная выемка пологая, довольно глубокая. Вырезка для дорсального шипа узкая, довольно длинная. Дентиновые гребешки туберкулированные, очень длинные, слабо зазубренные (от 6–7 на 1 мм вблизи пинеальной вырезки до 10–10,5 в задней половине пластинки).

Дорсальные пластинки такого типа широко распространены среди нижнедевонских птераспид, например, у подольских *Podolaspis*, *Larnovaspis*, *Belgicaspis*, характерных для иваневского горизонта – низов днестровской серии. Можно предпола-

гать, что возраст чукотских птераспид соответствует этому же интервалу.

? *Pteraspidiformes* indet. 2

Экз. ПИН, № 56/6, вентральная пластинка; залив Русская Гавань, Северный остров Новой Земли, Ненецкий национальный округ, Архангельская обл., Россия; лохков?, нижний девон [Новицкая, 1986, с. 119].

Замечание. Известны пластинки мелких и крупных птераспид, напоминающие некоторых птераспид из серии Вуд Бей Шпицбергена [Марк-Курик, Новицкая, 1977; Новицкая, 1986].

Отряд *Psammosteiformes*

Диагноз. Панцирь состоит из дорсальной, вентральной, ростральной, пинеальной, орбитальных, посторбитальных, бронхиальных и корнуальных пластинок. Кроме того, имелись оральные пластинки и, возможно, преростральные (*praerostralia*: [Stensiö, 1958, Обручев, Марк-Курик, 1965]). Центральные пластинки (ростральная, дорсальная, вентральная) отделены от боковых полосами тессер. Панцирь широкий, уплощенный дорсовентрально. Передний конец закруглен, не образует выступающий ростр. На дорсальной пластинке гребень выражен слабо или не выражен, вентральный гребень отсутствует. В хвостовом отделе имеются дорсальный и вентральный ряды коньковых чешуй. Орбитальные пластины у переднего края головы на орбитальных пластинках, направлены латерально и вверх. Ротовое отверстие поперечное, занимает терминально-дорсальное положение. *Praespiracula* неизвестны. Бронхиальные отверстия расположены в постеролатеральных углах туловищного отдела, между бронхиальной и корнуальной пластинками. Форма бронхиальных пластинок меняется от узкой и длинной (*Drepanaspis*) до широкой и короткой (*Psammolepis*). Сенсорная система боковой линии включает продольные медиальные и латеральные каналы, а также – поперечные комиссуры. Орнамент состоит из бугорков с зубчатыми краями, обычно образующих “паркет”, иногда бугорки сливаются в гребешки; дорсальная, вентральная и бронхиальные пластинки могут нести тессеры (*Psammosteus*, *Psammolepis*), иногда перекрывающиеся чешуеобразно. Панцирь обычно состоит из дентина и аспидина. Как исключение, орнаментальный слой может отсутствовать. В этом случае камеры губчатого слоя пломбируются дентином (*Obruchevia*). Средний слой панциря образован губчатой тканью, крупные призматические камеры в нем отсутствуют. Иногда заметны погруженные генерации дентиновых бугорков (кожных зубов) (*Pycnosteus* и др.); старые генерации резорбировались и замещались балками аспидина [Новицкая, 1965].

Состав. *Drepanaspididae* Traquair, 1899; *Guerichosteidae* Tarlo, 1964; *Pycnosteidae* Tarlo, 1962;

Psammolepididae Tarlo, 1962; Psammosteidae Traquair, 1896; Obruccheviidae Tarlo, 1964.

Распространение. Западная Европа и Россия; девон.

Замечания. 1) Систематический состав отряда Psammosteiformes проанализирован в опубликованных почти одновременно монографиях [Tarlo, 1964, 1965; Обручев, Марк-Курик, 1965] и в палеоихтиологическом томе “Основ палеонтологии” [Обручев, 1964]. Наши представления о составе Psammosteiformes, в основном, совпадают с разработанными в “Основах палеонтологии”, где отряд Psammosteiformes (в “Основах” отр. Psammosteida) рассматривается в более узком смысле, чем в монографии Tarlo [Tarlo, 1965]. В настоящей ревизии состав отряда Psammosteiformes соответствует, с небольшими изменениями, составу подотряда Psammosteida по Л. Tarlo [Tarlo, 1965] (правильнее – подотряда Psammosteoidae), в диагнозах использованы данные из [Обручев, 1964] и названных монографий. В тех случаях, когда в диагнозах таксонов одного ранга набор признаков не совпадает, это связано с отсутствием или недостаточностью данных о тех или иных пластинках.

2) Семейство Dieranaspidae известно из нижнедевонских отложений Рейнской области Германии, Арденн и Англии [Tarlo, 1965]. Род *Psephaspis* Ørvig, включаемый в это же семейство [Tarlo, 1965] или относимый (с вопросом) Д.В. Обручевым [Обручев, 1964] к семейству Rucnosteidae, известен из нижнего девона США. Вид *Psephaspis bystrowi* описан Л. Tarlo [Tarlo, 1964] по единственной тессере, найденной в нижнем девоне Сибири (местонахождение на р. Нижний Вилюйкан) и изображенной А.П. Быстровым [Bystrow, 1959, Text-fig. 7]. Этот материал недостаточен для признания присутствия *Psephaspis* на территории России.

3) Семейство Guerichosteidae, выделенное Л. Tarlo [Tarlo, 1964], включает роды *Guerichosteus* и *Hariosteus*, известные из эмса Польши. Род *Schizosteus*, помещенный Л. Tarlo в это же семейство, отнесен в настоящей ревизии к семейству Rucnosteidae (см. также [Обручев, 1964]).

Семейство Rucnosteidae Tarlo, 1962

Типовой род – *Rucnosteus* Preobrazhensky, 1911.

Диагноз. Дорсальная пластинка уплощенная, вентральная – сильно выпуклая, с круглыми боковыми и передним скатами, имеет глубокую заднюю вырезку, частично закрытую. Длина бронхиальных пластинок приблизительно равна их ширине. Тессеры на средних пластинках нет или они есть в краевых зонах, тессеры могут заполнять заднюю вырезку вентральной пластинки. Дентиновые бугорки от обычных мелких до очень крупных звездчатых, иногда сливаются в гребешки.

Состав. *Schizosteus* Obruchev, 1940; *Tartuosteus* Obruchev, 1961; *Rucnosteus* Preobrazhensky, 1911; *Ganosteus* Rohon, 1901.

Замечание. Род *Rucnosteus*, выделенный Л. Tarlo [Tarlo, 1964] и включенный им в сем. Rucnosteidae, рассматривается нами как синоним *Schizosteus*. Подробнее см. “Замечание” к *Sch. splendens*.

Род *Schizosteus* Obruchev, 1940

Psammolepis: Gross, 1933a, S. 12 (pars).

Schizosteus: Обручев, 1940, с. 766; 1964, с. 71; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 80–81; Tarlo, 1965, p. 55–56.

Rucnosteus: Tarlo, 1964, p. 116; Tarlo, 1965, p. 64–65.

Типовой вид – *Schizosteus asatkini* Obruchev, 1940.

Диагноз. Дорсальная пластинка широкая (форма сердцевидная или не ясна), иногда с краевыми тессерами. Вентральная пластинка овальная или почти круглая, без тессер, задняя вырезка продолжается до центра роста, вырезка сравнительно узкая, может быть закрыта тессерами (*Sch. striatus*). Бронхиальные пластинки эврибазальные и сравнительно узкие или широкие. Ростральная пластинка относительно узкая и может иметь краевые тессеры. Посторбитальные пластинки в задней части узкие. Дентиновые бугорки округлые или многоугольные, тесно посаженные (образуют “паркет”), с короткими простыми зубчиками. Иногда на боковых скатах дентиновых бугорков имеются тонкие гребешки (в основном, по [Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 80]).

Видовой состав. *Sch. asatkini* Obruchev, 1940; *Sch. heterolepis* (Preobrazhensky, 1911); *Sch. splendens* (Eichwald, 1844); *Sch. striatus* (Gross, 1933); ?*Sch. perneri* (Ruzicka, 1929); ?*Sch. wellsi* Tarlo, 1964.

Распространение. Ленинградская и Псковская области России; аналог арукюлаского горизонта, эйфель, средний девон. Эстония; пярнуский и нарвский горизонты, эйфель, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965]. Возможно, эйфель, средний девон Чехословакии и США [Tarlo, 1965, p. 63].

Замечания. 1) Вид *Sch. perneri* описан из эйфеля Чехословакии по единственному экземпляру, представляющему левую бронхиальную пластинку. Диагноз вида *Sch. wellsi*, известного из формации Делавер штата Огайо (США), включает лишь данные о его скульптуре [Tarlo, 1965, p. 64]. Имеющиеся сведения недостаточны для решения вопроса о включении названных видов в состав рода *Schizosteus*.

2) Здесь и далее в систематической части стратиграфическое распространение родов и видов, включенных в настоящей ревизии в состав отряда Psammosteiformes, уточнено, главным образом, на уровне ярусов в соответствии с Решением межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы (“Унифицированная региональная стратиграфическая схема девонских отложений Русской платформы”, Ленинград, 1990), а также с учетом стратиграфической схемы (The Devonian of Estonia) в разделе “Devonian” [Kleesment, Mark-Kurik, 1997].

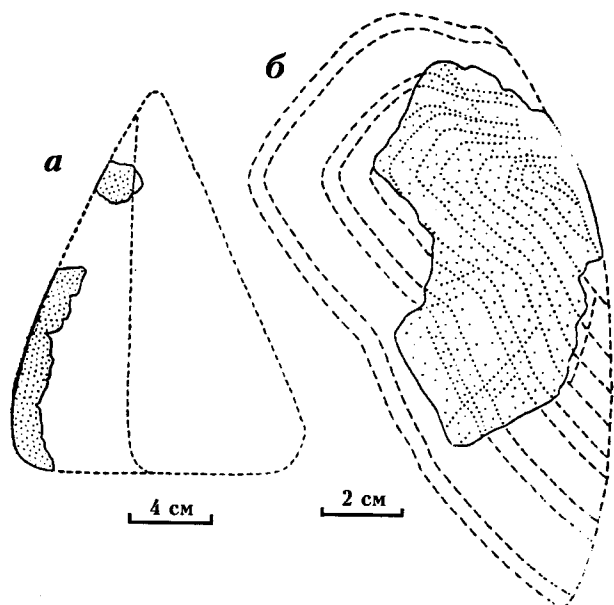


Рис. 92. *Schizosteus heterolepis* (Preobrazhensky, 1911)
 а – реконструкция бранхиальной пластинки; б – реконструкция посторбитальной пластинки [Обручев, Марк-Курик, 1965]

Schizosteus heterolepis (Preobrazhensky, 1911)

Рис. 92

Psammosteus heterolepis: Преображенский, 1911, с. 21–36, рис. 7–9.

Psammolepis heterolepis: Gross, 1933a, S. 12, Taf. II, Fig. 16.

Schizosteus ?heterolepis: Обручев, 1940, с. 766.

Schizosteus heterolepis: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 81–84, рис. 20–23, табл. V, фиг. 1–8, табл. VI, фиг. 1–8; Tarlo, 1965, p. 57–59, text-fig. 12 В-Е, pl. XIV, fig. 4.

Лектотип – GI, Pi 372, оригинал И.А. Преображенского (1911, табл. I, фиг. 7), фрагмент бранхиальной пластинки; местонахождение Тори на лев. бер. р. Пярну, Эстония; пярнуский горизонт, эйфель, средний девон. Выделен: [Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 81] и, одновременно, [Tarlo, 1965, p. 58] по тому же экземпляру.

Материал. Описанный материал находится в Институте геологии Таллинского технического университета, Эстония.

Диагноз. Дентиновые бугорки местами очень крупные, варьируют по величине (5–14 на 1 см) и форме: куполовидные, высокие, в плане круглые или многоугольные, иногда слегка удлинённые, на боковых скалах могут присутствовать тонкие ребрышки, образованные рядами мелких бугорков, обычно сливающихся. Зубчики у основания очень короткие. Между крупными дентиновыми бугорками часто встречаются мелкие бугорки.

Распространение. Типовое и другие местонахождения на р. Пярну, Эстония и, возможно, Литва; пярнуский горизонт, эйфель, средний девон.

Замечания. 1) В монографии Д.В. Обручева и Э.Ю. Марк-Курик [1965], в рубрике “лектотип” (с. 81) неверно указан номер таблицы и фигуры в статье И.А. Преображенского (по [Tarlo, 1965]).

2) В той же монографии перед номерами экземпляров, хранящихся в Эстонии, дана аббревиатура ГМ АНЭ (с. 81 и др.), которая при обозначении экземпляров более не используется (устное сообщение Э.Ю. Марк-Курик, декабрь 1998 г.). В настоящее время применяется аббревиатура GI (устное сообщение Т. Мярсс, февраль 2002 г.).

Schizosteus splendens (Eichwald, 1844)

Рис. 93, 94

Cheirolepis splendens: Эйхвальд, 1844, с. 12; Eichwald, 1846, p. 304, pl. 10, fig. 22–23; 1860, p. 1573, pl. 57, fig. 23.

Cheirolepis unilateralis: Эйхвальд, 1844, с. 12; Eichwald, 1846, p. 305, pl. 10, fig. 26–27; 1860, p. 1574, pl. 57, fig. 14.

Cheirolepis uragus: Эйхвальд, 1844, с. 12.

Microlepis lepidus: Эйхвальд, 1844, с. 12; Eichwald, 1846, p. 302, pl. 10, fig. 20–21; 1860, p. 1576, pl. 57, fig. 13.

Microlepis exilis: Эйхвальд, 1844, с. 12; Eichwald, 1860, p. 1576–1577, pl. 57, fig. 12.

Schizosteus (?)splendens: Обручев, 1940, с. 767.

Schizosteus splendens: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 87–95, рис. 25–31, табл. IX, фиг. 2, табл. X, фиг. 1–3, табл. XI, фиг. 1–7, табл. XII, фиг. 1.

Pycnolepis splendens: Tarlo, 1965, p. 65–68, text-fig. 14, 15 (pars?).

Лектотип – СПбГУ, № 1/1296 (ранее использовалась аббревиатура “ЛГУ”), коллекция Эйхвальда, фрагмент пластинки, изображенной Э. Эйхвальдом [Eichwald, 1860, pl. 57, fig. 23]; местонахождение у д. Марьино, р. Славянка, Ленинградская обл., Россия; нарвовский горизонт, эйфель, средний девон. Выделен Д.В. Обручевым и Э.Ю. Марк-Курик, 1965, с. 87.

Материал. Хранится, в основном, в Институте геологии Таллинского технического университета, Эстония. Основные местонахождения: типовое, кроме того, местонахождения на р. Луга, Ленинградская обл., Россия и местонахождение на ручье Городенка, притоке р. Нарва, Эстония; верхняя часть нарвовского горизонта и его аналога, эйфель, средний девон.

Диагноз. Дорсальная пластинка сердцевидная, имеет довольно широкую и глубокую переднюю вырезку, вдоль ее заднего края обычно заметны слабо выраженные тессеры. Вентральная пластинка округлая, широкая, задняя вырезка умеренно широкая, доходит почти до середины длины пластинки. Бранхиальные пластинки широкие, эврибазальные, их наружный угол широко закруглен. Ростральная пластинка трапециевидная, несет краевые тессеры. Дентиновые бугорки невысокие, плотно примыкают один к другому, образуя “паркет”, форма бугорков почти круглая, многоугольная, алебардообразная, веерообразная. Зубчики доволь-

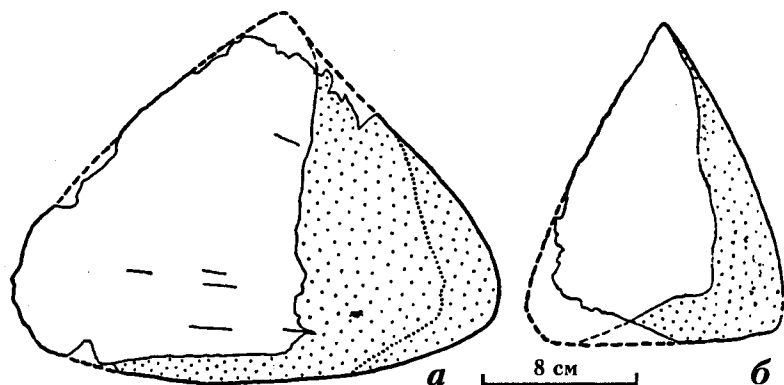


Рис. 93. *Schizosteus splendens* (Eichwald, 1844)

a – экз. GI, Pi 421; *b* – GI, Pi 422. Местонахождение ручей Городенка, приток р. Нарва, Эстония; наровский горизонт, эйфель, средний девон. Бранхиальные пластинки: *b* – молодая особь (по [Обручев, Марк-Курик, 1965])

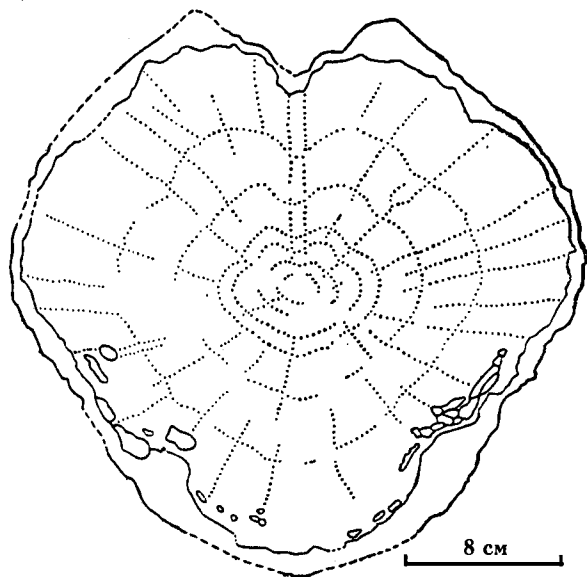


Рис. 94. *Schizosteus splendens* (Eichwald, 1844). Экз. GI, Pi 426. Местонахождение ручей Городенка, приток р. Нарва, Эстония; наровский горизонт, эйфель, средний девон. Дорсальная пластинка (по [Обручев, Марк-Курик, 1965])

но длинные и редкие. На коньковых чешуях скульптура может иметь вид коротких, узких, плотно расположенных гребешков.

Распространение. Эстония; Ленинградская область, Россия; наровский горизонт и его аналог (верхняя часть), эйфель, средний девон.

Замечание. Синонимика вида *Schizosteus splendens* в понимании Д.В. Обручева и Э.Ю. Марк-Курик [1965] почти полностью совпадает с синонимикой вида *Pycnolepis splendens*, являющегося, по Л. Тарло [Tarlo, 1965], типовым видом выделенного им [Tarlo, 1964] рода *Pycnolepis*. В качестве лектотипа для вида *Sch. splendens* и лектотипа *P. splendens* Д.В. Обручевым, Э.Ю. Марк-Курик и Л. Тарло выделен один и тот же экземпляр, изображенный Э. Эйхвальдом [Eichwald, 1860, pl. 57, fig. 23]. В этой ревизии мы присоединяемся к точке зрения Д.В. Обручева и Э.Ю. Марк-Курик, поскольку у *Sch. splendens* не обнаружено признаков, которые превосходили бы обычные различия между видами

внутри рода *Schizosteus*. Вместе с тем, следует отметить, что многочисленные чешуи и мелкие фрагменты пластинок, отнесенные к *Sch. splendens*, возможно, делают этот вид в какой-то мере сборным.

Schizosteus striatus (Gross, 1933)

Рис. 95, 96, 97

Psammolepis striata: Gross, 1933a, S. 12, Abb. 2 B, Taf. I, Fig. 10; 1935, S. 14.

Schizosteus striatus: Обручев, 1940, с. 766, рис. 16; 1947б, с. 195, рис. 54, табл. L, фиг. 7; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 96–108, рис. 32–46, табл. XII, фиг. 2–4, табл. XIII–XVIII; Tarlo, 1965, p. 60–63, text-fig. 13, pl. XV, fig. 1–2.

Голотип – GI, Pi 397, оригинал, изображенный Гроссом [Gross, 1933a, Taf. I, Fig. 10], правая бранхиальная пластинка; местонахождение на ручье Городенка, лев. притоке р. Нарва, Эстония; наровский горизонт, эйфель, средний девон [Обручев, 1947].

Материал. Фрагменты бранхиальных пластинок, видна скульптура на дорсальной стороне ПИН, № 220/586, 220/584 и др.; весь материал происходит из местонахождения у д. Поречье на р. Луга, Ленинградская область, Россия; наровский горизонт, эйфель, средний девон.

Диагноз. Дорсальная пластинка широкая, удлиненная ($l : w = 1,2$). Вентральная пластинка широкая, овальная, задняя вырезка подходит близко к геометрическому центру пластинки (и к центру роста), вырезка закрыта тессерами. Бранхиальные пластинки широкие и сравнительно короткие, с широким основанием, их латеральный и задний края образуют угол, близкий к прямому. Ростральная пластинка широкая, ее передний край образует тупой угол (около 155°), боковые края прямые, задний – выпуклый. Дентиновые бугорки плотно примыкают один к другому, округлые, многоугольные, треугольные, сосочкообразные, на бранхиальных пластинках и коньковых чешуях часто сливаются в длинные валики, на других чешуях – обычно имеют форму ромба.

* $l : w$ – отношение длины к ширине [Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 223].

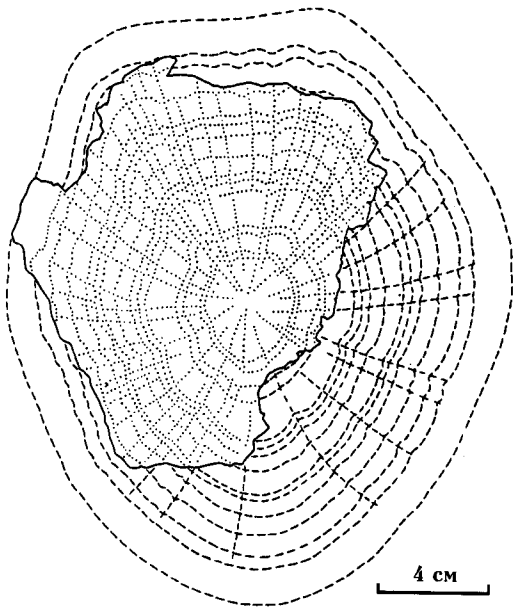


Рис. 95. *Schizosteus striatus* (Gross, 1933). Экз. – GI, Pi 444. Местонахождение Городенка, приток р. Нарва, Эстония; наровский горизонт, эйфель, средний девон. Дорсальная пластинка (по [Обручев, Марк-Курик, 1965])

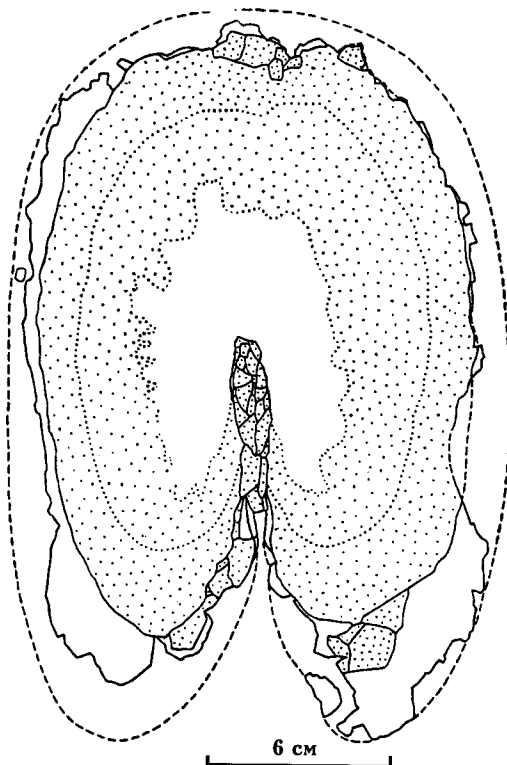


Рис. 96. *Schizosteus striatus* (Gross, 1933). Экз. – GI, Pi 710. Местонахождение Городенка, приток р. Нарва, Эстония; наровский горизонт, эйфель, средний девон. Вентральная пластинка (по [Обручев, Марк-Курик, 1965])

Распространение. Эстония и Ленинградская область России; наровский горизонт, низы арукюлаского и их аналоги, эйфель, средний девон.

Schizosteus asatkini Obruchev, 1940

Schizosteus asatkini: Обручев, 1940, с. 766, рис. 1 в, г; 1958, с. 46; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 108–110, рис. 47, табл. XIX, фиг. 1–2, табл. XX, фиг. 1; Tarlo, 1965, p. 56–57, text-fig. 11.

Голотип – ПИН, № 220/489, принадлежащие одному экземпляру дорсальная, вентральная и часть бронхиальной пластинки, колл. Б.П. Асаткина; местонахождение близ д. Тверди на прав. бер. р. Луга, Ленинградская обл., Россия; низы аналога арукюлаского горизонта, эйфель, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Голотип.

Диагноз. Дорсальная пластинка почти плоская, вентральная – выпуклая, ширина обеих пластинок превышает их длину. Задняя вырезка вентральной пластинки широкая, составляет около 1/3 длины пластинки. Дентиновые бугорки мелкие, куполовидные, в основном, округлые и многоугольные, иногда ромбические или удлиненные. Бугорки плотно сближены (образуют “паркет”), их боковые зубчики мелкие, отчетливо заметные.

Распространение. Типовое местонахождение. Кроме того, мелкие фрагменты пластинок со сходной скульптурой известны из местонахождений на руч. Боровенка (приток р. Плюсна) ниже д. Боровка, на р. Плюсна у д. Крапивна и у д. Химози около Гатчины; Ленинградская обл., Россия; наровский горизонт, эйфель, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Замечание. Как отмечено Д.В. Обручевым и Э.Ю. Марк-Курик [1965], пластинки, сохранившиеся на голотипе, возможно, принадлежали молодой особи. В этом случае форма пластинок у дефинитивных экземпляров может быть несколько иной.

Род *Tartuosteus* Obruchev, 1961

Psammolepis: Gross, 1933a, S. 11 (pars).

Tartuosteus: Обручев, 1961, с. 107–111; 1964, с. 71–72; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 110–111; Tarlo, 1965, p. 85.

Rohonosteus: Tarlo, 1965, p. 142–143.

Типовой вид – *Psammolepis gigantea* Gross, 1933a.

Диагноз. Дорсальная пластинка широкая, округлая или округло-сердцевидная (*T. maximus*), без тессер или чешуеобразные тессеры расположены на ее задней и боковых частях (*T.(?) luhai*). Вентральная пластинка длинная, сравнительно узкая, ее боковые скаты круто поднимаются вверх, задняя вырезка узкая, глубокая, у взрослых экземпляров прикрыта тессерами, часто срастающимися с пластинкой. Бронхиальные пластинки треугольной формы, их ширина превосходит длину, может достигать почти 60 см. Корнуальные пластинки трапе-

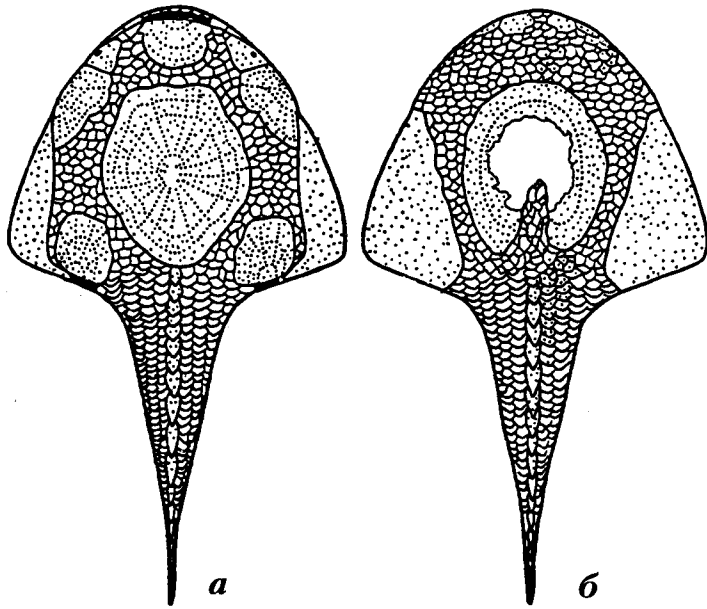


Рис. 97. *Schizosteus striatus* (Gross, 1933). Реконструкция: а – дорсальная сторона; б – вентральная сторона [Обручев, Марк-Курик, 1965]

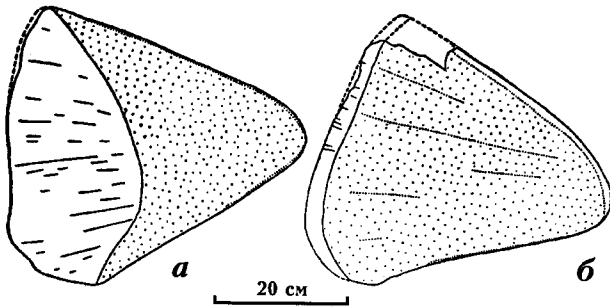


Рис. 98. *Tartuosteus giganteus* (Gross, 1933). Экз. – GI, Pi 156. Местонахождение обн. Тамме, оз. Выртсьярв, Эстония; арукюлааский горизонт, эйфель, средний девон. Бранхиальная пластинка: а – дорсальная сторона; б – вентральная сторона [Обручев, Марк-Курик, 1965]

циевидной формы. Дентиновые бугорки мелкие, в основном, гексогональные, иногда удлиненные, образуют плотный “паркет”.

Видовой состав. *T. giganteus* (Gross, 1933); *T. maximus* Mark-Kurik, 1965; *T. (?) luhai* Mark-Kurik, 1965; *T. (?) ornatus* (Rohon, 1899).

Распространение. Эстония, Латвия, Ленинградская обл. России; арукюлааский горизонт и его аналог, эйфель, а также буртниекий горизонт и его аналог, живет, средний девон.

Tartuosteus giganteus (Gross, 1933)

Рис. 98, 99

Psammolepis gigantea: Gross, 1933a, S. 11, Abb. 1D, 2C, D, 3, Taf. I, Fig. 8; 1935, Taf. II, Fig. 4.

Tartuosteus giganteus: Обручев, 1961, с. 108–110, рис. 16, 2; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 111–117, рис. 48–55, табл. XX, фиг. 2–3, табл. XXI, фиг. 1; Tarlo, 1965, text-fig. 24, 25.

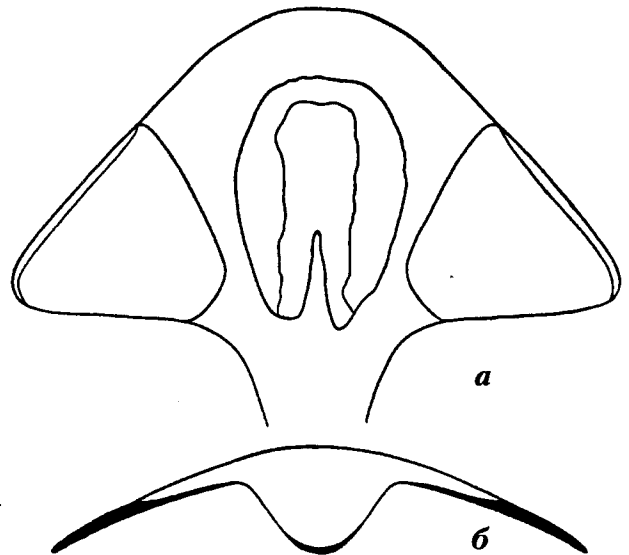


Рис. 99. *Tartuosteus giganteus* (Gross, 1933). Реконструкция: а – вентральная сторона; б – поперечный разрез через туловище [Обручев, Марк-Курик, 1965]

Голотип – МВ, № неизвестен, бранхиальная пластинка (оригинал В. Гросса: [Gross, 1933, Taf. I, Fig. 8]); местонахождение Хааслава на руч. Мыра (приток р. Эмайыги), Эстония; арукюлааский горизонт, эйфель, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. В основном, хранится в Институте геологии Таллинского технического университета, Эстония; местонахождения: кроме типового, обн. Тамме на берегу оз. Выртсьярв, обн. вблизи г. Тарту (Тяхтвере, Арукюла), Эстония; р. Ордеж, р. Луга в Ленинградской обл., Россия; арукюлааский горизонт и его аналог, эйфель, средний девон.

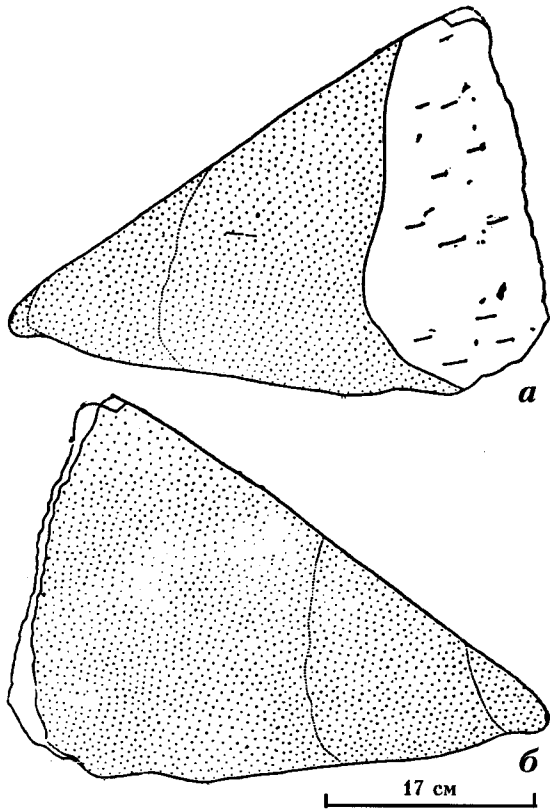


Рис. 100. *Tartuosteus maximus* Mark-Kurik, 1965. Голотип – GI, Pi 138. Местонахождение обн. Каркси восточнее г. Абья, Эстония; буртниецкий горизонт, живет, средний девон. Бранхиальная пластинка: *a* – дорсальная сторона; *б* – вентральная [Обручев, Марк-Курик, 1965]

Диагноз. Задняя вырезка вентральной пластинки достигает примерно середины ее длины. На наружной поверхности вентральной пластинки, почти по всей ее длине имеется полоса массивной губчатой ткани. Бранхиальные пластинки длинные и широкие, их толщина достигает 1,5 см. Дентиновые бугорки гексагональные, иногда слегка вытянутые, мелкие (в среднем 0,3 мм), на их боковых краях заметны редкие зубчики.

Распространение. Ленинградская обл. России и Эстония; арукюлаский горизонт и его аналог, эйфель, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Tartuosteus maximus Mark-Kurik, 1965

Рис. 100, 101

Tartuosteus maximus: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 118–129, рис. 56–75, табл. XXI, фиг. 2, табл. XXII, XXIII, фиг. 1–2, табл. XXIV, фиг. 1–3; Tarlo, 1965, p. 90–93, text-fig. 27; Mark-Kurik, 1968, p. 409–412, fig. 1–3.

Голотип – GI, Pi 138, коллекция Э. Марк и В. Паульманн, 1954, левая бранхиальная пластинка; обнажение Каркси восточнее г. Абья, Эстония;

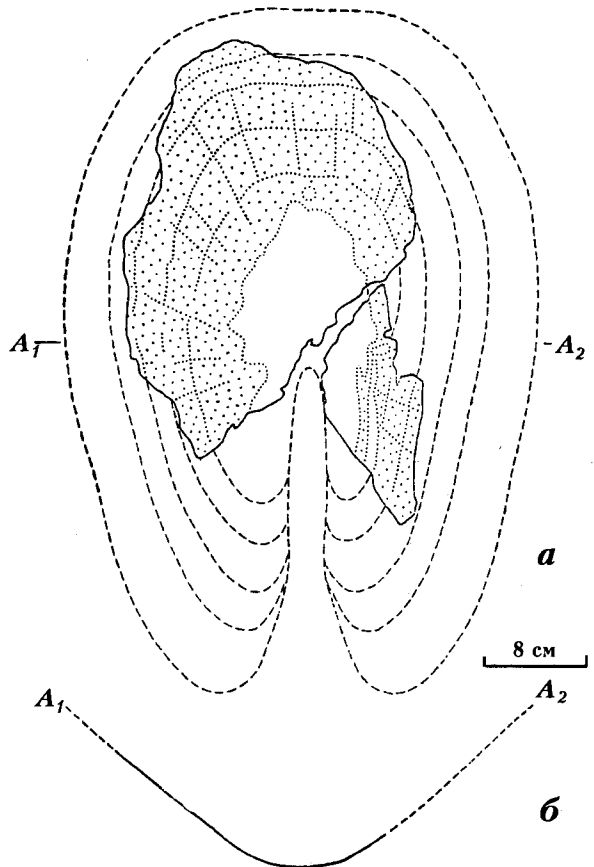


Рис. 101. *Tartuosteus maximus* Mark-Kurik, 1965. Голотип – GI, Pi 139. Местонахождение обн. Каркси восточнее г. Абья, Эстония; буртниецкий горизонт, живет, средний девон. Вентральная пластинка: *a* – вид в плане; *б* – линия, показывающая форму поперечного изгиба пластинки [Обручев, Марк-Курик, 1965]
A₁–A₂ – положение поперечного сечения

буртниецкий горизонт, живет, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Хранится в Институте геологии Таллинского технического университета, Эстония. Местонахождения, кроме типового: Хярма на р. Ыхне, Эстония; геологический возраст тот же, что у типового местонахождения.

Диагноз. Дорсальная пластинка почти круглая ($l : w = 0,8$), без тессер. Вентральная пластинка сильно выпуклая, ее боковые скаты образуют с уплощенным дном угол в 32–52°. Задняя вырезка доходит почти до центра роста вентральной пластинки, может полностью зарастать. Бранхиальные пластинки треугольные, их латеральный и задний края почти прямые, образуют угол около 45°, ширина пластинок (может достигать 57 см), превышает их длину приблизительно в 1,5 раза. Корнуальные пластинки приблизительно трапецевидные, асимметричные. Дентиновые бугорки (0,3–0,5 мм) обычно четырех-шестиугольные, но могут быть ромбическими, удлинненными, веерообразными, на боковых краях имеют короткие частые зубчики, образуют плотный “паркет”.

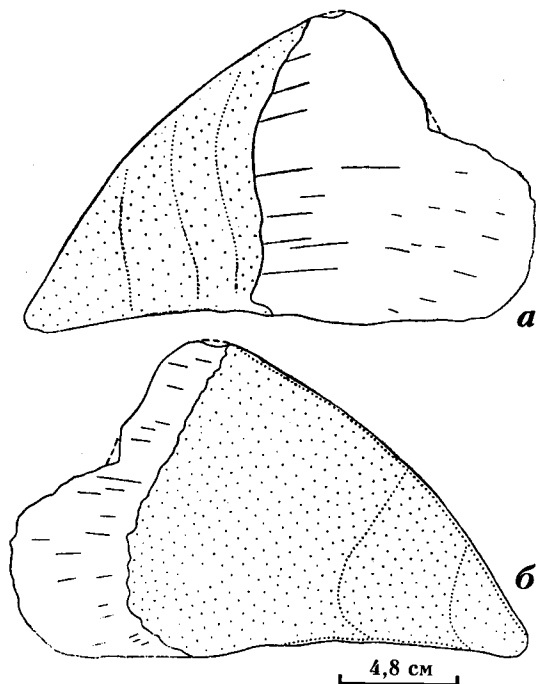


Рис. 102. *Tartuosteus (?) luhai* Mark-Kurik, 1965. Голотип – GI, Pi 137. Местонахождение обн. Хааслава на руч. Мыра (приток р. Эмайыги), Эстония; арукюла-ский горизонт, эйфель, средний девон. Левая бранхиальная пластинка: *a* – дорсальная сторона; *b* – вен-тральная [Обручев, Марк-Курик, 1965]

Распространение. Эстония; буртниецкий го-ризонт, живет, средний девон.

Tartuosteus (?) luhai Mark-Kurik, 1965

Рис. 102

Tartuosteus (?) luhai: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 129–131, рис. 76–77, табл. XXIII, фиг. 3, табл. XXIV, фиг. 4.

Tartuosteus luhai: Tarlo, 1965, p. 89–90, text-fig. 26.

Голотип – GI, Pi 137, коллекция В. Пауля, 1943, левая бранхиальная пластинка; обн. Хааслава на руч. Мыра (приток р. Эмайыги), Эстония; арукюла-ский горизонт, эйфель, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Хранится в Институте геологии Таллинского технического университета, Эстония. Местонахождения: типовое и Тамме на оз. Выртсьярв, Эстония; геологический возраст тот же, что в типовом местонахождении.

Диагноз. Дорсальная пластинка почти плоская, ее ширина могла превосходить 30 см, несет тессеры. Бранхиальные пластинки короткие и широкие (ширина почти в 1,5 раза превышает длину), лате-ральный край выпуклый, задний – почти прямой или слабо вогнутый, наружный угол около 45°. Дентиновые бугорки мелкие (0,2–0,3 мм) асиммет-ричные, иногда круглые, часто сливаются в корот-кие гребешки, образующие ряды, боковые зубчики бугорков мелкие, отчетливые.

Распространение. Эстония; арукюла-ский гори-зонт, эйфель, средний девон.

Замечание. Вид известен по бранхиальной пла-стинке и фрагменту дорсальной. Этих данных не-достаточно для решения вопроса о родовой при-надлежности *T. (?) luhai*. Как отмечалось ранее [Об-ручев, Марк-Курик, 1965, с. 111], тессеры на дор-сальной пластинке *T. (?) luhai* напоминают тессеры *Psammolepis*.

Tartuosteus (?) ornatus (Rohon, 1899)

Рис. 103

Psammosteus ornatus: Rohon, 1899, p. 15–16, fig. 6; Обручев, 1958, с. 48.

Tartuosteus (?) ornatus: Обручев, 1961, с. 110–111, рис. 4; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 132–133, рис. 78, табл. ХСII, фиг. 1.

Rohonosteus ornatus: Tarlo, 1965, p. 143–144, text-fig. 47A.

? *Rohonosteus complicatus*: Tarlo, 1965, p. 144.

Голотип – ПИН, № 220/818, коллекция Ф.Н. Чернышева, 1890, правая бранхиальная пластинка; местонахождение на р. Цильма, Архангельская обл., Россия; нижнефранский подъярус, верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Голотип.

Диагноз. Бранхиальная пластинка треугольная, отношение ее ширины к длине 1,5; латеральный край выпуклый, задний – слабо вогнутый. Денти-новые бугорки ромбической формы, на боковом скате несут ребрышки, оканчивающиеся короткими краевыми зубчиками, дентиновые бугорки образу-ют правильные диагональные ряды.

Распространение. Вид известен из типового местонахождения.

Замечание. Включение вида *T. (?) ornatus* в со-став рода *Tartuosteus* основано на том, что форма и пропорции бранхиальной пластинки *T. (?) ornatus* соответствуют форме и пропорциям этих пласти-нок у других видов *Tartuosteus* [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Род *Pycnosteus* Preobrazhensky, 1911

Psammosteus: Woodward, 1895, p. 39; Преобра-женский, 1911, с. 27–28 (pars).

Ganosteus: Rohon, 1901, S. 12–13 (pars).

Pycnosteus: Преображенский, 1911, с. 21–27; Обручев, 1964, с. 72; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 133–135; Tarlo, 1965, p. 68–69.

Типовой вид – *Pycnosteus palaeformis* Preobra-zhensky, 1911.

Диагноз. Дорсальная пластинка округлой формы, плоская, без тессер. Вентральная пластинка удли-ненная, узкая, имеет глубокую заднюю вырезку, прикрытую тессерами. Боковые и передний края вентральной пластинки круто поднимаются вверх. Бранхиальные пластинки длинные и широкие. Ден-тиновые бугорки высокие округлые, угловатые или

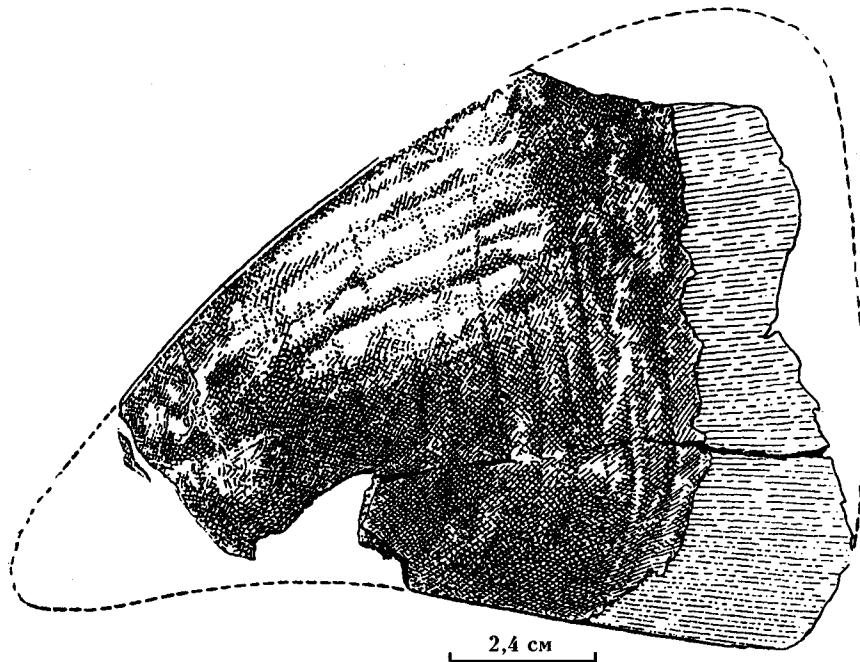


Рис. 103. *Tartuosteus (?) ornatus* (Rohon, 1899). Голотип – ПИН, № 220/818. Местонахождение на р. Цильма, Архангельская обл., Россия; нижнефранский подъярус, верхний девон. Бранхиальная пластинка [Обручев, Марк-Курик, 1965]

удлиненные, несут хорошо выраженные ребрышки, оканчивающиеся зубчиками или разветвляющиеся. Бугорки могут сливаться в гребешки.

Видовой состав. *P. palaeformis* Preobrazhensky, 1911; *P. pauli* Mark, 1956; *P. tuberculatus* (Rohon, 1901); *P. nathorsti* Obruchev, 1965; ? *P. obruchevi* Tarlo, 1964.

Распространение. Ленинградская и Псковская области России, Эстония, Латвия, Норвегия (о. Шпицберген); живетский ярус среднего девона.

Замечания. 1) Вид *P. nathorsti* известен из живета Шпицбергена [Обручев, 1965; Tarlo, 1965].

2) Вид *P. obruchevi* выделен [Tarlo, 1964] по небольшому фрагменту пластинки (дорсальной?), дающей представление только об орнаменте. Хотя последний сходен с характерным для *Pycnosteus*, имеющих сведения недостаточно для уверенного признания валидности вида и его включения в состав *Pycnosteus*.

Pycnosteus palaeformis Preobrazhensky, 1911

Рис. 104

Psammosteus arenatus: Woodward, 1895, p. 39.

Psammosteus imperfectus: Преображенский, 1911, с. 27–28, табл. I, фиг. 6.

Pycnosteus palaeformis: Преображенский, 1911, с. 21–27, табл. I, фиг. 1–5; Обручев, 1931, с. 94; Gross, 1933a, S. 13 (pars); Обручев, 1940, с. 768, рис. 3; 1947b, с. 196, табл. I, фиг. 4; Марк, 1956, с. 76–77, рис. 16, 26, 3а, табл. I, фиг. 1, табл. II, фиг. 1; 1961, с. 33, рис. 3а; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 135–138, рис. 79–81, табл. XXV, фиг. 1–3, табл. XXVI, фиг. 1, 2; Tarlo, 1965, p. 69–71, text-fig. 16, pl. XVIII, fig. 2.

Schizosteus (?) imperfectus: Обручев, 1940, с. 767.

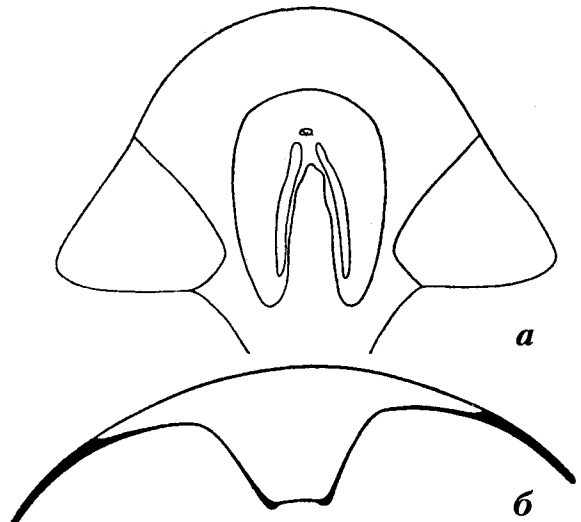


Рис. 104. *Pycnosteus palaeformis* Preobrazhensky, 1911. Реконструкция: а – вентральная сторона; б – поперечное сечение через туловище (по [Обручев, Марк-Курик, 1965])

Pycnosteus imperfectus: Марк, 1956, с. 74–76, рис. 1а, 2а.

Голотип – GI, Pi 102, колл. Х. Асмусса, 1842, вентральная пластинка (оригинал И.А. Преображенского, 1911, табл. I, фиг. 1–5); местонахождение Арукюла около Тарту, Эстония; арукюлааский горизонт, эйфель, средний девон.

Материал. Фрагмент бранхиальной пластинки, на дорсальной стороне хорошо видна скульптура (дентинные бугорки) ПИН, № 220/575, местонахождение у с. Новопетровское, р. Оредеж, Ленинградская область, Россия; аналог арукюлааского горизонта, эйфель, средний девон.

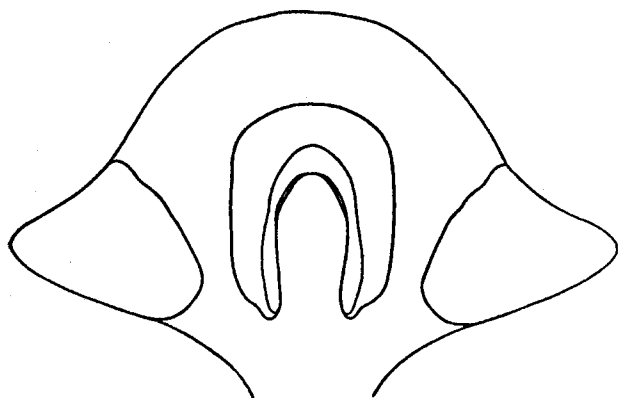


Рис. 105. *Pycnosteus pauli* Mark, 1956. Реконструкция вентральной стороны (по [Обручев, Марк-Курик, 1965])

Диагноз. Вентральная пластинка с круто поднимающимися передним и боковыми краями (ее форма не ясна), задняя вырезка продолжается на большую часть длины вентральной пластинки. Бранхиальные пластинки широкие ($l : w = 0,9$), их боковой и задний края образуют слабо выпуклую линию. Поверхность, несущая скульптуру, на дорсальной стороне бранхиальных пластинок шире, чем поверхность без скульптуры. Дентиновые бугорки на вентральной и бранхиальных пластинках высокие, с тупой верхушкой, в плане звездчатые, несут отчетливые боковые ребрышки, доходящие до верхушки бугорка, зубчики простые. Бугорки плотно примыкают один к другому, на коньковых чешуях сливаются в короткие гребешки.

Распространение. Местонахождения вблизи Тарту (Арукюла, Тяхтвере), Мууга, Калласте и др., Эстония; арукюлацкий горизонт (главным образом, его нижняя часть), эйфель; местонахождения на рр. Луга, Оредеж, Лемовжа, Ленинградская область, Россия, возраст тот же [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Pycnosteus pauli Mark, 1956

Рис. 105

Pycnosteus pauli: Марк, 1956, с. 82–85, рис. 1в, 7–9, табл. II, фиг. 4, 5, табл. III, фиг. 4; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 138–140, рис. 82, 83, табл. XXVII, фиг. 1–3; Tarlo, 1965, p. 71–73, text-fig. 17.

Голотип – GI, Pi 105, колл. В. Пауля, 1937, левая половина вентральной пластинки; местонахождение вблизи Тамме на берегу оз. Виртсьярв, Эстония; арукюлацкий горизонт, эйфель, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Фрагмент средней пластинки, орнаментированный дентиновыми бугорками ПИН, № 220/473, местонахождение на р. Лемовжа, Ленинградская область, Россия; арукюлацкий горизонт, эйфель, средний девон.

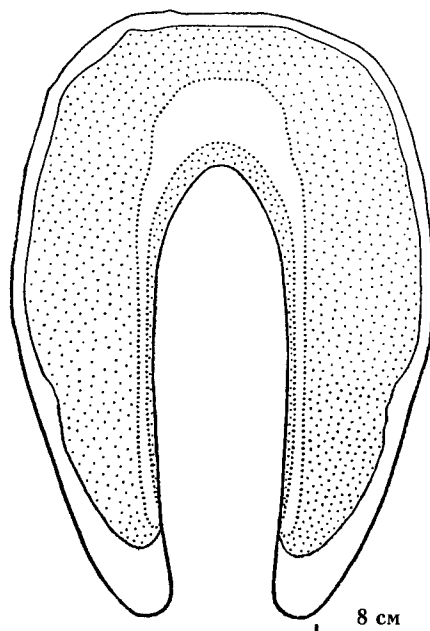


Рис. 106. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon, 1901). Реконструкция вентральной пластинки [Обручев, Марк-Курик, 1965]

Диагноз. Вентральная пластинка имеет очень крупную, широкую заднюю выемку [Обручев, Марк-Курик, 1965]. На нижней стороне пластинки развита массивная губчатая ткань. Бранхиальные пластинки треугольные, очень широкие у основания и быстро сужающиеся к вершине, их латеральный край слабо вогнут, задний – слегка выпуклый. На вентральной стороне бранхиальных пластинок, около внутреннего края, есть крупные многоугольные тессеры. Дентиновые бугорки, в основном, имеют уплощенную верхушку, боковые ребрышки отчетливые, отходят от верхушки, ближе к краю разветвляются (обычно раздваиваются).

Распространение. Эстония и Ленинградская область России; арукюлацкий горизонт (главным образом, верхняя часть) и его аналог, эйфель, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Pycnosteus tuberculatus (Rohon, 1901)

Рис. 106, 107

Ganosteus tuberculatus: Rohon, 1901, p. 12–13, pl. I, fig. 2, pl. 2, fig. 23.

Pycnosteus palaeformis: Gross, 1933a, S. 13 (pars), Taf. II.

Pycnosteus tuberculatus: Обручев, 19476, с. 196, табл. I, фиг. 6; Марк, 1956, с. 77–81, табл. I, фиг. 2–6, табл. II, фиг. 2–3, табл. III, фиг. 1–3; Mark, 1961, p. 34, fig. 38; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 140–148, рис. 84–95, табл. XXVI, фиг. 3, табл. XXVIII, фиг. 1–3, табл. XXIX, фиг. 1–2, табл. XXX, фиг. 1–4; Новицкая, 1965, с. 262–263, рис. 204, 205; Tarlo, 1965, p. 73–75, text-fig. 18; Mark-Kurik, 1968, p. 412–414, fig. 4–6.

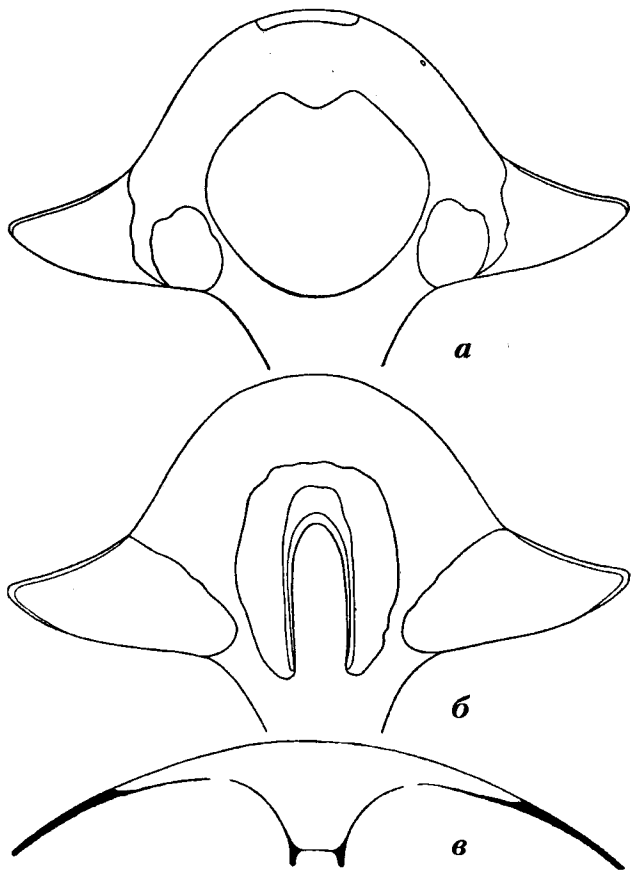


Рис. 107. *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon, 1901). Реконструкция: а – с дорсальной стороны; б – с вентральной; в – поперечное сечение через туловище на уровне дистальных концов бранхиальных пластинок [Обручев, Марк-Курик, 1965]

Pycnosteus cf. *tuberculatus*: Марк, 1956, с. 81, рис. 5б, в.

Неотип – ПИН, № 2442/4, бранхиальная пластинка; местонахождение на восточном берегу оз. Буртниеки, Латвия; буртниецкий горизонт, живет, средний девон. Неотип выделен Д.В. Обручевым и Э.Ю. Марк-Курик [1965, с. 140, табл. XXVI, фиг. 3] и одновременно Л. Тарло [Tarlo, 1965, р. 73] по одному и тому же экземпляру из коллекции Парро ([Parrot, 1836, pl. III, fig. 4], по Tarlo; у Обручева и Марк-Курик указана табл. II, фиг. 4).

Материал. Неотип. Кроме того, фрагменты бранхиальных пластинок с хорошо сохранившейся скульптурой, колл. ПИН, № 2443, местонахождение Буртниеки, Латвия; буртниецкий горизонт, живет, средний девон.

Диагноз. Дорсальная пластинка очень широкая, почти круглая. Вентральная пластинка имеет длинную, равномерно широкую заднюю вырезку. Длина вырезки составляет около 3/4 длины пластинки, края вырезки окаймлены выступающими гребнями. Бранхиальные пластинки короткие и широкие с вогнутым латеральным и выпуклым задним краем. Дентиновые бугорки имеют на боковых скатах

длинные ребрышки, дихотомирующие два-три раза. На бранхиальных пластинках бугорки сливаются в короткие гребешки. На коньковых чешуях дентиновые бугорки имеют в плане вид коротких веточек с бифуркирующими боковыми ребрышками; иногда бугорки в форме вытянутых в длину узких ромбов с зазубренными краями.

Распространение. Латвия, Эстония, а также Псковская область, Россия; буртниецкий горизонт живетского яруса, средний девон.

Род *Ganosteus* Rohon, 1901

Psammosteus: Woodward, 1891, p. 127 (pars).

Ganosteus: Rohon, 1901, S. 12; Gross, 1933a, S. 17; Обручев, 1964, с. 72–73; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 148–149; Tarlo, 1965, p. 79.

Pycnosteus: Gross, 1930, S. 13 (pars).

Типовой вид – *Ganosteus stellatus* Rohon, 1901.

Диагноз. Дорсальная и вентральная пластинки широкие, округлые, без тессер. Передняя вырезка дорсальной пластинки неглубокая. Задняя вырезка вентральной пластинки умеренно широкая, достигает приблизительно половины длины пластинки. Бранхиальные пластинки относительно длинные и широкие. Корнуальные пластинки субквадратной формы с центром роста на латеральном крае. Дентиновые бугорки крупные, звездчатой формы, не образуют "паркет", разделены промежутками, иногда превышающими площадь основания бугорка. Ребрышки на боковых стенках бугорков ветвятся. Между основаниями крупных бугорков располагаются мелкие бугорки звездчатой формы.

Видовой состав. *G. artus* Mark-Kurik, 1965; *G. stellatus* Rohon, 1901; ? *G. obtusus* Mark-Kurik, 1965.

Распространение. Эстония; аракюлаский горизонт, эйфель, средний девон. Эстония, Латвия, Псковская обл. России; буртниецкий горизонт и его аналог, живет, средний девон. Ленинградская область, Россия; аналоги гауйского горизонта и низов аматского, живет, средний девон [Mark-Kurik, 1968; Kleesment, Mark-Kurik, 1997].

Замечания. 1. Вид *Ganosteus obtusus* выделен по фрагменту бранхиальной пластинки, являющемуся голотипом и единственным экземпляром [Tarlo, 1965, p. 84–85, со ссылкой на Mark-Kurik, 1965]. Известный материал недостаточен для решения вопроса о самостоятельности вида.

2. В сводной региональной стратиграфической схеме девонских отложений Русской платформы (Решение межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы: МСК, 1990) гауйский и аматский горизонты включены в состав франского яруса верхнего девона. В более поздней схеме по девону Эстонии [Kleesment, Mark-Kurik, 1997, Tab. 10] гауйский горизонт и, по крайней мере, нижняя половина аматского, отнесены к живетскому ярусу (средний девон).

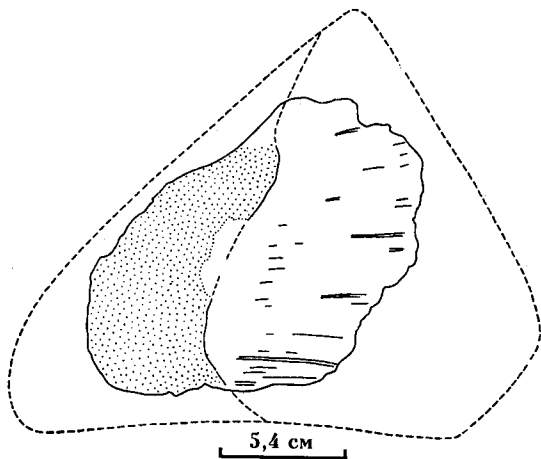


Рис. 108. *Ganosteus artus* Mark-Kurik, 1965. Голо-тип – GI, Pi 129. Местонахождение обн. Тамме, оз. Выртсьярв, Эстония; арукюлаский горизонт, эйфель, средний девон. Левая бронхиальная пластинка [Обручев, Марк-Курик, 1965]

Ganosteus artus Mark-Kurik, 1965

Рис. 108

Ganosteus artus: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 149–152, рис. 98–104, табл. XXXI, фиг. 1–4; Tarlo, 1965, p. 82–83, text-fig. 22.

Голотип – GI, Pi 129, коллекция В. Пауля, левая бронхиальная пластинка; Тамме на оз. Выртсьярв, Эстония; арукюлаский горизонт, эйфель, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Находится в Институте геологии Таллинского технического университета, Эстония.

Диагноз. Бронхиальные пластинки широкие, эврибазальные. (Другие пластинки известны недостаточно для того, чтобы их охарактеризовать). Дентиновые бугорки высокие, конусовидные, ребрышки на их боковых скатах длинные, тонкие, разветвляются на две или три ветви. Плотность в расположении мелких дентиновых бугорков между основаниями крупных варьирует, но, в среднем, сравнительно невелика.

Распространение. Эстония; арукюлаский горизонт эйфельского яруса, средний девон.

Ganosteus stellatus Rohon, 1901

Рис. 109, 110, 111

Ganosteus stellatus: Rohon, 1901, S. 12, 13, 21, Taf. I, Fig. 7–8, Taf. II, Fig. 23; Обручев, 1947б, с. 196, табл. 50, фиг. 5; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 152–162, рис. 105–120, табл. XXXII, фиг. 1–2, табл. XXXIII, фиг. 1–6, табл. XXXIV, фиг. 1–2, табл. XXXV, фиг. 1–2; Новицкая, 1965, с. 263–265, рис. 206–208; Tarlo, 1965, p. 79–82, text-fig. 21, 46B, pl. XIX, fig. 8.

Ganosteus tuberculatus: Gross, 1933a, S. 17, Taf. I, Fig. 4, 5, 7; Mark-Kurik, 1968, p. 414, text-fig. 7.

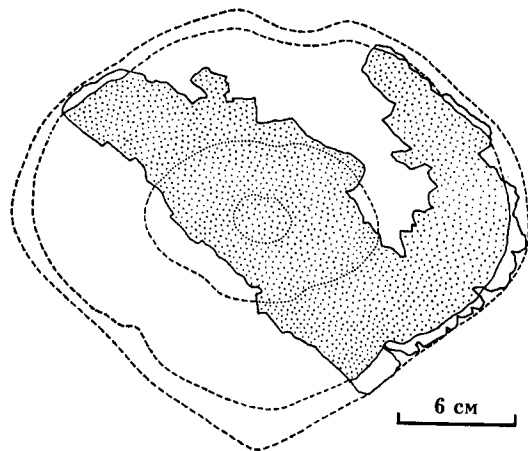


Рис. 109. *Ganosteus stellatus* Rohon, 1901. Экз. – GI, Pi 713. Местонахождение Каркси, Эстония; буртниецкий горизонт, живет, средний девон. Дорсальная пластинка сверху [Обручев, Марк-Курик, 1965]

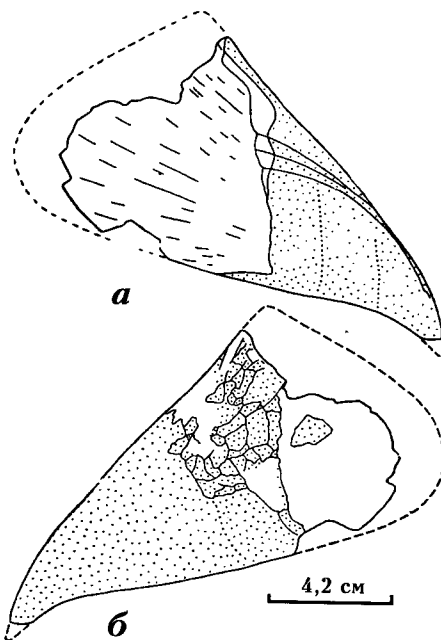


Рис. 110. *Ganosteus stellatus* Rohon, 1901. Экз. – GI, Pi 224. Местонахождение Рамниeki на р. Гауя, Латвия; буртниецкий горизонт, живет, средний девон. Бронхиальная пластинка: а – дорсальная сторона; б – вентральная [Обручев, Марк-Курик, 1965]

Лектотип – ПИН, № 220/506, фрагмент дорсальной (?) пластинки; местонахождение на р. Еглина у мельницы Теппо, Псковская область, Россия; аналог буртниецкого горизонта, живет, средний девон. Лектотип выделен Д.В. Обручевым и Э.Ю. Марк-Куриком, 1965, с. 153.

Материал. Лектотип. Кроме того, бронхиальные пластинки ПИН, № 1491/8, 1491/30 и коньковые чешуи, колл. № 1491, местонахождение Леей (Lijeji) на р. Абава, Латвия; буртниецкий горизонт, живет, средний девон. Бронхиальная пластинка (край с

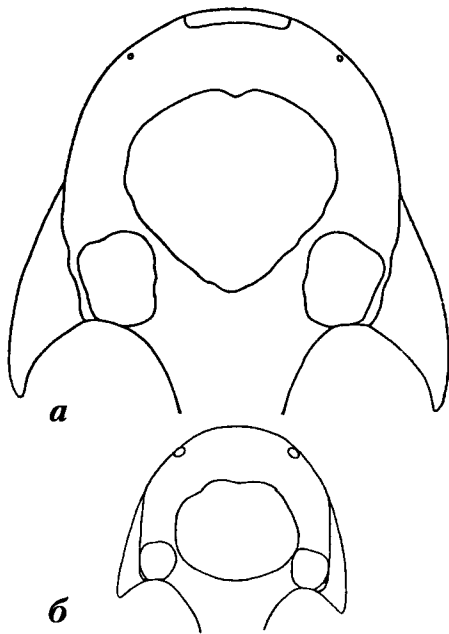


Рис. 111. *Ganosteus stellatus* Rohon, 1901. Реконструкция: а – взрослая особь с дорсальной стороны; б – молодая особь [Обручев, Марк-Курик, 1965]

вторичными дентиновыми бугорками) ПИН, № 220/507, местонахождение Прикисина мельница на р. Еглина, Псковская область, Россия; аналог буртниецкого горизонта, живетский ярус, средний девон.

Диагноз. Дорсальная пластинка сердцевидной формы ($l : w = 0,9$), центр роста почти в ее середине. Вентральная пластинка овальная, задняя вырезка широкая, покрыта тессерами, доходит почти до центра роста пластинки или полностью зарастает. На дорсальной и вентральной пластинках тессер нет. Бранхиальные пластинки довольно широкие, с длинным основанием, латеральный край выпуклый, задний – вогнутый. Корнуальные пластинки неправильной формы. Дентиновые бугорки очень крупные, высокие, звездчатой формы, латеральные ребрышки на их скатах дихотомируют. Между крупными дентиновыми бугорками рассеяны мелкие звездчатые, менее сложные бугорки. На вертикальных шлифах нередко видны генерации онтогенетически более ранних, погруженных, бугорков.

Распространение. Эстония; верхи арукюласко-го горизонта, эйфель, средний девон; Псковская область России, Эстония, Латвия; буртниецкий горизонт и его аналоги, живет; Латвия, Ленинградская область России; гауйский и аматский горизонты и их аналоги, живет, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965; Kleesment, Mark-Kurik, 1997].

Замечание. Выделяя лектотип, Д.В. Обручев и Э.Ю. Марк-Курик [1965, с. 153] отметили, что этот экземпляр становится неотипом, если будет установлено, что оригинал И. Рогона [Rohon, 1901, pl. I, fig. 7–8] окончательно утерян. Экземпляр, предложенный Обручевым и Марк-Куриком в качестве лек-

тотипа (ПИН, № 220/506), обозначен в монографии Л. Тарло [Tarlo, 1965, p. 80] как неотип.

Семейство Psammolepididae Tarlo, 1962

Типовой род – *Psammolepis* Agassiz, 1845.

Диагноз. Дорсальная пластинка широкая, передний край вогнут, задний – закруглен, образует небольшой короткий медиальный угол, пластинка покрыта поверхностными чешуеобразными тессерами концентрического (циклomorального) типа роста. Обычно имеется площадка без тессер. Вентральная пластинка без вырезки сзади, в передней части имеет следы концентрического роста, в задней части несет поверхностные чешуеобразные тессеры, у поздних видов тессеры покрывают всю поверхность пластинки. Бранхиальные пластинки длинные и широкие, их свободная часть загибается вниз. Ро-стральная пластинка короткая и широкая, несет тессеры. Посторбитальные пластинки широкие, длина их латерального края приблизительно равна длине латерального края бранхиальных пластинок. Дентиновые бугорки мелкие, их форма варьирует, имеют короткие зубчики, образуют "паркет".

Состав. Типовой род.

Род *Psammolepis* Agassiz, 1845

Placosteus: Agassiz, 1844, p. XXXIII (nom.nud.) (pars).

Psammosteus: Agassiz, 1844, p. XXXIII (pars).

Psammolepis: Agassiz, 1845b, p. 406; Gross, 1933, S. 5; Обручев, 1964, с. 73; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 162–164; Tarlo, 1965, p. 96.

Типовой вид – *Psammolepis paradoxa* Agassiz, 1845.

Диагноз. Задняя вырезка, по-видимому, сохраняется на заднем крае центрального поля вентральной пластинки [Обручев, 1964]. В остальном см. диагноз семейства.

Видовой состав. *P. toriensis* (Mark-Kurik, 1965); *P. proia* Mark-Kurik, 1965; *P. abavica* Mark-Kurik, 1965; *P. paradoxa* Agassiz, 1845; *P. alata* Mark-Kurik, 1965; *P. heteraster* Gross, 1930; *P. venyukovi* Obruchev, 1965; *P. undulata* (Agassiz, 1844). (См. замечание).

Распространение. Европейская часть России, Эстония, Латвия, Литва; эйфельский-живетский ярусы среднего девона, (?) франский ярус верхнего девона. Средний девон Шотландии. Проблематичные остатки, отнесенные к *Psammolepis*, известны из среднего девона Дании (Гренландии) и Ирландии, а также верхнего девона Канады [Tarlo, 1965].

Замечание. В монографии Л. Тарло [Tarlo, 1965] дает диагноз и краткое описание вида *Psammolepis aerata* Obruchev, 1965, из франского яруса верхнего девона С.-З. России, ссылаясь на находившуюся в печати работу Д.В. Обручева "Psammosteids of the...", имея в виду совместную монографию Д.В. Обручева и Э.Ю. Марк-Курик [1965]. Однако в ней

отсутствует описание *P. aerata*. Кроме того, в той же монографии Тарло даны диагнозы и краткие описания видов *P. arctica* (Kjaer, 1915) из верхнего девона (франа) Арктической Канады и *P. groenlandica* Tarlo, 1964 из среднего девона (живета) Гренландии. Диагнозы обоих видов содержат сведения только о фрагментах скульптуры, что делает сомнительной возможность идентификации названных видов. Также сомнительна принадлежность к *Psammolepis* вида ?*P. granulata* (McCoу, 1884), известного по фрагменту пластинки неясного положения, найденной и хранящейся в Ирландии.

Psammolepis toriensis (Mark-Kurik, 1965)

Schizosteus toriensis: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 85–86, рис. 24, табл. VI, фиг. 9, табл. VII, фиг. 1–3, табл. VIII, фиг. 1–3, табл. IX, фиг. 1; Tarlo, 1965, p. 59–60, text-fig. 12A.

Psammolepis toriensis: Mark-Kurik, 1968, p. 417–418, text-fig. 8.

Голотип – GI, Pi 389, правая бронхиальная пластинка; местонахождение Тори на лев. бер. р. Пярну, Эстония; пярнуский горизонт, эйфель, средний девон.

Материал. Хранится в Институте геологии Таллинского технического университета, Эстония. Представлен фрагментами бронхиальных и дорсальной пластинок.

Диагноз. Дорсальная пластинка покрыта тессерами, отсутствующими в области ее центра роста. Тессеры многоугольные, неправильной формы или ромбовидные. Бронхиальные пластинки имеют очень узкий и толстый (около 9 мм) свободный край. Дентиновые бугорки различных размеров, неправильной формы или полигональные, иногда почти круглые, уплощенные, с очень короткими зубринами, тесно соприкасаются, образуя "паркет".

Распространение. Эстония и Литва (скв. Крененава, гл. между 383,5–383,6 м); пярнуский горизонт, эйфель, средний девон.

Замечание. В статье Э.Ю. Марк-Курик [Mark-Kurik, 1968] нет данных о голотипе *P. toriensis*. В качестве такового нами рассматривается голотип *Schizosteus toriensis* (см. [Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 85]).

Psammolepis proia Mark-Kurik, 1965

Рис. 112, 113

Psammolepis paradoxa: Быстров, 1955, рис. 26–29, 33–34.

Tartuosteus giganteus: Обручев, 1961, с. 108, 109, рис. 1а, 3 (pars).

Psammolepis proia: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 164–169, рис. 121–127, табл. XXXVI, фиг. 1, 2, табл. XXXVII, фиг. 1–3; Tarlo, 1965, p. 106–107, text-fig. 33.

Голотип – GI, Pi 148, коллекция В. Пауля, 1936, неполная вентральная пластинка; местонахождение

Тамме на берегу оз. Виртсъярв, Эстония; арукюла-ский горизонт, эйфель, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Хранится в Институте геологии Таллинского технического университета. Кроме типового местонахождения: Арукюла вблизи г. Тарту и Калласте на Чудском оз., Эстония.

Диагноз. Дорсальная пластинка округло-трапециевидная, расширяется каудально, ее передний край спрямлен, область без тессер занимает не меньше трети ее поверхности. Вентральная пластинка несет тессеры, отсутствующие в области центра роста. Тессеры многоугольные, асимметричные, вытянуты поперечно. Бронхиальные пластинки длинные и широкие, их латеральный край полого выпуклый (иногда слегка вогнутый), задний – спрямлен или слабо вогнут. Корнуальные пластинки округлые с извилистыми передним и боковыми краями, длина пластинок немного превышает их ширину. Дентиновые бугорки (24–26 на 1 см) круглые или асимметричные, высокие, несут редкие короткие зубчики, на вентральной пластинке расположены неплотно.

Распространение. Эстония; арукюла-ский горизонт, эйфель, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Psammolepis abavica Mark-Kurik, 1965

Psammolepis abavica: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 169–173, рис. 128–134, табл. XXXVIII, фиг. 1–3, табл. XXXIX, фиг. 1–2.

Голотип – GI, Pi 168, передняя часть левой бронхиальной пластинки; местонахождение на лев. бер. р. Абава, против хутора Леей, Латвия; абавский подгоризонт буртниецкого горизонта, живет, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. В основном, хранится в Институте геологии Таллинского технического университета, Эстония.

Диагноз. Дорсальная и вентральная пластинки массивные, около центра роста без тессер. Тессеры ромбические или неправильно многоугольные. Бронхиальная пластинка массивная, эврибазальная, свободная часть узкая (основание укладывается в ее длине около 2,5 раз). Дентиновые бугорки (17–36 на 1 см) многоугольные или веерообразные.

Распространение. Латвия; верхи буртниецкого горизонта, живет, средний девон.

Psammolepis paradoxa (Agassiz, 1844)

Рис. 114, 115

Psammosteus paradoxus: Agassiz, 1844, p. 104, pl. B, fig. 5–6, pl. 27, fig. 2–4, Gross, 1930, S. 5–14, Taf. I, Fig. 3–9A, 9C–11, Taf. II, Fig. 1–2, 8.

Psammosteus arenatus: Agassiz, 1845, p. 404.

Psammolepis paradoxa: Agassiz, 1845, p. 406, 407, pl. II, fig. 9; Gross, 1933a, S. 5–8, Abb. 1A, B, C (?), 2A, Taf. II, Fig. 8–10, 17, 18, 27, 28; 1935, S. 12–

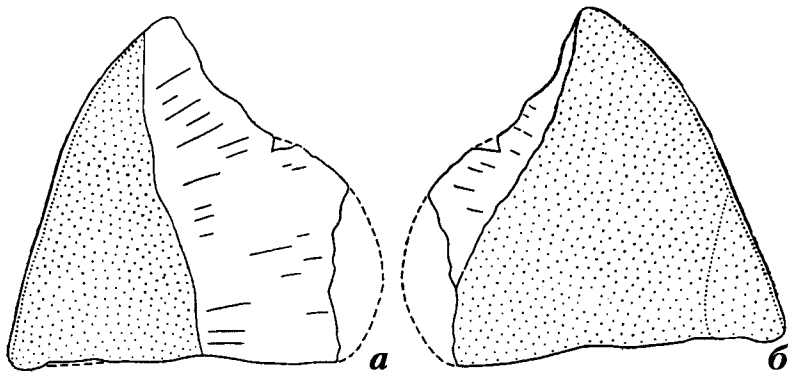


Рис. 112. *Psammolepis proia* Mark-Kurik, 1965. Экз. – GI, Pi 166. Местонахождение Тамме, оз. Выртсъярв, Эстония; арукюлаский горизонт, эйфель, средний девон. Бранхиальная пластинка: *a* – дорсальная сторона; *b* – вентральная [Обручев, Марк-Курик, 1965]

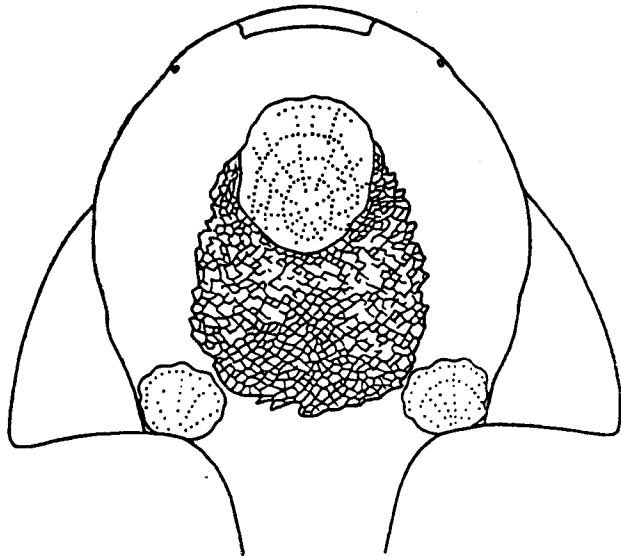


Рис. 113. *Psammolepis proia* Mark-Kurik, 1965. Реконструкция с дорсальной стороны [Обручев, Марк-Курик, 1965]

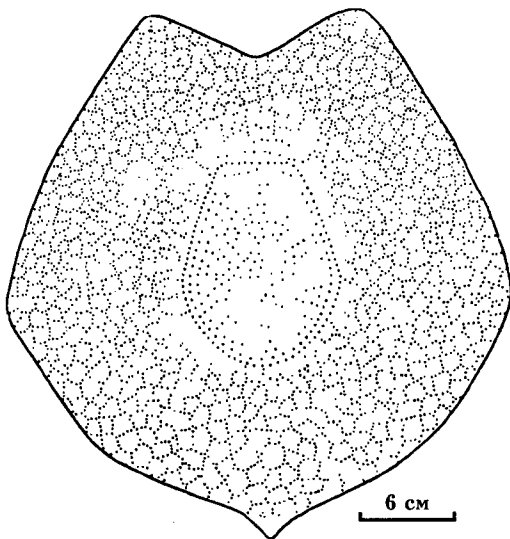


Рис. 114. *Psammolepis paradoxa* (Agassiz, 1845). Схематическое изображение дорсальной пластинки (по [Gross, 1933a], из [Обручев, Марк-Курик, 1965])

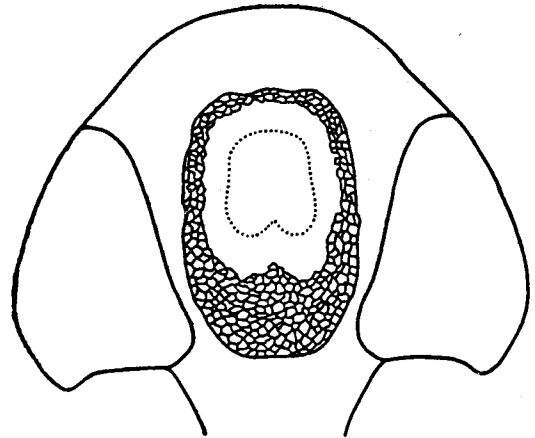


Рис. 115. *Psammolepis paradoxa* (Agassiz, 1845). Реконструкция вентральной стороны [Обручев, Марк-Курик, 1965]

16, Abb. 6, Taf. 2, Fig. 2, 3, 6, Taf. 3, Fig. 1–3, Taf. 4, Fig. 2; Обручев, 1944, с. 147–149, рис. 1, 2; 1947б, с. 196, рис. 55, табл. L, фиг. 1–3; Heintz, 1957, p. 153–162, text-fig. 1A, 2, 3, Pl. 17–19; Stensiö, 1958, fig. 134 A-C; Tarlo, 1961, p. 208, text-fig. 8e; 1965, p. 96–99, text-fig. 29, pl. XVIII, fig. 1; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 173–184, рис. 135–146, табл. XLI, фиг. 1–3, табл. XLII, фиг. 1–4, табл. XLIII, фиг. 1–3, табл. XLIV, фиг. 1–5, табл. XLV, фиг. 1–3, табл. XLVI, фиг. 1–2.

Неотип – MB, № f. 12, вентральная пластинка, оригинал В. Гросса [Gross, 1930, Taf. I, Fig. 3]; p. Гауя, Латвия; гауйский горизонт, живет, средний девон. Неотип выделен одновременно Д.В. Обручевым и Э.Ю. Марк-Курик [1965], а также в монографии Л. Тарло [Tarlo, 1965].

Материал. В основном, хранится в Институте палеонтологии, музее естествоведения Гумбольдтовского университета (Берлин, Германия), кроме того, в Институте геологии Таллинского технического университета (Эстония), в Палеонтологическом музее в Осло (Норвегия), в Санкт-Петербургском государственном горном институте (технический университет). В Палеонтологическом институте РАН в Москве имеются чешуи и фрагменты бранхиальных, вентральной и других пласти-

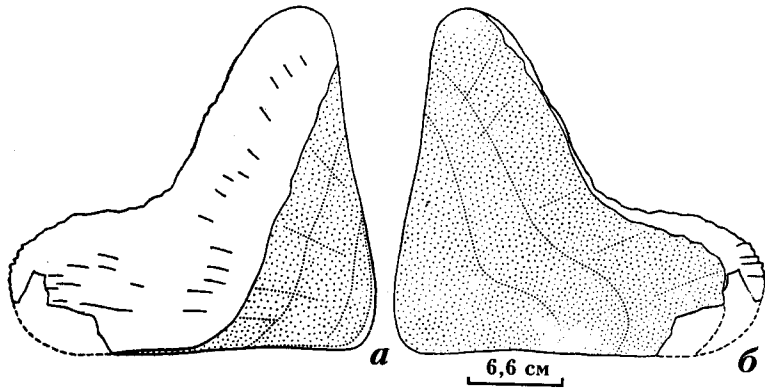


Рис. 116. *Psammolepis alata* Mark-Kurik, 1965. Голотип – GI, Pi 258. Местонахождение обн. между Сигулдой и Инчукалнсом на р. Гауя, Латвия; гауйский горизонт, живет, средний девон. Бранхиальная пластинка: а – дорсальная сторона; б – вентральная [Обручев, Марк-Курик, 1965]

нок; местонахождения на р. Гауя и ее притоках (Брасла, Рауне и др.), Латвия, обн. Йыкси на р. Пиуза, Эстония; гауйский горизонт, живет, средний девон.

Диагноз. Дорсальная пластинка пятиугольной формы ($l : w \sim 1$), ее передний край сужен, несет отчетливую угловидную вырезку, задний край широкий, выпуклый с коротким медиальным выступом. Вентральная пластинка, по-видимому, округло-удлиненная. Обе пластинки покрыты тессерами ромбической формы или асимметричными. Тессеры отсутствуют в области центра роста. Бранхиальные пластинки эврибазальные, умеренно узкие, латеральный край круто закруглен, задний – спрямлен. Дентиновые бугорки округлые, иногда слабо удлиненные, имеют короткие боковые зубчики, плотно соприкасаются.

Распространение. Латвия, Эстония; гауйский горизонт, живет, средний девон.

Psammolepis alata Mark-Kurik, 1965

Рис. 116, 117

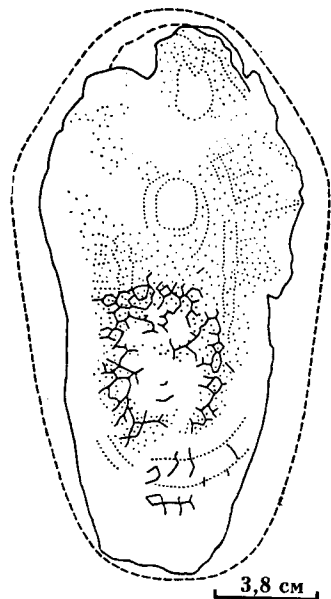


Рис. 117. *Psammolepis alata* Mark-Kurik, 1965. Экз. – GI, Pi 172. Местонахождение Йыкси на р. Пиуза (Эстония); гауйский горизонт, живет, средний девон. Бранхиальная пластинка [Обручев, Марк-Курик, 1965]

Psammolepis alata: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 184–190, рис. 147–153, табл. XLVI, фиг. 3, табл. XLVII, фиг. 1–2, табл. XLVIII, фиг. 1–3, табл. XLIX, фиг. 1–2; Tarlo, 1965, p. 109–111, text-fig. 35.

Голотип – GI, Pi 258, колл. Э.Ю. Марк, 1954, правая бранхиальная пластинка; обн. между Сигулдой и Инчукалнсом на р. Гауя (выше “Чертовой пещеры”), Латвия; гауйский горизонт, живет, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Вентральная и бранхиальная пластинки, колл. ПИН, № 2443; местонахождение Инчукалнс ? на р. Гауя, Латвия; гауйский горизонт, живет, средний девон.

Диагноз. Дорсальная пластинка сужается кпереди, ее передний край спрямлен, по-видимому, пластинка полностью покрыта тессерами. Тессеры мелкие (диаметром 3–7 мм), имеют нечеткие границы. Вентральная пластинка удлиненная, узкая, слабо расширяется кпереди. Бранхиальные пластинки довольно широкие, латеральный и задний края составляют угол, близкий к прямому (около 80°). Дентиновые бугорки (16–25 на 1 см), в основ-

ном, многоугольной формы, иногда округлые, имеют короткие боковые зубчики.

Распространение. Латвия, Эстония, Литва; гауйский горизонт, живет, средний девон.

Замечание. В монографии Л. Тарло [Tarlo, 1965] в качестве автора вида ошибочно указан Д.В. Обручев.

Psammolepis heteraster Gross, 1930

Psammolepis heteraster: Gross, 1930, S. 7, 14, Taf. I, Fig. 2; 1933a, S. 8, Taf. I, Fig. 2; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 190–191, рис. 154, табл. L, фиг. 1, 2.

Голотип – MB, номер не указан, фрагмент бранхиальной пластинки, оригинал В. Гросса [Gross, 1933, Taf. I, Fig. 2]; местонахождение в нижнем течении р. Гауя, Латвия; гауйский горизонт, живет, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Находится в Институте палеонтологии, музее естествознания Гумбольдтовского уни-

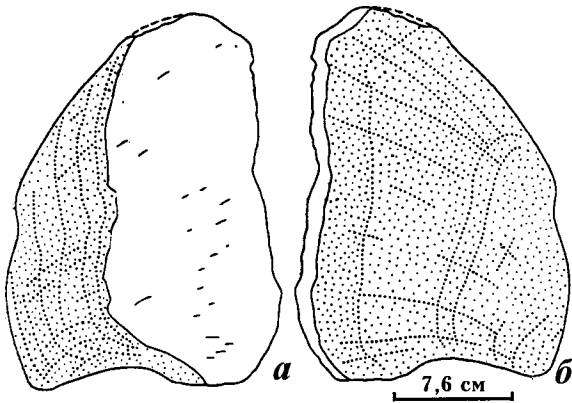


Рис. 118. *Psammolepis venyukovi* Obruchev, 1965. Голотип – GI, Pi 240. Местонахождение Йыкси на р. Пиуза, Эстония; гауйский горизонт, живет, средний девон. Бранхиальная пластинка: а – дорсальная сторона; б – вентральная [Обручев, Марк-Курик, 1965]

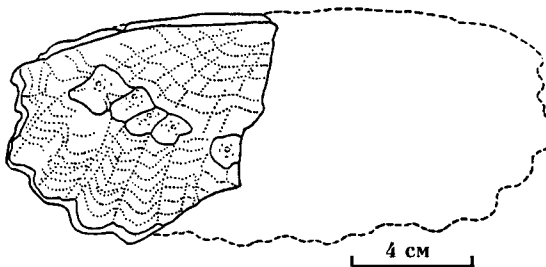


Рис. 119. *Psammolepis venyukovi* Obruchev, 1965. Экз. – GI, Pi 186. Местонахождение Йыкси на р. Пиуза, Эстония; гауйский горизонт, живет, средний девон. Роральная пластинка [Обручев, Марк-Курик, 1965]

верситета (Берлин, Германия) и в Институте геологии Таллинского технического университета (Эстония). Местонахождения: типовое и Йыкси на р. Пиуза, Эстония; гауйский горизонт, живет, средний девон.

Диагноз. Бранхиальная пластинка тонкая, латеральный и задний края спрямлены, угол между ними около 52°. Дентиновые бугорки (18–26 на 1 см) на дорсальной стороне бранхиальной пластинки неправильной формы, уплощенные, с короткими боковыми зубчиками, часто сливаются в валики, валики могут формировать ряды. Дентиновые бугорки или валики расположены довольно плотно. На вентральной стороне пластинки бугорки более высокие, между бугорками обычного размера располагаются мелкие, иногда чередуются ряды обычных и мелких бугорков; бугорки сливаются реже, чем на дорсальной стороне и расположены не так плотно.

Распространение. Латвия, Эстония; гауйский горизонт, живет, средний девон.

Psammolepis venyukovi Obruchev, 1965

Рис. 118, 119, 120, 121

Psammolepis venyukovi: Heintz, 1957, text-fig. 1C; Tarlo, 1961, text-fig. 86; 1965, p. 100–103, text-fig.

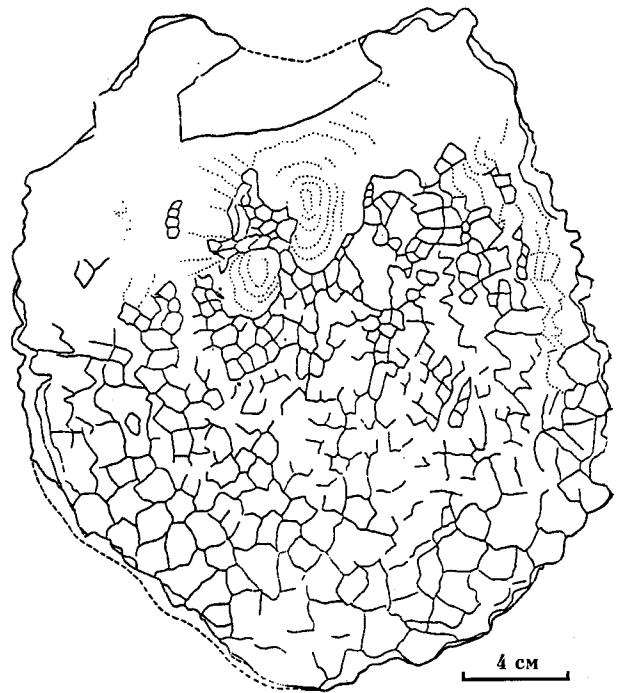


Рис. 120. *Psammolepis venyukovi* Obruchev, 1965. Экз. – GI, Pi 236. Местонахождение Йыкси на р. Пиуза, Эстония; гауйский горизонт, живет, средний девон. Дорсальная пластинка [Обручев, Марк-Курик, 1965]

30, 31; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 191–201, рис. 155–165, табл. LI, фиг. 1–2, табл. LII, фиг. 1–3, табл. LIII, фиг. 1–3, табл. LIV, фиг. 1–2, табл. LV, фиг. 1. *Psammolepis*: Mark, 1958, fig. 29; 1961, fig. 1.

Голотип – GI, Pi 240, колл. Э. Марк и В. Паульманна, 1953, левая бранхиальная пластинка; местонахождение Йыкси на р. Пиуза, Эстония; гауйский горизонт, живет, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Бранхиальная пластинка ПИН, № 220/528, местонахождение Красная Слуда на р. Оредеж, Ленинградская обл., Россия; аналог аматского горизонта, живет (?), средний (?) девон. Фрагмент дорсальной пластинки, вентральная пластинка ПИН, колл. № 220/398, местонахождение и возраст те же.

Диагноз. Дорсальная пластинка широкая, передний край с неглубокой полой выемкой, центр роста в передней половине пластинки. Тессеры многоугольные, неправильной формы, иногда напоминают квадрат, более крупные на периферии пластинки. Вентральная пластинка без тессер. Бранхиальные пластинки относительно узкие с круто выпуклым латеральным и вогнутым задним краями. Посторбитальные пластинки крупные и широкие. Дентиновые бугорки округлые, многоугольные и пирамидальные, с резкими ребрышками на боковых скатах и короткими зубчиками на основании. Между бугорками обычного размера часто встречаются мелкие. Бугорки плотно соприкасаются.

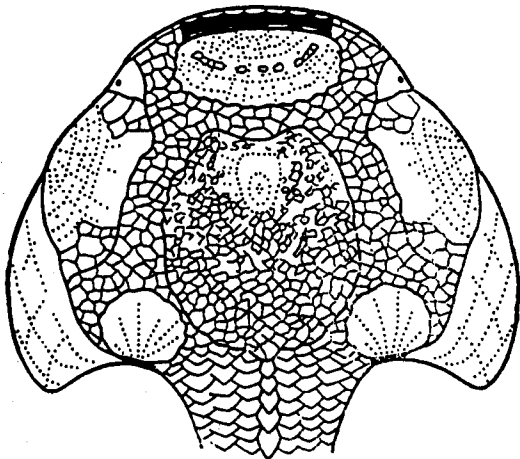
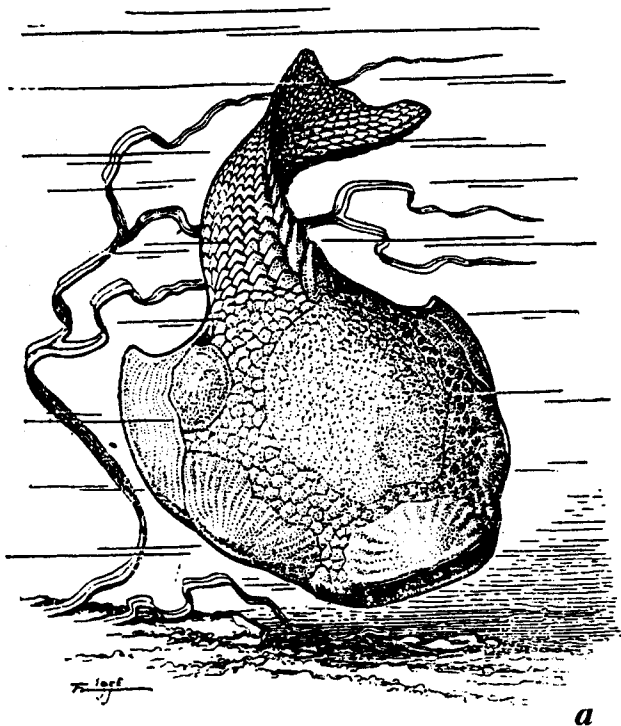


Рис. 121. *Psammolepis venyukovi* Obruchev, 1965. Реконструкции: *a* – *Psammolepis venyukovi* в прижизненной обстановке (по А.П. Быстрову, из [Обручев, Марк-Курик, 1965]); *б* – несколько измененная реконструкция дорсальной стороны [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Распространение. Эстония; гауйский и аматский горизонты, живет, средний девон. Ленинградская обл. России; аналоги гауйского и аматского горизонтов, живет, средний девон.

Psammolepis undulata (Agassiz, 1845)

Рис. 122, 123

Placosteus undulatus: Agassiz, 1844, p. 33 (nom. nud.).

Psammosteus undulatus: Agassiz, 1845a, p. 106, pl. XXI, fig. 11, 12; 1845b, p. 417.

Psammosteus tessellatus: Traquair, 1897, p. 377, pl. XI, fig. 1, 2.

Psammosteus arenatus: Gross, 1930, S. 13.

Psammolepis undulata: Gross, 1933a, S. 8–9, Taf. I, Fig. 3, 6; 1942, S. 410, Abb. 2A; Tarlo, 1961, p. 202–204, text-fig. 3d, 7a, b, pl. VII, fig. 4, 52; 1965, p. 103–106, text-fig. 32, pl. XVII, fig. 2; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 201–211, рис. 166–175, табл. LVI, фиг. 1–2, табл. LVII, фиг. 1–2, табл. LVIII, фиг. 1–3, табл. LIX, фиг. 1–3, табл. LX, фиг. 1–3, табл. LXI, фиг. 1.

Неотип – МВ, f. 16, фрагмент бранхиальной пластинки, оригинал В. Гросса [Gross, 1933a, Taf. I, Fig. 6]; местонахождение Тюте (Kuke) на р. Гауя, Латвия; аматский горизонт, живет – (?) низы франского яруса, средний – (?) верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965; Tarlo, 1965].

Материал. Дорсальная пластинка ПИН, № 1737/17 из типового местонахождения. Фрагменты бранхиальных пластинок с сохранившейся скульптурой колл. ПИН, № 220; местонахождение на р. Цильма, Автономная республика Коми, Россия; фран, верхний девон. Коньковая чешуя с хорошо сохранившейся скульптурой ПИН, № 220/403, местонахождение у дер. Писковичи на р. Великая, Псковская обл., Россия; аматский горизонт, живет – (?) фран, средний – (?) верхний девон.

Диагноз. Дорсальная пластинка удлиненная, в передней половине сужена, расширяется в каудальном направлении ($l : w \sim 1,4$), ее центральная зона покрыта небольшими тессерами неправильной или ромбической формы, иногда чешуеобразно перекрывающимися, центральная зона окружена зоной без тессер, в периферийной зоне пластинки тессеры крупнее, чем в центральной. Бранхиальные пластинки длинные и широкие ($l : w \sim 0,9$), центральная часть их дорсальной стороны покрыта тессерами, отсутствующими на периферии. Дентиновые бугорки округлые и многоугольные, иногда веерообразные или вытянутые, выпуклые, сверху гладкие, боковые зубчики короткие, между бугорками обычной величины рассеяны мелкие.

Распространение. Латвия, Эстония, Литва, Европейская часть России (Ленинградская и Псковская области, Тиман); живет – (?) фран, средний – (?) верхний девон. Средний девон Шотландии [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Замечание. Экземпляр ПИН, № 220/403 в монографии Д.В. Обручева и Э.Ю. Марк-Курик [1965, с. 237, табл. LXXIV, фиг. 1] ошибочно показан также как *Psammosteus levis*.

Psammolepis sp. 1

Экз. ПИН, № 220/430, тессеры средней пластинки; местонахождение у д. Бутково на лев. бер. р. Оредеж, Ленинградская обл., Россия; фран, верхний девон.

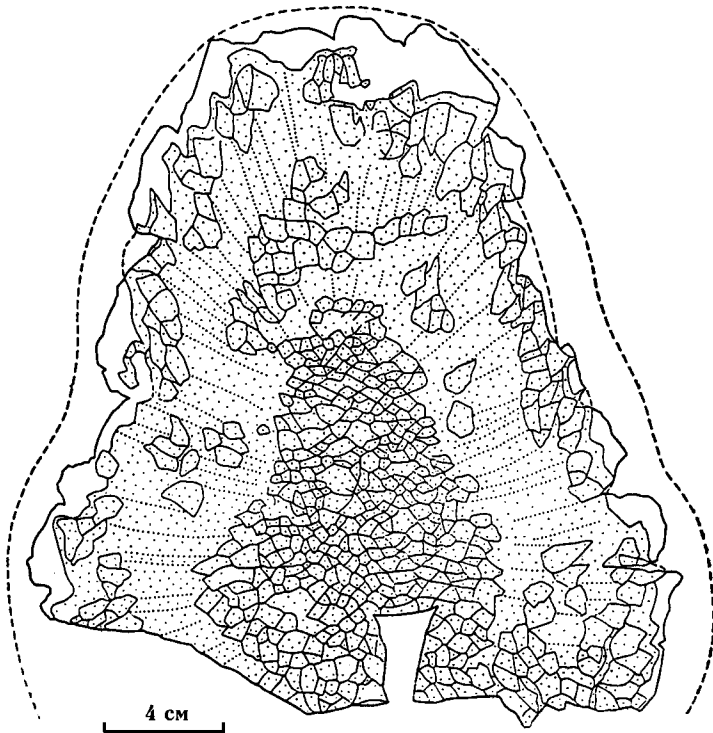


Рис. 122. *Psammolepis undulata* (Agassiz, 1845). Экз. – ПИН, № 1737/17. Местонахождение Тюте (Kuke) на р. Гауя, Латвия; аматский горизонт, живетский ярус – (?) низы франского, средний – (?) верхний девон. Дорсальная пластинка [Обручев, Марк-Курик, 1965]

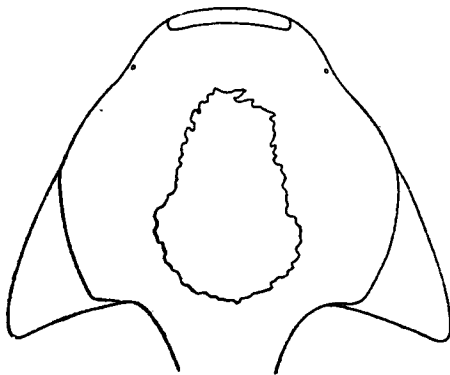


Рис. 123. *Psammolepis undulata* (Agassiz, 1845). Реконструкция дорсальной стороны [Обручев, Марк-Курик, 1965]

Psammolepis sp. 2

Экз. ПИН, № 54/144, тессеры; местонахождение у хут. Монцево, р. Сясь, Ленинградская обл., Россия; снетогорский подгоризонт, саргаевский горизонт, фран, верхний девон.

Psammolepis (?) sp.

Несколько пластинок, в том числе дорсальная, пинеальная, орбитальная, бронхиальная, возможно, принадлежащих роду *Psammolepis*, хранится в Институте геологии и географии (Вильнюс, Литва); местонахождение на р. Пялиша, прав. притоке р. Швянтой, Литва; швянтойский горизонт, фран, верхний девон.

Семейство Psammosteidae Traquair, 1896

Типовой род – *Psammosteus* Agassiz, 1844

Диагноз. Дорсальная и вентральная пластинки удлиненные, целиком покрытые полигональными поверхностными тессерами, образованными концентрически нарастающими бугорками (цикломеридальный тип роста). Посторбитальные пластинки длинные и узкие, образуют боковые края панциря. Бронхиальные пластинки вытянуты в ширину, образуют загнутые вниз “костыли” [Обручев, 1964]. Дентиновые бугорки разнообразной формы (округлые, веерообразные, удлиненные, неправильные), иногда крупные, с простыми или сложными зубчиками, на бронхиальных пластинках нередко сливаются в гребешки.

Состав. *Psammosteus* Agassiz, 1844; *Karelosteus* Obruchev, 1933.

Замечание. В состав семейства Psammosteidae иногда включаются в качестве отдельных родов *Yogliinia* Obruchev [Обручев, 1964], *Crenosteus* Tarlo [Tarlo, 1965] и *Rohonosteus* Tarlo [Tarlo, 1965]. Но Л. Тарло [Tarlo, 1965] включает *Yogliinia* в семейство Pycnosteidae. Как показано на относительно полном материале [Обручев, Марк-Курик, 1965; Mark-Kurik, 1968], *Yogliinia* является, по всей вероятности, синонимом *Psammosteus bergi* (Obruchev, 1943) (см. замечание к *P. bergi*). *Crenosteus* и *Rohonosteus* известны недостаточно для подтверждения их родового ранга. В настоящей ревизии *Crenosteus* рассматривается как синоним *Psammosteus levis* Obruchev (см. замечание к *P. levis*); *Rohonosteus* – как синоним *Tartuosteus* (?) *ornatus* в семействе Pycnosteidae (см. замечание к *T. (?) ornatus*).

Род *Psammosteus* Agassiz, 1844

Placosteus: Agassiz, 1840, p. XXXIII (nom.nud.) (pars).

Psammosteus: Agassiz, 1844, p. 103 (pars); Обручев, 1964, с. 74; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 215–219; Tarlo, 1965, p. 114–115.

Ctenaspis: Agassiz, 1844, p. 119 (pars).

Duptychosteus: Преображенский, 1911, с. 33.

Yoglinia: Обручев, 1943, с. 36.

Crenosteus: Tarlo, 1965, p. 141.

Типовой вид – *Psammosteus maeandrinus* Agassiz, 1844.

Диагноз. Дорсальная пластинка целиком покрыта тессерами концентрического типа нарастания. Вентральная пластинка удлинённая и узкая, без вырезки сзади, также покрыта тессерами. Бранхиальные пластинки имеют короткое основание, сильно вытянуты в ширину, уплощенные, их дистальная часть несет скульптуру, проксимальная часть вентральной стороны пластинок была покрыта удлиненными тессерами, обычно отпадающими в ископаемом состоянии. Дентиновые бугорки разнообразной формы, иногда усложняющейся, в том числе, за счет резкого удлинения боковых зубчиков. Дентиновые бугорки часто сливаются в гребешки, особенно на бранхиальных пластинках. (Диагноз дан, в основном, по [Обручев, Марк-Курик, 1965]).

Видовой состав. *P. bergi* (Obruchev, 1943); *P. praecursor* Obruchev, 1947; *P. maeandrinus* Agassiz, 1844; *P. levis* Obruchev, 1965; *P. livonicus* Obruchev, 1965; *P. cuneatus* Obruchev, 1965; *P. bystrowi* Obruchev, 1965; *P. asper* Obruchev, 1965; *P. pectinatus* Obruchev, 1965; *P. tchernovi* Obruchev, 1965; *P. megalopteryx* (Trautschold, 1880); *P. falcatus* Gross, 1942; *P. tenuis* Obruchev, 1965; *P. kiaeri* Tarlo, 1964.

Распространение. Европейская часть России, север Красноярского края России (Северная Земля), Эстония, Латвия; живецкий ярус среднего девона, франкий ярус верхнего девона. Шотландия, о. Элсмир (Арктическая Канада); франкий ярус верхнего девона.

Psammosteus bergi (Obruchev, 1943)

Рис. 124

Yoglinia bergi: Обручев, 1943а, с. 36–386, рис. 1; 1964, с. 74, рис. 57; Tarlo, 1965, p. 93–95, text-fig. 28.

Psammosteus bergi: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 219–226, рис. 182–190, табл. LXIII, фиг. 1–3, табл. LXIV, фиг. 1–3; Mark-Kurik, 1968, p. 419–420, fig. 10.

Голотип – ПИН, № 220/504, левая бранхиальная пластинка, оригинал Обручева [1943], колл. Д.В. Обручева, 1931; местонахождение у мельницы Тепло на р. Еглина (приток р. Желчь), Псковская обл., Россия; аналог буртниецкого горизонта, живец, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Кроме голотипа, коньковая чешуя ПИН, колл. № 220/503 из типового местонахождения.

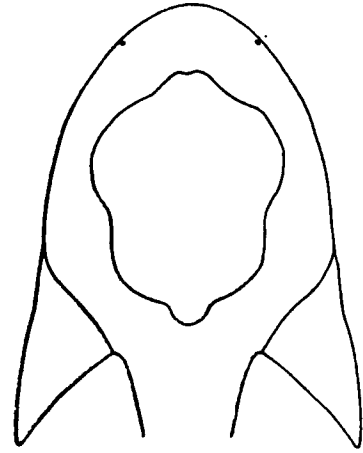


Рис. 124. *Psammosteus bergi* (Obruchev, 1947). Реконструкция дорсальной стороны [Обручев, Марк-Курик, 1965]

Остальной материал, представляющий, в основном, дорсальную и бранхиальные пластинки, находится в Институте геологии Таллинского технического университета и происходит из местонахождения Каркси, Эстония; буртниецкий горизонт, живет, средний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Диагноз. Дорсальная пластинка удлинённая, округлая, у молодых особей ромбовидная, у дефинитивных имеет более отчетливый суженный передний выступ и короткий задний. В передней половине дорсальной пластинки ее боковые края образуют выпуклую линию, в задней – спрямлены. Дорсальная пластинка покрыта мелкими тессерами, легко отпадающими. Бранхиальные пластинки стенобазальные, дорсальная сторона вогнутая, вентральная – выпуклая. Латеральный и задний края почти прямые, но латеральный – слегка выпуклый, а задний слегка вогнут. Наружный угол заостренный. На дорсальной стороне пластинок поверхность, несущая скульптуру, составляет примерно 2/3 от ширины всей пластинки. Дентиновые бугорки в виде многоугольников неправильной формы, но обычно скульптура представлена волнистыми, часто прерывающимися гребешками 30–40 на 1 см [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Распространение. Эстония, Латвия, Россия (Псковская обл.); буртниецкий горизонт и его аналог, живет, средний девон.

Замечание. *Psammosteus bergi* был первоначально описан Д.В. Обручевым [1943а] как *Yoglinia bergi*. Монотипичный род *Yoglinia* включен Л. Тарло [Tarlo, 1965] в состав семейства Pycnosteidae на основании его сходства в скульптуре с *Tartuosteus*. Принято считать, что одним из наиболее показательных признаков пикностеид является присутствие вырезки на заднем крае вентральной пластинки. Сведения о вентральной пластинке *Psammosteus bergi* отсутствуют. Вместе с тем, как отмечают Д.В. Обручев и Э.Ю. Марк-Курик [1965], *Ps. bergi* строением бранхиальных и дорсальной пластинок

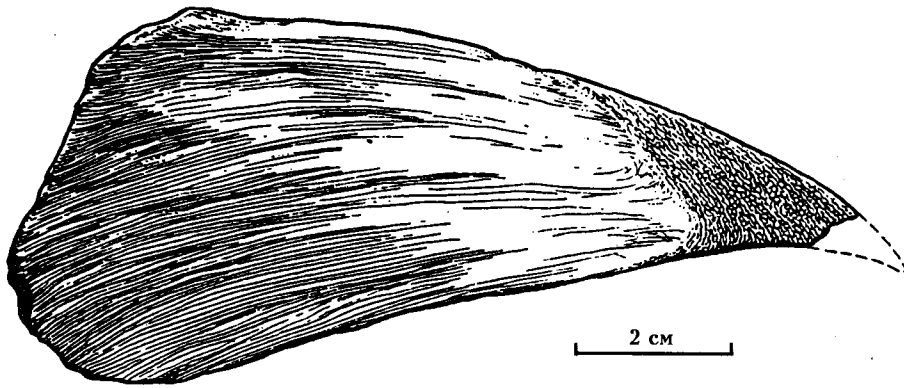


Рис. 125. *Psammosteus praecursor* Obruchev, 1947. Экз. – ЦНИГР М, № 567/3356. Местонахождение у с. Ям-Тесово, на лев. бер. р. Оредеж, Ленинградская обл., Россия; нижняя часть франского яруса, верхний девон. Бранхиальная пластинка с вентральной стороны [Обручев, Марк-Курик, 1965]

сходен с другими видами *Psammosteus*, а именно, с *Ps. praecursor* и *Ps. maeandrinus*. Это мнение представляется более обоснованным, хотя, не исключено, что появление новых материалов может вызвать пересмотр систематического положения рассматриваемого таксона.

Psammosteus praecursor Obruchev, 1947

Рис. 125

Psammosteus maeandrinus: Gross, 1942, S. 386, 387, 390, 411 (pars); 1960, S. 24, 29.

Psammosteus praecursor: Обручев, 1947а, с. 519, рис. 1, 2в; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 228–231, рис. 180, 192, 193, табл. LXVII, фиг. 1–5, табл. LXVIII, фиг. 1–4, табл. LXIX, фиг. 1–2, табл. LXXII, фиг. 1, 4, табл. LXXXVI, фиг. 1; Tarlo, 1965, p. 127–131, text-fig. 38–40, 46С, pl. XIX, fig. 3; Mark-Kurik, 1968, p. 421–422, fig. 11В.

Голотип – ПИН, № 220/384, коллекция Л.А. Истратовой, 1928, правая бранхиальная пластинка; местонахождение у с. Ям-Тесово на лев. бер. р. Оредеж, Ленинградская обл., Россия; н. часть франского яруса, верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Кроме голотипа, бранхиальные пластинки из типового местонахождения. Колл. ПИН, № 220.

Диагноз. Бранхиальные пластинки широкие (ширина почти в три раза больше длины их основания), латеральный край выпуклый, задний спрямлен, на конце заострен, дистальный угол около 30°. Дентиновые бугорки на бранхиальных пластинках имеют хорошо выраженные боковые зубчики, образуют ряды, выпуклые дистально, часто сливаются в гребешки, у краев пластинок почти параллельны краям, между крупными бугорками встречаются мелкие.

Распространение. Европейская часть России (Тиман), Латвия, Эстония; нижний подъярус франского яруса, верхний девон.

Psammosteus maeandrinus Agassiz, 1844

Рис. 126

Psammosteus maeandrinus: Agassiz, 1844, p. 104 (non 155), pl. 27, fig. 5, 6; Eichwald, 1860, p. 1516 (pars); Woodward, 1891, p. 126–127; Kiaer, 1915, p. 34–36 (pars), text-fig. 8, pl. 6, fig. 4–6; Gross, 1942, S. 393, 408, 411 (pars), Abb. 2В; Обручев, 1947а, с. 518, рис. 2а; 1947б, с. 197, табл. LI, фиг. 3, 4; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 231–236, рис. 194, табл. LXX, фиг. 1–3, табл. LXXI, фиг. 1, табл. LXXII, фиг. 2–3, табл. LXXXVI, фиг. 2; Tarlo, 1965, p. 124–126, pl. XVIII, fig. 3–4, pl. XIX, fig. 5.

Ctenacanthus serrulatus: Agassiz, 1844, p. 119, pl. 33, fig. 24.

Placosteus maeandrinus: Agassiz, 1845b, p. 404.

Неотип – ПИН, № 220/684, колл. И.И. Дикаревского, бранхиальная пластинка; местонахождение Андомская гора, Ю.-В. бер. Онежского оз., Ленинградская обл., Россия; снетогорские слои, саргаевский горизонт, фран, верхний девон. Выделен Л. Тарло [Tarlo, 1965, p. 124].

Материал. Кроме голотипа, бранхиальная пластинка с хорошо сохранившейся скульптурой на ее дистальной и проксимальной частях ПИН, № 220/802; местонахождение у д. Монцево на р. Сясь, Ленинградская обл., Россия; снетогорские слои, саргаевский горизонт, фран, верхний девон.

Стратиграфическое распространение дано по “Региональной стратиграфической схеме девонских отложений Русской платформы”, МСК, 1990, а также с учетом схемы по девону Эстонии [Klesment, Mark-Kurik, 1997].

Диагноз. Бранхиальные пластинки тонкие, плоские, ширина пластинки приблизительно вдвое больше длины ее основания, пластинка постепенно сужается к концу, ее дистальный угол составляет около 35°. Дентиновые бугорки вытянутые, имеют хорошо выраженные боковые зубчики, часто сливаются в более или менее длинные гребешки, расположенные, за исключением проксимальной части пластинки, параллельно ее длинной оси.

Распространение. Ленинградская и Псковская области Европейской части России, Эстония, Латвия; нижняя часть франского яруса, верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Замечание. Д.В. Обручев и Э.Ю. Марк-Курик [1965] указывают в качестве голотипа фрагмент бранхиальной пластинки, изображенной Л. Агасси-

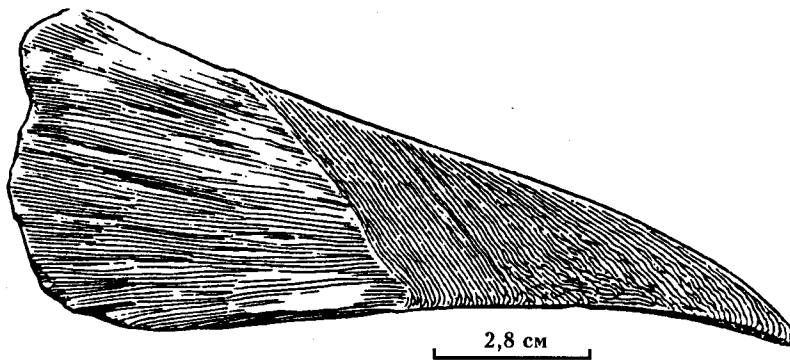


Рис. 126. *Psammosteus maeandrinus* Agassiz, 1844. Неотип – ПИН, № 220/684. Местонахождение Андомская гора, Ю.-В. бер. Онежского оз., Ленинградская обл., Россия; саргаевский горизонт, фран, верхний девон. Бранхиальная пластинка, реконструкция [Обручев, Марк-Курик, 1965]

зом [Agassiz, 1844, pl. 27, fig. 5–6], хранящийся в Оксфордском музее, в Англии (коллекция В. Букланда). Следует заметить, что выделение этого экземпляра как типового (речь могла бы идти только о лектотипе, а не о голотипе) практически не информативно, так как в монографии Обручева и Марк-Курик не указан номер экземпляра и нет его изображения.

Psammosteus levis Obruchev, 1965

Psammosteus levis: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 237–238, табл. LXXIII, фиг. 1–3, табл. LXXIV, фиг. 1.

Crenosteus levis: Tarlo, 1965, p. 141–142, text-fig. 44A, 46A.

Голотип – ПИН, № 220/635, коллекция М.Б. Едемского, дистальный конец правой бранхиальной пластинки; местонахождение Андомская гора, вост. бер. Онежского оз., Ленинградская обл., Россия; нижнефранский подъярус, верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Голотип.

Диагноз. Бранхиальные пластинки короткие и широкие. Дентиновые бугорки неправильной формы и в виде коротких гребешков, гладкие, плоские, с короткими зубчиками, на дорсальной стороне пластинки образуют поперечные ряды, слабо вогнутые проксимально (относительно длинной оси пластинки), на вентральной стороне пластинки ряды дентиновых бугорков слабо выпуклые проксимально.

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Замечание. Основываясь на том же материале, что и Д.В. Обручев [Обручев, Марк-Курик, 1965], Л. Тарло [Tarlo, 1965] выделил особый монотипический род *Crenosteus*, указав в качестве аргумента форму бранхиальной пластинки. Однако, как отметил Обручев (там же, с. 237), и как это видно на таблицах (там же, ср. табл. LXXIII, фиг. 1 и табл. XC), форма бранхиальной пластинки у *Ps. levis* вполне сходна с формой пластинки у некоторых других видов *Psammosteus*, например, *Ps. falcatus*.

Psammosteus livonicus Obruchev, 1965

Psammosteus livonicus: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 238, табл. LCIV, фиг. 1–2; Mark-Kurik, 1968, p. 420–421, text-fig. 11a.

Голотип – ПИН, № 1737/7, колл. Д.В. Обручева, 1959, бранхиальная пластинка молодой особи; местонахождение у хут. Паста-Муйжа, выше Кокнесе, на лев. бер. р. Даугава, Латвия; аматский горизонт, (?) нижняя часть франского яруса, (?) верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Кроме голотипа, фрагмент крупной бранхиальной пластинки со следами залеченного укуса – ПИН, № 1737/8. Типовое местонахождение.

Диагноз. Дорсальная пластинка округло-удлиненной формы, несколько сужена в своей передней четверти, передний край, видимо, спрямлен, боковые края выпуклые, в передней половине образуют пологую выемку. Бранхиальная пластинка тонкая, с довольно длинным основанием, дентиновые бугорки покрывают больше половины ширины ее вентральной стороны. Дентиновые бугорки широкие, высокие, с резкими радиальными ребрышками, иногда достигающими вершины бугорка. Боковые зубчики могут ветвиться, их концы как бы обрублены. Поперечные ряды бугорков выражены слабо. Между крупными дентиновыми бугорками имеются мелкие [Mark-Kurik, 1968].

Распространение. Известен только из типового местонахождения.

Замечание. В стратиграфической схеме девона Эстонии [Kleesment, Mark-Kurik, 1997, tb. 10] аматский горизонт включен в живетский ярус, но положение верхней границы аматского горизонта лишь предположительно (с вопросом) соответствует границе между живетским и франским ярусами.

Psammosteus cuneatus Obruchev, 1965

Psammosteus cuneatus: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 239, табл. LXXVI, фиг. 2, табл. LXXVII, фиг. 1.

Голотип – ПИН, № 220/793, колл. Д.В. Обручева, 1929, средняя часть левой бранхиальной пластинки; местонахождение – карьер ниже д. Монцево на лев. бер. р. Сясь, Ленинградская обл., Россия;

? аматские слои, нижняя часть франского яруса, верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Голотип.

Диагноз. Бранхиальная пластинка толстая, быстро сужающаяся, по-видимому, с длинным основанием. Дентиновые бугорки разнообразной, неправильно угловатой формы, крупные, с короткими зубчиками, гребешков, вероятно, не образуют [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Распространение. Достоверно известен из типового местонахождения.

Замечание. По мнению Д.В. Обручева [Обручев, Марк-Курик, 1965], вид *Ps. cuneatus* отличается от всех остальных видов рода *Psammosteus* более простыми дентиновыми бугорками, имеющими более простые зубчики, а также тем, что бугорки у *Ps. cuneatus* не сливаются в гребешки и не образуют дугообразных рядов. Вместе с тем, достаточно очевидно, что материал, составляющий основу диагноза, слишком мало информативен. Это делает вероятной возможность изменения систематического статуса *Ps. cuneatus* после появления новых, более полных, находок.

Psammosteus bystrowi Obruchev, 1965

Psammosteus bystrowi: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 240, табл. LXXXVI, фиг. 3.

Голотип – ПИН, № 220/839, колл. Б.Х. Егизарова, фрагмент бранхиальной пластинки; о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, север Красноярского края, Россия; верхний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Бранхиальная пластинка очень толстая. Дентиновые бугорки сидят неплотно, имеют хорошо выраженные боковые зубчики, бугорки иногда вытянуты (слиты) в короткие гребешки, ясных продольных или поперечных рядов не образуют [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Psammosteus asper Obruchev, 1965

Psammosteus asper: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 240–241, табл. LXXV, фиг. 1–3; Tarlo, 1965, p. 138–139.

Голотип – ПИН, № 220/771, колл. Д.В. Обручева, 1929, бранхиальная пластинка; местонахождение у хут. Монцево, на прав. бер. р. Сясь, Ленинградская обл., Россия; снетогорские слои, саргаевский горизонт, фран, верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Кроме голотипа, крупный фрагмент дорсальной пластинки ПИН, № 1634/10 и тессеры; типовое местонахождение.

Диагноз. Дорсальная пластинка широко закруглена сзади, в задней половине немного менее широкая, чем в передней, несет тессеры диаметром около 4 мм, тессеры состоят из центрального бу-

горка и двух-трех слабо выраженных концентрических колец, образованных овальными дентиновыми бугорками длиной 0,6–1,0 мм. Бранхиальные пластинки короткие, орнаментированы высокими дентиновыми бугорками с длинными боковыми зубчиками, обычно раздваивающимися на концах. Дентиновые бугорки образуют дугообразные ряды, в которых бугорки часто сливаются в короткие гребешки.

Распространение. С.-З. Европейской части России; нижняя половина франского яруса, верхний девон.

Psammosteus pectinatus Obruchev, 1965

Psammosteus pectinatus: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 242, табл. ХСIII, фиг. 2; Tarlo, 1965, p. 138, text-fig. 44B.

Голотип – ПИН, № 220/259, колл. Д.В. Обручева, 1930, фрагмент бранхиальной пластинки; местонахождение у д. Теревони на прав. бер. р. Шелонь, Псковская обл., Россия; фран, верхний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Бранхиальная пластинка толстая, по-видимому, узкая, дентиновые гребешки короткие и более длинные, высокие, с длинными параллельными проксимальными боковыми зубчиками (в целом, напоминает гребень), зубчики редко ветвятся. Дентиновые гребни поперечны относительно продольной оси пластинки.

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Замечание. Хотя *P. pectinatus* представлен крайне скудным материалом, своеобразие дентиновых гребешков позволяет считать его отдельным видом [Обручев, Марк-Курик, 1965] и служит достаточно показательным признаком для идентификации будущих находок.

Psammosteus tchernovi Obruchev, 1965

Psammosteus sp. ind.: Чернов, 1947, с. 32 (pars).

Psammosteus tchernovi: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 242–243, табл. LXXIV, фиг. 2; Tarlo, 1965, p. 139–140, text-fig. 45.

Голотип – ПИН, № 220/830, колл. А.А. Чернова, 1937, левая бранхиальная пластинка ювенильной особи; местонахождение вблизи устья руч. Грубый (стар. назв. Северный каменный ручей), Сев. Тиман, Архангельская обл., Россия; верхи среднефранского подъяруса, верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Голотип.

Диагноз. Вероятно, некрупный вид. Бранхиальная пластинка короткая – отношение ширины к длине – около 2,5. Дентиновые бугорки на дорсальной стороне вытянуты поперек относительно длинной оси пластинки, образуют неправильные ряды, на вентральной стороне образуют дугообразные ряды, выпуклые проксимально. Зубчики ясные, короткие, ребрышек на коронке нет [Обручев, Марк-Курик, 1965].

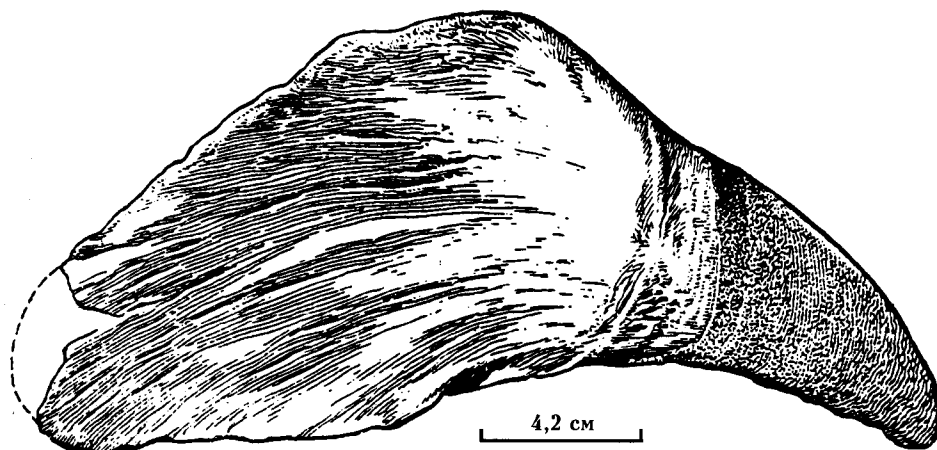


Рис. 127. *Psammosteus megalopteryx* (Trautschold, 1880) Gross, 1933. Неотип – ПИН, № 220/325. Местонахождение Столбово на прав. бер. р. Сясь, Ленинградская обл., Россия; фран, верхний девон. Бранхиальная пластинка с дорсальной стороны [Обручев, Марк-Курик, 1965]

Распространение. Известен из типового местонахождения.

Замечание. Автор вида отмечает его сходство с *P. levis* [Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 243]. Не исключено, что бранхиальная пластинка, выделенная как *P. tchernovi*, принадлежала молодой особи *P. levis*.

Psammosteus megalopteryx (Trautschold, 1880)
Gross, 1933

Рис. 127

Coccosteus megalopteryx: Trautschold, 1880, S. 9–10 (pars), Taf. 6, Fig. 1, Taf. 7, Fig. 2; 1889, S. 36–37 (pars).

Psammosteus taylori: Traquair, 1894, p. 225–226, fig. 1; 1896, p. 260–263, pl. 6, fig. 1–3; 1897, p. 378–379, pl. II, fig. 5; Woodward, 1911, p. 649–652, pl. 9.

Duptychosteus tessellatus: Преображенский, 1911, с. 31–33, табл. 2, фиг. 10–11; Gross, 1930, S. 13 (pars); Обручев, 1931, с. 94; Gross, 1950, S. 31.

Psammosteus megalopteryx: Gross, 1933a, S. 14–15, Abb. 1E, 4, Taf. I, Fig. 1, Taf. 2, Fig. 21; 1935, S. 12–16, Taf. 2, Fig. 5; Обручев, 1947a, с. 519, рис. 2e; 1947b, с. 197, табл. LI, фиг. 1, 2, 5; Tarlo, 1961, p. 194–200, text-fig. 1, 2, 3a, b, 4, 5, 8c, f, pl. 7, fig. 1–3; 1965, p. 115–125, text-fig. 36, 37, pl. XV, fig. 4, 5, pl. XVI, XVII, fig. 3–7, pl. XVIII, fig. 5, 7, pl. XIX, fig. 6–7; Обручев, 1964, рис. 55, 56b, 58a; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 244–250, рис. 156, 181, 195–197, табл. LXXVIII, фиг. 1–3, табл. LXXIX, фиг. 1–3, табл. LXXX, фиг. 1–3, табл. LXXXI, фиг. 1, табл. LXXXII, фиг. 1, табл. LXXXIII, фиг. 1–3, табл. LXXXIV, фиг. 1–3, табл. LXXXV, фиг. 1, табл. LXXXVI, фиг. 1, табл. XCII, фиг. 3.

Psammosteus markae: Tarlo, 1961, p. 203; 1965, p. 131–134, text-fig. 41, 42.

Неотип – ПИН, № 220/325, бранхиальная пластинка; местонахождение у д. Столбово на прав. бер. р. Сясь, Ленинградская обл., Россия; фран, верхний девон ([Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 244] – в работе ошибочно указан № 220/235).

Материал. Кроме неотипа, тессеры на вентральной стороне бранхиальной пластинки ПИН, № 220/258, местонахождение у д. Барыгово на р.

Сясь, Ленинградская обл., Россия; фран, верхний девон. Дорсальная пластинка молодой особи ПИН, № 220/545, типовое местонахождение. Бранхиальная пластинка узкого типа, принадлежавшая молодой особи ПИН, № 220/157, типовое местонахождение. Бранхиальная пластинка с хорошо сохранившейся скульптурой на дорсальной и вентральной стороне ПИН, № 220/91 (в работе Обручев, Марк-Курик, 1965 опечатка – № 22/91), местонахождение у д. Стрельна на р. Сясь, Ленинградская обл., Россия; фран, верхний девон. Бранхиальная пластинка молодой особи, вентральная сторона ПИН, № 220/326, типовое местонахождение. Фрагмент дорсальной пластинки с хорошо сохранившимися тессерами ПИН, № 220/541, типовое местонахождение.

Диагноз. Дорсальная пластинка удлиненная ($l : w = 1,4–1,7$), может достигать в длину 36 см, ее передний край спрямлен, образует очень неглубокую выемку, задний вытянут и закруглен, пластинка полностью покрыта тессерами четырех-шестиугольной формы. Тессеры ограничены желобками, покрыты дентиновыми бугорками овальными, удлиненными, иногда бобовидными, имеющими короткие боковые зубчики, бугорки образуют от 2 до 9 концентрических рядов. Бранхиальные пластинки широкие в средней части, в дистальном и проксимальном направлении сужаются, латеральный край их свободной части выпуклый, задний – слегка вогнут, дистальный конец закруглен, иногда слегка отгибается назад. Дентиновые бугорки покрывают только дистальную часть пластинки, имеют длинные проксимальные зубчики, расположены поперечными рядами, выпуклыми в дистальном направлении на дорсальной стороне и вогнутыми – на вентральной. Чешуи мелкие, покрыты слабо удлиненными, в основном, приблизительно овальными дентиновыми бугорками (по [Обручев, Марк-Курик, 1965]).

Распространение. Европейская часть России (главным образом ее С.-З. и Сев. Тиман), Шотландия; нижняя половина франского яруса, верхний девон.

Замечание. Лектотип, выделенный В. Гроссом [Gross, 1933a, S. 14] по бранхиальной пластинке,

изображенной Х. Траутшольдом [Trautschold, 1880, Taf. 7, Fig. 2], хранившейся в Минералогическом музее Вроцлавского университета (Польша), не сохранился [Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 244].

Psammosteus falcatus Gross, 1942

Psammosteus sp.: Traquair, 1896, p. 263, pl. 6, fig. 4, 5.

Psammosteus maeandrinus: Gross, 1933a, S. 14, Abb. 1F (errore), Taf. I, Fig. 9.

Psammosteus grossi: Gross, 1942, S. 398, 400, 408, 411, Abb. 3A; 1950, S. 30, 34.

Psammosteus falcatus: Gross, 1942, S. 411–412, Abb. 3B; Обручев, 1947а, с. 519, рис. 2d; Tarlo, 1961, p. 201–202, pl. 7, fig. 6; 1965, p. 134, text-fig. 43, pl. XVIII, fig. 6, pl. XIX, fig. 2, 4; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 250–254, рис. 198, табл. LXXXVII, фиг. 1–2, табл. LXXXVIII, фиг. 1–2, табл. LXXXIX, фиг. 1–5, табл. XC, фиг. 1.

Psammosteus megalopteryx: Gross, 1950, S. 31.

Лектотип – МВ, f. 117, бронхиальная пластинка, изображенная В. Гроссом [Gross, 1933a, Taf. I, Fig. 9], отнесшим ее к *P. maeandrinus*; местонахождение на р. Педдедзе ниже с. Юренское, Латвия; горизонт “е”, фран, верхний девон [Tarlo, 1965, p. 134].

Замечание. В качестве лектотипа Д.В. Обручев и Э.Ю. Марк-Курик [1965] указывают оригинал В. Гросса [Gross, 1942, Abb. 3B] из музея геологии Латвийского университета (Рига), представляющий бронхиальную пластинку (колл. Р. Кампе) из местонахождения “Чертова пещера” (Velna ala) на лев. бер. р. Абава в Латвии; огрская свита, верхне-франкий подъярус, верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965]. По данным Л. Тарло [Tarlo, 1965, p. 136], этот экземпляр утерян.

Материал. Почти целая бронхиальная пластинка ПИН, № 220/327, местонахождение у д. Лука на р. Ловать, Новгородская обл., Россия; снежский горизонт, фран, верхний девон. Средняя пластинка с тессерами ПИН, № 220/321; местонахождение против д. Рахлицы на прав. бер. р. Ловать, Новгородская обл., Россия; возраст тот же. Почти целая бронхиальная пластинка ПИН, № 220/324, местонахождение ниже д. Кулаково, на прав. бер. р. Ловать, Новгородская обл., Россия; возраст тот же. Дистальный конец бронхиальной пластинки с хорошо сохранившейся скульптурой – ПИН, № 220/336; местонахождение у д. Медово на р. Б. Тудер, Ленинградская обл., Россия; возраст тот же.

Диагноз. Медиальные пластинки несут легко отпадающие тессеры полигональной формы с очень крупным центральным дентиновым бугорком, имеющим сложные ветвящиеся зубчики; окружающие дентиновые бугорки мелкие и более простые. Бронхиальные пластинки очень широкие (до 30 см) и короткие, серповидные – с выпуклым передним и вогнутым задним краем, их дистальный

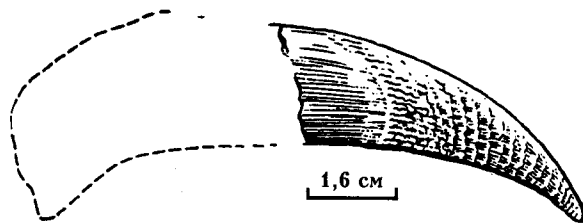


Рис. 128. *Psammosteus tenuis* Obruchev, 1965. Реконструкция бронхиальной пластинки [Обручев, Марк-Курик, 1965]

конец иногда более или менее отгибается назад. Дентиновые бугорки сходны на центральных и бронхиальных пластинках, разнообразны по форме, имеют длинные разветвляющиеся боковые зубчики и тонкие перистые морщинки, нередко сливаются в гребешки, иногда образуют поперечные нерегулярные ряды.

Распространение. Преимущественно С.-З. Европейской части России, а также Тиман, кроме того, Латвия и Шотландия; фран, верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Psammosteus tenuis Obruchev, 1965

Рис. 128

Psammosteus grossi: Обручев, 1947, с. 520, рис. 2e (nom. praeocc.); 1958, с. 49.

Psammosteus waltergrossi: Tarlo, 1965, p. 136–138, text-fig. 44C, D, pl. XIX, fig. 1.

Psammosteus tenuis: Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 254–255, рис. 199, табл. XC, фиг. 2, табл. ХС1, фиг. 1.

Голотип – ПИН, № 220/353, колл. Р.Ф. Геккера, 1929, бронхиальная пластинка, местонахождение между д.д. Дубовицы и Раменье, на прав. бер. р. Мста, Новгородская обл., Россия; снежский горизонт верхнефранского подъяруса верхнего девона [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Кроме голотипа, фрагмент бронхиальной пластинки с хорошо сохранившейся скульптурой ПИН, № 220/344; д. Конец на р. Мста, Новгородская обл., Россия; снежский горизонт, фран, верхний девон.

Диагноз. Бронхиальные пластинки до 10 см по длинной оси, плоские, слегка изогнутые, латеральный край выпуклый, задний – спрямлен. Дентиновые бугорки неправильной формы с длинными разветвляющимися боковыми зубчиками, расположены часто поперечными слегка изогнутыми рядами, иногда сливаются в гребешки [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Распространение. Европейская часть России; снежский горизонт, верхнефранский подъярус, верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965]. Стратиграфическое распространение уточнено по схеме [Решение..., МСК, 1990].

Psammosteus cf. P. maeandrinus Agassiz, 1844

Экз. ПИН, № 220/257 (в работе [Обручев, Марк-Курик, 1965], опечатка – № 222/257), фрагмент пластинки с тессерами; местонахождение у с. Монцево на р. Сясь, Ленинградская обл., Россия; снегогорские ? слои, саргаевский горизонт, фран, верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965, табл. LXX, фиг. 1].

Экз. ПИН, № 220/636, чешуя; местонахождение Андомская гора, Ю.-В. бер. Онежского оз., Ленинградская обл., Россия; снегогорские ? слои, саргаевский горизонт, фран, верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965, табл. LXX, фиг. 2].

Psammosteus cf. P. praecursor Obruchev, 1947

Экз. ПИН, № 220/301, тессеры; местонахождение у д. Монцево на р. Сясь, Ленинградская обл., Россия; снегогорские ? слои, аматский горизонт, (?) фран, (?) верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965, табл. LXXII, фиг. 4].

Экз. ПИН, № 220/836, бронхиальная пластинка, местонахождение на р. Цильма, Автономная республика Коми, Россия; фран, верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965, табл. LXXVI, фиг. 1].

Psammosteus sp.

Экз. ПИН, № 220/378, фрагмент пластинки с тессерами, местонахождение у с. Ям-Тесово на лев. бер. р. Оредеж, Ленинградская обл., Россия; (?) фран, (?) верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 239, табл. LXVI, фиг. 2].

Род *Karelosteus* Obruchev, 1933

Karelosteus: Обручев, 1933, с. 12; 1964, с. 74; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 255; Tarlo, 1965, p. 144.

Типовой вид – *Karelosteus weberi* Obruchev, 1933.

Диагноз. Бронхиальные пластинки имеют сравнительно длинное основание, быстро укорачиваются дистально и загибаются назад. Дентиновые бугорки очень крупные, в основном, ромбовидной формы, выпуклые, с ребристыми боковыми стенками [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. С.-З. Европейской части России; снегогорские (?) слои, саргаевский горизонт, фран, верхний девон.

Karelosteus weberi Obruchev, 1933

Karelosteus weberi: Обручев, 1933, с. 12, 14, табл. 1, фиг. 1; Gross, 1933a, S. 17; Обручев, 1964, с. 74; Обручев, Марк-Курик, 1965, с. 256, табл. XCII, фиг. 2, табл. XCIII, фиг. 1; Tarlo, 1965, p. 144–145, text-fig. 47B, C.

Голотип – ЦНИГР М, № 4014-1, колл. В.Н. Вебера, 1920, правая бронхиальная пластинка [Обру-

чев, 1933б, табл. I, фиг. 1]; местонахождение между д.д. Вяз-остров и Посад на р. Святуха (лев. приток р. Свирь), Ленинградская обл., Россия; нижняя часть франского яруса, верхний девон [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Материал. Голотип и фрагменты бронхиальных пластинок находятся в Центральном геолого-разведочном музее им. Ф.Н. Чернышева в Санкт-Петербурге.

Диагноз. Бронхиальная пластинка с довольно длинным основанием. Дентиновые бугорки очень крупные, до 4 мм длиной, выпуклые, плотно соприкасаются, боковые стенки покрыты многочисленными довольно тонкими ребрышками [Обручев, Марк-Курик, 1965].

Распространение. См. распространение рода.

Замечание. *K. weberi* выделяется среди других известных *Psammosteidae* очень крупными размерами дентиновых бугорков и их простой формой.

Семейство *Obruchevidae* Tarlo, 1964

Типовой род – *Obruchevia* Whitley, 1940

Диагноз. Дорсальная пластинка крупная, уплощенная, широкая, на переднем крае и в задней половине боковых краев имеет выемки, придающие пластинке сердцевидную форму. Бронхиальные пластинки длинные, быстро утончаются к дистальному краю, загибаются вниз. (Сведений о других пластинках нет). На поверхности пластинок дентиновые бугорки отсутствуют. Пластинки состоят в основном из аспидина, верхние полости губчатой ткани заломбиррованы вторичным (плеромическим) дентином.

Состав. Типовой род.

Род *Obruchevia* Whitley, 1940

Aspidophorus: Обручев, 1936, с. 118.

Obruchevia: Whitley, 1940, p. 242; Tarlo, 1964, p. 34; 1965, p. 147.

Aspidosteus: Обручев, 1941, с. 7; 1964, с. 75; Быстров, 1955, p. 509; 1956, p. 38; Stensiö, 1958, p. 332–333; 1964, p. 269–270.

Типовой вид – *Aspidophorus heckeri* Obruchev, 1936.

Диагноз. См. диагноз семейства.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Местонахождения у д. Старые Пересы и ниже д. Кулаково на прав. бер. р. Ловать, Новгородская обл., Россия; снежский горизонт (надснежские слои), фран, верхний девон. Латвия; аналог снежского горизонта, фран, верхний девон ([Обручев, 1964]; Каталог оригиналов..., 1982).

Замечание. Родовое название *Aspidosteus*, сопровождающееся детальным описанием таксонов, было опубликовано Д.В. Обручевым [Обручев, 1941] взамен опубликованного им ранее названия *Aspidophorus*, оказавшегося преокупированным [Whitley, 1940]. Указав на преокупированность названия *Aspidophorus*, Г. Уайтли [Whitley, 1940] опубликовал

для этого рода бесчелюстных название *Obruchevia*, получившее, таким образом, формально приоритетное значение по отношению к названию *Aspidosteus*.

Obruchevia heckeri (Obruchev, 1936)

Aspidophorus heckeri: Обручев, 1936, с. 118, рис. 1.

Obruchevia heckeri: Whitley, 1940, p. 242; Tarlo, 1964, p. 34, fig. 11; 1965, p. 147–149, text-fig. 48.

Aspidosteus heckeri: Обручев, 1941, с. 7–22, рис. 1, табл. I, фиг. 1–3, табл. 2, фиг. 1–3; Быстров, 1955, p. 509–510, text-fig. 36, 37; 1956, p. 38–40, text-fig. 8; Stensiö, 1958, p. 332–333, text-fig. 185 A, B; 1964, p. 269–270, fig. 88 A, B.

Голотип – ЦНИГР М, № 4680-1, дорсальная пластинка, изображенная Д.В. Обручевым [1936, рис. 1; 1941, табл. I, фиг. 1]; местонахождение на прав. бер. р. Ловать, Новгородская обл., Россия; снежский горизонт (надснежские слои), фран, верхний девон [Обручев, 1941].

Материал. Дорсальные щиты ПИН, № 87/2, 87/3, 87/4; местонахождение у д. Старые Пересы на прав. бер. р. Ловать, Новгородская обл., Россия; снежский горизонт, фран, верхний девон. Дорсальный щит ПИН, № 86-7, 87/6; местонахождение ниже д. Кулаково на прав. бер. р. Ловать (в остальном привязка та же).

Диагноз. Длина дорсальной пластинки 40–60 см, длина бронхиальных пластинок – 19–26 см, их ширина 7–16 см. Поверхность панциря несет неглубокие ямки, переходящие на периферии в радиальные желобки [Обручев, 1964]. (См. также диагноз семейства).

Распространение. Северо-западная часть России и Латвия; снежский горизонт и его аналоги, фран, верхний девон.

Отряд Tesseraspidae

Диагноз. Панцирь состоит из независимых тессер полигональной или неправильной формы, которые могут сливаться в крупные дискретные пластинки. Иногда тессеры, не сливаясь, дифференцируются, образуя крупные площадки, состоящие из однотипных тессер.

Состав. Tesseraspidae Berg, 1940.

Распространение. Канада, Англия, Германия, Литва, Украина, Эстония; верхний силур – нижний девон.

Замечание. В характеристике отряда использованы данные из диагноза Tesseraspidae, рассматриваемого Л. Тарло [Tarlo, 1965] в качестве подотряда в отряде Psammosteiformes.

Семейство Tesseraspidae Berg, 1940

Типовой род – *Tesseraspis* Wills, 1935.

Диагноз. Совпадает с диагнозом отряда.

Состав. *Tesseraspis* Wills, 1935; ? *Kallostrakon* Lankester, 1870.

Замечание. Род *Kallostrakon* известен из верхнего силура – нижнего девона Англии и Канады. Фрагментарность материала не позволяет сделать достаточно определенных выводов о его систематической принадлежности, примером чего может служить включение *Kallostrakon*, с вопросом, в состав семейства Cardipeltidae в отряде кардипельтид [Обручев, 1964]. Род *Oniscolepis*, описанный Х. Пандером [Pander, 1856] и также включаемый иногда в состав тессераспид [Tarlo, 1965], по всей вероятности, является сборным. Материал по *Oniscolepis* представлен, в основном, чешуями и мелкими фрагментами пластинок. Часть из них [Pander, 1856, Tab. 6, Fig. 24 a, b, 32 a-c], судя по скульптуре, а также по размерам и положению пор сенсорных каналов, принадлежит *Tolypelepis undulata* (отр. Cyathaspidae), в синонимии которого нами включен *Oniscolepis magnus*. Тессера, изображенная Х. Пандером [Pander, 1856, S. 56, Taf. 6, Fig. 33] как *Oniscolepis dentata* и включаемая Л. Тарло [Tarlo, 1965] под этим родовым и видовым названием в состав тессераспид, обладает скульптурой, напоминающей *Tesseraspis* и, в какой-то мере, *Traquairaspis*. Материал недостаточен для установления его систематической принадлежности, т.е. вопрос о том, является ли род *Oniscolepis* самостоятельным таксоном, может решаться только с появлением новых, более информативных находок.

Род *Tesseraspis* Wills, 1935

Tesseraspis: Wills, 1935, p. 435; Gross, 1937, S. 12; Берг, 1955, с. 28; Обручев, 1964, с. 56; Tarlo, 1964, p. 24, 25; 1965, p. 2.

Типовой вид – *Tesseraspis tessellata* Wills, 1935.

Диагноз. Панцирь удлинённый, состоит из тессер, дифференцированных на три группы: утолщенные тессеры, образующие продольную медиальную зону, тессеры, образующие боковые края панциря, более тонкие тессеры между медиальной зоной и боковыми краями. Чешуи мелкие, ромбовидные.

Видовой состав. *T. tessellata* Wills, 1935; *T. toombsi* Tarlo, 1964; *T. mutabilis* (Brotzen, 1934); *T. orvigi* Tarlo, 1964; *T. denisoni* Tarlo, 1964; *T. talimaae* Tarlo, 1965.

Распространение. Англия, Канада, Германия, Литва, Украина; лудловский ярус верхнего силура – лоховский ярус нижнего девона [Tarlo, 1965; Каталог стратотипов венда-девона Литвы, 1993].

Замечание. Виды *Tesseraspis*, за исключением типового, выделены по тессерам или их фрагментам, что в известной мере говорит об их возможной паратаксономичности. На территории стран, сопредельных с Россией, описаны виды *T. orvigi* (Украина) и *T. talimaae* (Литва).

Tesseraspis orvigi Tarlo, 1964

Drepanaspida gen. et sp. indet.: Ørvig, 1961, p. 523–524, text-fig. 4.

Tesseraspis orvigi: Tarlo, 1964, p. 110; 1965, p. 7–8.

Голотип – NHRM, с. 1727, фрагмент тессеры, изображенный Т. Эрвигом [Ørvig, 1961, text-fig. 4]; местонахождение Ягельница Стара, Подолия, Украина; верхи чортковского горизонта, лохков, нижний девон [Tarlo, 1965].

Материал. Фрагменты тессер. В Палеонтологическом институте РАН достоверный материал отсутствует.

Диагноз. Орнамент состоит из рядов плоских прямоугольных бугорков с хорошо выраженными зубринами на краях, соединяющими ряды бугорков. В некоторых рядах края между смежными бугорками, в основном, гладкие [Tarlo, 1965, p. 8].

Tesseraspis talimaee Tarlo, 1965

Traquairaspis sp.: Каратаюте-Талимаа, 1962, с. 52, рис. 2, 4, табл. I, фиг. 21.

Tesseraspis sp.: Каратаюте-Талимаа, 1962, с. 53, рис. 2, 6, табл. I, фиг. 15.

Tesseraspis talimaee: Tarlo, 1965, p. 8-9.

Голотип – LIG, № 5-1199, две естественно сочлененных тессеры, изображенные В.Н. Каратаюте-Талимаа [1962, рис. 2, 4, табл. I, фиг. 21]; скв. Крекенава (Krekėnava), гл. 540 м, Литва; лохков, нижний девон [Tarlo, 1965].

Материал. Фрагменты тессер и чешуй. В Палеонтологическом институте РАН достоверный материал отсутствует.

Диагноз. Орнамент в виде маленьких четко разделенных удлиненных бугорков, обычно с тремя короткими закругленными зубринами на каждом конце. Чешуи сходны с таковыми *T. toombsi*, но с несколько меньшими, короткими, продольно вытянутыми гребнями [Tarlo, 1965].

Распространение. Литва; лохков, нижний девон.

Отряд *Corvaspidiformes*

Диагноз. Умеренно крупные гетеростраки, панцирь полностью включает орбиты или имеются орбитальные пластинки (*Corvaspis kingi*). Орнамент представлен короткими, гладкими, тесно расположенными дентиновыми гребешками, группирующимися в тессеры, разделенные сетью желобков. В тессерах гребешки обычно параллельны относительно друг друга, но местами они могут располагаться концентрически (циклomorально). По периферии пластинок может присутствовать полоса, орнаментированная тесно сближенными дентиновыми бугорками. Задняя часть тела покрыта мелкими ромбическими чешуями. (В диагнозе использованы данные из [Tarlo, 1965; Dineley, Loeffler, 1976]).

Состав. *Corvaspididae* Dineley, 1953.

Распространение. Англия, Шпицберген, Украина, Литва; лохковский ярус, нижний девон; Арктическая Канада; пржидольский ярус верхнего силура – лохковский ярус нижнего девона (? средний девон: [Dineley, Loeffler, 1976]).

Замечание. Наиболее полные экземпляры корваспид описаны из Арктической Канады [Loeffler, Dineley, 1976; Dineley, Loeffler, 1976]. Судя по известным материалам, панцирь корваспид не был организован по стабильному плану: он был или достаточно моноклитным или (*Corvaspis kingi*, *C. graticulata*) “включал варьирующее число неправильных пластинок” [Dineley, Loeffler, 1976, p. 49].

Семейство *Corvaspididae* Dineley, 1953

Типовой род – *Corvaspis* Woodward, 1934.

Диагноз. См. диагноз отряда.

Состав. Типовой род. (См. замечание 2).

Замечания. 1) Корваспиды включались в состав отрядов *Syathaspidiformes* ([Woodward, 1934; Обручев, 1964]: *Syathaspidida*) и *Psammosteiformes* [Tarlo, 1965]. Д. Дайнли [Dineley, 1953] выделил корваспид в качестве семейства. Затем в его совместной работе с Э. Леффлер [Dineley, Loeffler, 1976] корваспиды в этом же таксономическом ранге включены в состав отряда *Heterostraci*, наряду с такими хорошо изученными группами как циатаспиды и птераспиды, имеющими в цитированной работе также ранг семейства. Хотя таксономическая оценка названных групп дискуссионна [Новицкая, 1983], выделение корваспид в том же ранге, который присваивается достаточно детально известным естественным группам гетеростраков, представляется убедительным. Поскольку мы придерживаемся другой оценки таксономического ранга гетеростраков и их основных подразделений [Новицкая, 1983], корваспиды здесь выделяются в качестве отряда, как ранее это уже было сделано Э. Стеншю [Stensiö, 1958].

2) Возможно, родовой состав корваспид не исчерпывается типовым родом, что в свое время отметил Л. Тарло [Tarlo, 1965]. Более поздние находки, сделанные в Арктической Канаде (*C. arctica*: [Loeffler, Dineley, 1976]; *Corvaspis* sp. indet.: [Dineley, Loeffler, 1976]), свидетельствуют в пользу такого предположения. Корваспиды, найденные в Канаде, имеют существенные морфологические отличия от типа рода (например, у них более циатаспидообразный панцирь, в нем не различаются орбитальные пластинки). Следует отметить, что эти особенности, которые могут быть дополнены другими, дают основание систематикам, исследующим материалы по корваспидам, для выделения канадских видов в качестве самостоятельных родов.

Род *Corvaspis* Woodward, 1934

Corvaspis: Woodward, 1934, p. 566; Обручев, 1964, с. 59; Tarlo, 1965, p. 15.

Типовой вид – *Corvaspis kingi* Woodward, 1934.

Диагноз. Дорсальная и вентральная срединные пластинки покрыты тессерами, орнаментированными короткими продольными дентиновыми гребешками. Орбиты окружены несколькими концентрическими гребешками. Орбитальные пластинки могут различаться в орнаменте. По периферии основных пластинок имеется полоса, образованная дентиновыми бугорками.

Видовой состав. *C. kingi* Woodward, 1934; *C. graticulata* Dineley, 1953; *C. karatajuteae* Tarlo, 1965; *C. arctica* Loeffler, Dineley, 1976.

Распространение. Англия, Литва, Украина, Норвегия (о. Шпицберген); лохков, нижний девон; Арктическая Канада; пржидольский ярус верхнего силура – нижний (или средний ?) девон [Dineley, Loeffler, 1976].

Замечания. 1) Приводимый диагноз рода *Corvaspis* основан на морфологии типового вида, а именно его голотипа, представленного крупным фрагментом медианной пластинки с хорошо сохранившейся скульптурой [Tarlo, 1965, pl. 3, fig. 1]. Используются также данные об орбитальной и других пластинках, относимых к *C. kingi* (там же, pl. 3, fig. 2–6). Как уже отмечалось, морфология типового вида существенно отличается от канадских видов (см. замечание 2 в описании семейства *Corvaspididae*). Это дает основание расценивать род *Corvaspis*, в его принятом в настоящее время понимании [Loeffler, Dineley, 1976; Dineley, Loeffler, 1976], как сборный.

2) О возможном существовании *Corvaspis* в среднем девоне Арктической Канады упоминают Д. Дайнли и Э. Лоеффлер [Dineley, Loeffler, 1976; Loeffler, Dineley, 1976].

Corvaspis kingi Woodward, 1934

Corvaspis kingi: Woodward, 1934, p. 566–567, pl. 19, fig. 1–3; Dineley, 1953, p. 166–181, text-fig. 1–6, 9–14, pl. 1, fig. 1–5, pl. 2, fig. 1–2; Stensiö, 1958, p. 321–326, text-fig. 181 A, 182; 1964, p. 258–261, text-fig. 83 A–C, 84; Tarlo, 1964, p. 19, 42, 73–75, 96, text-fig. 15 B–F, pl. 9, fig. 2; 1965, p. 16–18, pl. 3.

Голотип – BM(NH), P. 16446, часть медианной пластинки, изображенная А. Вудвардом [Woodward, 1934, pl. 19, fig. 1]; Шропшир, Англия; зона *Traquairaspis symondsi*, лохков, нижний девон [Tarlo, 1965].

Материал. Фрагменты пластинок и тессер из местонахождений в Подолии, Украина; чортковский горизонт, лохковский ярус, нижний девон.

Диагноз. Медианные пластинки неправильной формы удлинённые, орнаментированы короткими продольными гребешками, образующими поверхностные тессеры. Тессеры обычно разделены узкими желобками. Краевые зоны пластинок орнаментированы округлыми бугорками, образующими полосу, иногда бугорки разделяют тессеры вблизи заднего края медианных пластинок.

Распространение. Англия, Украина, Норвегия (о. Шпицберген); лохков, нижний девон.

Corvaspis karatajuteae Tarlo, 1965

Corvaspis cf. *kingi*: Каратаюте-Талимаа, 1962, p. 49–50, 52, text-fig. 1–5, pl. 1, fig. 1–14.

Corvaspis karatajuteae: Tarlo, 1965, p. 19.

Голотип – LIG, № 5-1184, фрагмент медианной пластинки, изображенной В.Н. Каратаюте-Талимаа [Каратаюте-Талимаа, 1962, pl. 1, фиг. 1]; буровая скважина Staciūnai, гл. 850,45 м, Литва; зона *Traquairaspis*, тильжеский горизонт, лохков, нижний девон [Tarlo, 1965].

Материал. Фрагменты пластинок и чешуи из тильжеской свиты нижнего девона Литвы. В Палеонтологическом институте материал отсутствует.

Диагноз. Орнамент в виде коротких продольных дентиновых гребешков. Поверхностные тессеры выражены очень слабо [Tarlo, 1965].

Распространение. Литва; лохков, нижний девон [Каратаюте-Талимаа, 1962; Dineley, Loeffler, 1976].

Incerti ordinis

Семейство Weigeltaspididae Brotzen, 1933

Типовой род – *Weigeltaspis* Brotzen, 1933.

Диагноз. Дорсальная пластинка удлинённая, узкая, в задней половине имеет невысокий срединный гребень. Вентральная пластинка длинная, узкая, с крутыми боковыми стенками и уплощенным дном. Бранхиальные пластинки образуют изогнутые латеральные края панциря; спереди узкие, расширяются в каудальном направлении. Вентральная и бранхиальные пластинки разделены зоной тессер. Есть орбитальные пластинки. Посторбитальные пластинки слабо изогнуты дорсо-вентрально. Орнамент в виде удлинённых дентиновых бугорков с глубоко вырезанными боковыми краями, бугорки разделены довольно широкими промежутками.

Состав. Типовой род.

Замечание. Набором пластинок в панцире вейгельтаспиды напоминают псаммостеид, с которыми их нередко сблизают [Brotzen, 1933b; Wills, 1935; Gross, 1937]. В ревизии, сделанной Л. Тарло [Tarlo, 1965], вейгельтаспиды включены в состав отряда *Psammosteiformes*. Д.В. Обручев [Обручев, 1964] отнес семейство *Weigeltaspididae* к отряду *Traquairaspidida*. Вместе с тем, существует мнение, ставящее под сомнение возможность установления родственных связей *Weigeltaspis* на базе имеющихся данных [Denison, 1956; Ørvig, 1961].

Вейгельтаспиды и траквэраспиды сходны многими признаками (в том числе скульптурой и микростроением). Это ставит под сомнение идентификацию фрагментарного материала. Располагая лишь небольшими фрагментами траквэраспид, мы воздерживаемся от их описания в этом справочнике.

Род *Weigeltaspis* Brotzen, 1933

Weigeltaspis: Brotzen, 1933b, S. 648; Wills, 1935, p. 439; Gross, 1937, S. 12; Берг, 1940, с. 361; Denison, 1956, p. 404; Ørvig, 1961, p. 518; Tarlo, 1964, p. 19, 39, 74; 1965, p. 20–21; Обручев, 1964, с. 63.

Типовой вид – *Weigeltaspis alta* Brotzen, 1933.

Диагноз. См. диагноз семейства.

Видовой состав. *W. alta* Brotzen, 1933; *W. brotzeni* Tarlo, 1964; *W. godmani* Tarlo, 1964; *W. heintzi* Tarlo, 1964.

Распространение. Англия, Норвегия (о. Шпицберген), Украина, Латвия; лохков, нижний девон (по [Tarlo, 1965]).

Замечание. Виды *W. godmani* и *W. heintzi* известны, первый – из Англии, зона *Pteraspis crouchi*, второй – из Норвегии, серия Бен Невис.

Weigeltaspis alta Brotzen, 1933

Weigeltaspis alta: Brotzen, 1933b, S. 648–655, Abb. 1–4; Ørvig, 1961, p. 518–523, text-fig. 1; Tarlo, 1964, p. 19, 39, 74, text-fig. 14C; 1965, p. 21–23, text-fig. 2A, pl. IV, fig. 3–4, pl. V, fig. 1.

Лектотип – Геолого-палеонтологический институт (Халле, Германия), № не указан, дорсальная медиальная пластинка, изображенная Ф. Бротценом [Brotzen, 1933b, Abb. 1]; местонахождение у с. Устечко на лев. бер. р. Днестр (Подолия), Украина; устечковская свита, лохков, нижний девон. Выделен Л. Тарло [Tarlo, 1965, p. 21].

Материал. В Палеонтологическом институте РАН имеются небольшие фрагменты пластинок с характерной скульптурой; типовое местонахождение.

Диагноз. Скульптура в виде крупных дентиновых бугорков, напоминающих формой листья дуба. Бугорки широко разделены, несут тонкие продольные бороздки, сходящиеся проксимально [Tarlo, 1965].

Распространение. Украина; устечская свита (днестровская серия), лохков, нижний девон.

Weigeltaspis brotzeni Tarlo, 1964

Weigeltaspis brotzeni: Tarlo, 1964, p. 112; 1965, p. 23–24, pl. V, fig. 2–3.

Голотип – ВМ(НН), Р. 18266, фрагмент пластинки, изображенный в монографии Тарло [Tarlo, 1965, pl. V, fig. 3]; местонахождение у с. Устечко на лев. бер. р. Днестр, (Подолия), Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон [Tarlo, 1965].

Материал. Известен по малоинформативным фрагментам пластинок. Достоверный материал в коллекциях Палеонтологического института РАН отсутствует.

Диагноз. Скульптура в виде бугорков, напоминающих формой лист дуба. Бугорки размещаются довольно тесно, имеют небольшие размеры (примерно вдвое меньше, чем у *W. alta*: [Tarlo, 1965]).

Распространение. Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон.

Литература

- Алеев Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 247 с.
- Алеев Ю.Г., Новицкая Л.И. Экспериментальное исследование гидродинамических качеств девонских гетеростраков // Палеонтологический журнал. 1983. № 1. С. 3–12.
- Балабай П.П. До фауни птераспид Подільської плити // Геологический журнал. 1959а. Т. 19. № 4. С. 87–90.
- Балабай П.П. До вивчення птераспид нижнього девону Поділля. Повідомлення І. // Наук зап. Природозн. муз. АН УССР. 1959б. Т. 7. С. 3–21.
- Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, нынеживущих и ископаемых. Труды Зоологического института АН СССР. 1940. Т. 5. Вып. 2. С. 87–517.
- Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, нынеживущих и ископаемых. 2-е издание. Труды Зоологического института АН СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. Т. 20. 286 с.
- Быстров А.П. Микроструктура панциря бесчелюстных позвоночных силура и девона. В кн.: Памяти акад. Л.С. Берга. М.: Изд-во АН СССР. 1955. С. 472–523.
- Быстров А.П. *Kolymaspis sibirica* g.n., s.n. – новый представитель нижнедевонских бесчелюстных позвоночных // Вестник Ленинградского университета. 1956. № 18. С. 5–13.
- Валюквичус Ю.Ю., Гладковский В.Т., Каратайте-Талимаа В.Н., Курис В.М., Мельников С.В., Меннер В.Вл. Стратиграфия силура и нижнего девона Северного Тимана // Известия АН СССР, сер. геол. 1983. № 10. С. 53–64.
- Войчишин В.К. Панцирные бесчелюстные (Agnatha) раннего девона Подолии (диссертация). Гос. Природоведческий музей Национ. АН Украины. Львов, 1998. 187 с.
- Карамян А.И. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л.: Наука, 1976. 256 с.
- Каратайте-Талимаа В.Н. Описание остатков даунтонской ихтиофауны Литвы. Научные сообщения Института геологии и географии АН ЛитССР. 1962. № 1. С. 45–58.
- Коссовой Л.С., Обручев Д.В. О нижнем девоне Северного Тимана // Доклады АН СССР. 1962. Т. 147. № 5. С. 1147–1150.
- Каталог оригиналов, хранящихся в Палеонтологическом институте АН СССР. Древние рыбы. Под ред. Новицкой Л.И., Эндельмана Л.Г. М.: Наука, 1982. 253 с.
- Каталог стратотипов венда-девона Литвы. Под ред. Пашкевичуса И.Ю. Вильнюс: Изд-во "РМПП", 1993. 104 с.
- Марк Э.Ю. О роде *Rucnosteus* (Psammosteidae, Agnatha). Труды Института геологии АН ЭССР. 1956. Т. 1. С. 74–88.
- Марк-Курик Э.Ю., Новицкая Л.И. Раннедевонская ихтиофауна на Новой Земле // Известия АН ЭССР. Химия, геология. 1977. Т. 26. № 2. С. 143–149.
- Матухин Р.Г., Меннер В.Вл. Девон и нижний карбон северо-запада Сибирской платформы. Труды СНИИГГиМС, вып. 175. 1974. 129 с.
- Матухин Р.Г., Меннер В.Вл., Соколов П.Н., Решетняк Д.Р. Стратиграфическая основа девонской системы Сибирской платформы. Новосибирск: Роскомнедра, СНИИГГиМС, 1995. 82 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 2000. Издание четвертое. Принят Международным союзом биологических наук. Санкт-Петербург. 221 с.
- Мярсс Т. Система боковой линии лудловского телодонта *Phlebolepis elegans* Pander // Известия АН ЭССР. Геология. 1979. Том 28, № 3. С. 108–111.
- Никифорова О.И., Предтеченский Н.Н. Путеводитель геологической экскурсии по силурийским и нижнедевонским отложениям Подолии. В сб.: Труды к III Международному симпозиуму по границе силура и девона и стратиграфии нижнего и среднего девона. Л.: Изд-во ВСТАГЕИ, 1968. 59 с.
- Новицкая Л.И. Микростроение некоторых Psam-mosteida. В кн.: Обручев Д.В., Марк-Курик Э.Ю. Псаммостеиды (Agnatha, Psammosteidae) девона СССР. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1965. С. 257–282.
- Новицкая Л.И. О происхождении и некоторых направлениях эволюции амфиаспид (Heterostraci) // Докл. АН СССР. 1967. Т. 172. № 5. С. 1222–1225.
- Новицкая Л.И. Новые амфиаспиды (Heterostraci) из нижнего девона Сибири и классификация Amphia-spidoformes. В кн.: Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. М.: Наука, 1968. С. 43–62.
- Новицкая Л.И. Позднесилурийский *Archegonaspis* на острове Вайгач // Палеонтологический журнал. 1970. № 3. С. 105–113.
- Новицкая Л.И. О диагностической оценке орнамента бесчелюстных и рыб // Палеонтологический журнал. 1971. № 4. С. 82–96.
- Новицкая Л.И. О филогенетических связях пораспид (Heterostraci) // Палеонтологический журнал. 1972. № 3. С. 112–120.
- Новицкая Л.И. Рostro-назальная область гетеростраков // Докл. АН СССР. 1973. Т. 209. № 5. С. 1235–1238.
- Новицкая Л.И. О головном мозге и краниальных нервах гетеростраков (бесчелюстные) // Палеонтологический журнал. 1974а. № 2. С. 95–109.
- Новицкая Л.И. Новые данные о ротовой трубке амфиаспид // Палеонтологический журнал. 1974б. № 4. С. 133–136.
- Новицкая Л.И. К ревизии девонских птераспид Подолии // Палеонтологический журнал. 1975. № 4. С. 72–85.
- Новицкая Л.И. О палеоэкологических предпосылках формирования фаун амфиаспид в Сибири. В кн.: Сборник трудов к Международному геологическому конгрессу в Австралии, XXV сессия. Палеонтология, морская геология. М.: Наука, 1976а. С. 95–103.
- Новицкая Л.И. О расчленении курейской свиты по бесчелюстным // Известия АН СССР. Серия геол. 1976б. Т. 1. С. 47–55.
- Новицкая Л.И. О филогенетических связях амфиаспид, циатаспид и кардипельтид (Heterostraci). В сб.: Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. Вып. 2. М.: Наука, 1977. С. 14–22.
- Новицкая Л.И. Морфология древних бесчелюстных. Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 196. М.: Наука, 1983. 183 с.
- Новицкая Л.И. Древнейшие бесчелюстные СССР. Гетеростраки: циатаспиды, амфиаспиды, птераспиды. Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 219. М.: Наука, 1986. 160 с.

- Новицкая Л.И. Амфиаспиды, их стратиграфическое значение и проблема зоогеографических связей. В кн.: Стратиграфия и фауна нижнедевонских отложений тарейского опорного разреза (Таймыр). С.-Пб.: Недра. 1994. С. 116–123.
- Новицкая Л.И. О критериях систематической принадлежности чешуй гетеростраков (Agnatha, Heterostraci; нижний девон Сибири) // Палеонтологический журнал. 1995. № 3. С. 68–75.
- Новицкая Л.И. Висцеральная система палеозойских бесчелюстных (Heterostraci, Thelodonti) и возможные пути перехода к жаберному аппарату челюстноротых позвоночных // Палеонтологический журнал. 1998. № 3. С. 54–63.
- Новицкая Л.И. Адаптации к плаванию во внешней морфологии и скелете древнейших позвоночных (Agnatha: Heterostraci) // Палеонтологический журнал. 2000. № 6. С. 3–13.
- Новицкая Л.И. Об особенностях современных филогенетических исследований. (На примере проблемы происхождения челюстноротых позвоночных) // Палеонтологический журнал. 2002. № 6. С. 3–14.
- Новицкая Л.И., Герман А.Б. Новая амфиаспида (Heterostraci) из нижнего девона Сибирской платформы // Палеонтологический журнал. 1983. № 3. С. 86–92.
- Новицкая Л.И., Каратайте-Талимаа В.Н. Замечания о кладистическом анализе в связи с гипотезой миоптеригий и проблемой происхождения гнатостом. В кн.: Морфология и эволюция животных. М.: Наука, 1986. С. 102–125.
- Новицкая Л.И., Каратайте-Талимаа В.Н. Тип онтогенеза как критерий в реконструкциях филогенетических отношений низших позвоночных // Палеонтологический журнал. 1989. № 1. С. 3–16.
- Новицкая Л.И., Каратайте-Талимаа В.Н., Юрьева З.П. *Paraliaspis* – новый род циатаспид (Cyathaspidiformes, Agnatha) из нижнедевонских отложений Тимано-Печорской провинции // Палеонтологический журнал. 1994. № 3. С. 94–102.
- Новицкая Л.И., Талимаа В.Н., Лебедев О.А. Бесчелюстные и рыбы в экосистемах девонских лагун Сибири и Русской платформы. Проблемы экологии фауны и флоры древних бассейнов. К I Международному конгрессу по палеоэкологии // Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 194. М.: Наука, 1983. С. 86–97.
- Обручев Д.В. Значение ихтиофауны для стратиграфии северо-западного девона // Известия Главного геолого-разведочного управления. 1931. Т. 49. № 9. С. 92–99.
- Обручев Д.В. Описание четырех новых видов рыб Ленинградского девона // Материалы ЦНИГРИ. Палеонтология и стратиграфия. Сборник I. 1933. С. 12–15.
- Обручев Д.В. Новые реконструкции панцирных рыб // Природа. 1936. № 5. С. 128–130.
- Обручев Д.В. Верхнесилурийские и девонские позвоночные Урала // Материалы ЦНИГРИ. Общая серия. 1938. Вып. 2. С. 36–43.
- Обручев Д.В. Девонские рыбы с реки Курейки. В кн.: Академику В.А. Обручеву. Т. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 315–330.
- Обручев Д.В. О некоторых псаммостеидах ленинградского и прибалтийского среднего девона // Докл. АН СССР. 1940. Т. 28. № 8. С. 766–768.
- Обручев Д.В. Остатки *Aspidosteus* n.g. (Heterostraci) из верхнего девона р. Ловати. Материалы по девонским рыбам СССР // Труды Палеонтологического института АН СССР. Том 8, выпуск 4. М.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 7–22.
- Обручев Д.В. *Joglinia* n.g. – последний представитель птераспид из среднего девона Ленинградской области // Докл. АН СССР. 1943а. Т. 41. № 1. С. 36–38.
- Обручев Д.В. Новая реконструкция *Drepanaspis* // Докл. АН СССР. 1943б. Т. 41. № 6. С. 269–272.
- Обручев Д.В. Pсаммостеиды девона СССР и Шпицбергена и эволюция Agnatha. В кн.: Рефераты работ учр. Отд. биол. наук АН СССР 1941–1943. М.-Л., 1944. С. 227–228.
- Обручев Д.В. Эволюция Agnatha // Зоологический журнал. 1945. Т. 24. Вып. 5. С. 257–272.
- Обручев Д.В. О роде *Psammosteus* (Heterostraci) // Докл. АН СССР. 1947а. Т. 56. № 5. С. 517–520.
- Обручев Д.В. Подтип Vertebrata. В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, III. Девонская система. 1947б. С. 191–206.
- Обручев Д.В. Происхождение круглоротых // Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 20. М.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 141–149.
- Обручев Д.В. К биостратиграфии ихтиофаун нижнего и среднего палеозоя СССР // Советская геология. 1958. Т. 11. С. 40–53.
- Обручев Д.В. Род *Tartuosteus* (Psammosteidae) из среднего девона Прибалтики // Палеонтологический журнал. 1961. № 2. С. 107–111.
- Обручев Д.В. Подкласс Heterostraci (Pteraspides). В кн.: Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. Под ред. Обручева Д.В. М.: Наука, 1964. С. 45–82.
- Обручев Д.В. Рыбы и бесчелюстные. В кн.: Стратиграфия СССР. Силурийская система. М.: Недра, 1965. С. 456–458.
- Обручев Д.В. Об эволюции Heterostraci. В сб.: Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. М.: Наука, 1968. С. 21–28.
- Обручев Д.В. Современные теории эволюции низших позвоночных // Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 130. М.: Наука, 1971. С. 332–346.
- Обручев Д.В. Значение позвоночных для корреляции силурийских и нижне-среднедевонских отложений СССР. Труды III Международного симпозиума по границе силура и девона и стратиграфии нижнего и среднего девона (Ленинград, 1968). Т. 2. Л.: Наука, 1973. С. 189–197.
- Обручев Д.В., Марк-Курик Э.Ю. Псаммостеиды (Agnatha, Psammosteidae) девона СССР. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1965. 256 с.
- Преображенский И.А. О некоторых представителях сем. Psammosteidae Ag. // Протоколы Общества естествоиспытателей Юрьевского университета. 1911. Т. 19. Вып. 3, 4. С. 21–36.
- Решение межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы. Девонская система. С региональными и стратиграфическими схемами. Ленинград: ВСЕГЕИ, МСК. 1990.
- Талимаа В.Н. Телодонты силура и девона СССР и Шпицбергена. Вильнюс: Мокслас, 1978. 334 с.
- Черкесова С.В. Общая стратиграфическая характеристика нижнедевонских отложений тарейского опорного разреза. В кн.: Стратиграфия и фауна нижнедевонских отложений тарейского опорного разреза (Таймыр). С.-Пб.: Недра, 1994. С. 7–32.
- Черкесова С.В., Патрунов Д.К., Смирнов М.А. и др. Тарейский нижнедевонский опорный разрез (Центральный Таймыр) // Ученые записки НИИГА. Палеонтология и биостратиграфия. Вып. 22. 1968. С. 5–35.
- Чернов А.А. Геологические исследования Северного Тимана. В сб.: Материалы к познанию геологического строения СССР. МОИП (н. с.). Вып. 6 (10). 1947. С. 1–96.
- Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М.: Советская наука, 1947. 540 с.

- Эйхвальд Э. О рыбах первобытного океана в окрестностях Павловска // Отечественные записки. 1844. Т. 36. № 9. С. 1–22.
- Agassiz L. Recherches sur les poissons fossiles. Neuchâtel. 1835. Vol. 2. P. 85–200.
- Agassiz L. Tableau général des Poissons fossiles. In: Recherches sur les Poissons fossiles. T. 1. Neuchâtel. 1840. P. XXXII—XLIX.
- Agassiz L. Recherches sur les poissons fossiles. Neuchâtel. 1844. Vol. 1. P. 1–188.
- Agassiz L. Monographie des Poissons fossiles du vieux grès rouge ou système Dévonien (Old Red Sandstone) des Isles Britanniques et de Russie. Neuchâtel. 1845a. P. 1–171.
- Agassiz L. Lettres sur les Poissons fossiles du système Dévonien de la Russie // Géologie de la Russie d'Europe et des Montagnes de l'Oural. 1845b. T. 2. Londres et Paris. P. 397–418.
- Alth A. Über die paläozoischen Gebilde Podoliens und deren Versteinerungen // Abh. Geol. Reichsanst. Wien, 1874. Bd. 7. S. 1–80.
- Alth A. Quelques remarques sur les écailles des poissons du genre *Pteraspis* et *Scaphaspis* des terrains paléozoïques du Podolie en Galicie // Mém. C.R. Acad. Sci. Cracov, 1886a. N 11. P. 180–187.
- Alth A. Über die Zusammengehörigkeit der den Fischgattungen *Pteraspis*, *Cyathaspis* und *Scaphaspis* zugeschriebenen Schilder. Beitr. Palaeontol. und Geol. Oester.-Ung. 1886b. Bd. 5. H. 3. S. 61–73.
- Bjerring H.C. Apertures of craniate olfactory organs // Acta Zool. Stockholm. 1989. Vol. 70. № 2. P. 71–85.
- Blieck A. *Althaspis anatirostra* nov. sp., ptéraspide du Dévonien inférieur du Spitsberg // Bulletin Société géologique France. 1975. Vol. 17. N 2. P. 74–77.
- Blieck A. A propos d'*Althaspis vimienensis* White (Vértébrés, Agnathes, Hétérostracés) du Dévonien inférieur de Vimy-Fresnoy (France, P-de-C): Essai sur la répartition géographique et stratigraphique du genre *Althaspis* // Annales de la Société géologique du Nord. 1977. Vol. 97. N 2. P. 115–122.
- Blieck A. Le genre *Rhinopteraspis* Jaekel (Vertébrés, Hétérostracés) du Dévonien inférieur: systématique, morphologie, répartition // Bull. mus. natn. Hist. nat. 4^e sér., 2. Sect. C. 1980. N 1. P. 25–47.
- Blieck A. Le genre *Protopteraspis* Leriche (Vertébrés, Hétérostracés) du Dévonien inférieur nord-Atlantique // Palaeontographica. A. 1981. Bd. 173. N 5/6. P. 141–159.
- Blieck A. Le Hétérostracés (Vertébrés, Agnathes) de l'horizon Vogti (Groupe de Red Bay, Dévonien inférieur du Spitsberg). Paris: CNRS // Cahier de Paléontologie. 1982. 51 p.
- Blieck A. Les Hétérostracés Ptéraspidiformes, Agnathes du Silurien-Dévonien du continent Nord-Atlantique et des blocs avoisinants: Révision systématique, phylogénie, biostratigraphie, biogéographie. Paris: CNRS // Cahier de Paléontologie. 1984. 199 p.
- Blieck A. Paléoenvironnements des Hétérostracés, Vertébrés agnathes ordoviciens à dévoniens // Bull. Mus. natn. Hist. nat. 4^e sér. Vol. 7. Sec. C. 1985. N 2. P. 143–155.
- Blieck A., Goujet D. *Zascinaspis laticephalo* nov. sp. (Agnatha. Heterostraci) du Dévonien inférieur du Spitsberg // Ann. Paléontol. (Vert.-Invert.). 1983. Vol. 69. N 1. P. 43–56.
- Blieck A., Heintz N. The heterostracan faunas in the Red Bay Group (Lower Devonian) of Spitsbergen and their stratigraphical significance: a review including new data // Bull. Soc. Géol. France. 7^e sér. 1979. Vol. 21. N 2. P. 169–181.
- Blieck A., Heintz N. The cyathaspid of the Red Bay Group (Lower Devonian) of Spitsbergen. The Devonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. XIII // Polar Research. 1983. N 1. P. 49–74.
- Bockelie T., Fortey R.A. An early Ordovician vertebrate // Nature. 1976. Vol. 260. N 5546. P. 36–68.
- Branson E.B., Mehl M.G. Fishes of the Jefferson formation of Utah // Journal of Geology. 1931. Vol. 39. N 6. P. 509–531.
- Broad D.S. Amphiaspidiformes (Heterostraci) from the Silurian of the Canadian Arctic Archipelago // Bulletin of Geological Survey of Canada. 1973. N 222. P. 35–51.
- Broad D.S., Lenz A.C. A new Upper Silurian species of *Vernonaspis* (Heterostraci) from Yukon Territory, Canada // Journal of Paleontology. 1972. Vol. 46. N 3. P. 415–420.
- Broad D.S., Dineley D.L. *Torpedaspis*, a new Upper Silurian and Lower Devonian genus of Cyathaspididae (Ostracodermi) from Arctic Canada // Bulletin of Geological Survey of Canada. 1973. N 222. P. 53–91.
- Brotzen F. Die silurischen und devonischen Fischvorkommen in Westpodolien // Palaeontologica. 1933a. Bd. 5. N 3. S. 423–466.
- Brotzen F. *Weigeltaspis* nov. gen. und die Phylogenie der Panzertragenden Heterostraci // Zentr.-bl. Mineral. 1933b. Bd. 1. Abt. B. N 12. S. 648–656.
- Brotzen F. Erster Nachweis von Unterdevon im Ostseegebiete durch Konglomerat-geschiebe mit Fischresten. Teil II // Ztschr. Geschiebeforsch. 1934. Bd. 10. N. 1. S. 1–65.
- Brotzen F. Beiträge zur Vertebratenfauna des Westpodolischen Silurs und Devons. I. *Protaspis arnelli* n. sp. und *Brachipteraspis* n. gen. *latissima* Zych // Arkiv för zoologi. 1936. Bd. 28A. N 22. S. 1–52.
- Bryant W.L. On the structure of *Palaeaspis* and on occurrence in the United States of fossil fishes belonging to the family Pteraspidae // Proceedings of American Philosophical Society. 1926. Vol. 65. N 4. P. 256–271.
- Bryant W.L. Lower Devonian fishes of Beartooth Butte, Wyoming // Proceedings of American Philosophical Society. 1932. Vol. 71. N 5. P. 225–254.
- Bryant W.L. The fish fauna of Beartooth Butte, Wyoming // Proceedings of American Philosophical Society. 1933. Vol. 72. N 5. P. 285–314.
- Bryant W.L. *Cryptaspis* and other Lower Devonian fossil fishes from Beartooth Butte, Wyoming // Proceedings of American Philosophical Society. 1935. Vol. 75. N 2. P. 111–128.
- Bryant W.L. A study of the oldest known vertebrates, *Astraspis* and *Eriptychius* // Proceedings of American Philosophical Society. 1936. Vol. 76, N 4. P. 409–427.
- Bystrow A.P. The microstructure of skeleton elements in some vertebrates from Lower Devonian deposits of the USSR // Acta zool. 1959. Bd. 40. N 1. S. 59–83.
- Caldwell M.W., Wilson M.V.H. Comparison of the body form and squamation of "fork-tailed" agnathans with that of conventional thelodonts // Geobios. Mémoire Spécial. Lyon. 1995. N 19. P. 23–29.
- Claypole E. On the recent discovery of Pteraspidian fish in the Upper Silurian rocks of North America // Quart. J. Geol. Soc. London. 1885. Vol. 41. N 161. P. 48–64.
- Cordier R. Le système nerveux central et les nervs cérébro-spinaux. In: Traité de zoologie. Grassé P. ed. Paris: Masson, 1954. T. 12. P. 202–332.
- Denison R.H. Early Devonian fishes from Utah. II. Heterostraci // Fieldiana: Geology. 1953. Vol. 11. N 7. P. 291–355.
- Denison R.H. Early Devonian vertebrates from the Knoydart formation of Nova Scotia // Fieldiana: Zoology. 1955. Vol. 37. P. 449–464.
- Denison R.H. A review of the habitat of the earliest vertebrates // Fieldiana: Geology. 1956. Vol. 11. N 8. P. 359–457.
- Denison R.H. Fishes of the Devonian Holland Quarry shale of Ohio // Fieldiana: Geology. 1960. Vol. 11. N 10. P. 555–613.
- Denison R.H. Feeding mechanisms of Agnatha and early Gnathostomes // Amer. Zool. 1961. Vol. 1. P. 177–181.

- Denison R.H. New Silurian Heterostraci from south-eastern Yukon // Fieldiana: Geology. 1963. Vol. 14. N 7. P. 105–141.
- Denison R.H. The Cyathaspididae a family of Silurian and Devonian jawless vertebrates // Fieldiana: Geology. 1964. Vol. 13. N 5. P. 309–473.
- Denison R.H. *Cardipeltis* an early Devonian agnathan of the order Heterostraci. Fieldiana. // Geology. 1966. Vol. 16. N 4. P. 89–116.
- Denison R.H. A new *Protaspis* from the Devonian of Utah, with notes on the classification of Pteraspidae // Zoological Journal of the Linnean Society. 1967. Vol. 47, N 311. P. 31–37.
- Denison R.H. Revised classification of Pteraspidae with description of a new form from Wyoming // Fieldiana: Geology. 1970. Vol. 20. N 1. P. 1–41.
- Denison R.H. On the tail of the Heterostraci (Agnatha) // Intern. J. Function. Biol. Forma et functio. 1971. Vol. 4. P. 87–99.
- Denison R.H. Growth and wear of the shield in Pteraspidae (Agnatha) // Palaeontographica A. 1973. Bd. 143. N 1/6. S. 1–10.
- Devillers C. Le crâne des poissons. In: Traité de zoologie. Grassé P. ed. Paris: Masson. 1958. T. 13. Fasc. 1. P. 551–687.
- Dineley D.L. Notes on the genus *Corvaspis* // Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, B. 1953. Vol. 65. P. 166–181.
- Dineley D.L. Armor plated and jawless Devonian fish. Natural History. 1964. Vol. 73. N 7. P. 48–53.
- Dineley D.L. New species of *Ctenaspis* (Ostracodermi) from the Devonian of Arctic Canada. In: Essays Palaeontol., in Honour of Loris Shano Russell. Athlon. 1976. P. 26–44.
- Dineley D.L., Loeffler E.J. Ostracoderm faunas of the Delorme and associated siluro-devonian formations N.W.T., Canada // Special Papers in Palaeontology. 1976. N 18. P. 1–214.
- Dollo L. Le *Pteraspis* dans l'Ardenne. // C. r. Acad. sci. 1903. Vol. 136. P. 699–701.
- Donoghue P.C.J., Forey P.L., Aldridge R.J. Conodont affinity and chordate phylogeny // Biological Reviews of Cambridge Philosophical Society. 2000. Vol. 75. P. 191–252.
- Drevermann F. Über *Pteraspis dunensis* F. Roemer sp. // Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft. 1904. Bd. 56. H. 3. S. 275–289.
- Eichwald E. Ueber die Fische des devonischen Systems in der Gegend von Pawlowsk // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. 1844. Vol. 17. N 4. P. 824–843.
- Eichwald E. Nachtrag zu der Beschreibung der Fische des devonischen Systems aus der Gegend von Pawlowsk. // Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou. 1846. Vol. 19. Pt. 2, N 4. P. 277–318.
- Eichwald E. Lethaea Rossica, ou Paléontologie de la Russie décrite et figurée. Vol. I, Ancienne période. Stuttgart. 1860. P. 1–1657.
- Elliott D.K. A reassessment of *Astraspis desiderata*, the oldest North American vertebrate // Science. 1987. Vol. 237. P. 190–192.
- Fahlbusch K. *Pteraspis dunensis* Roemer: Eine Neubearbeitung der Pteraspidenfunde (Agnathen) von Overath (Ber. Köln) // Palaeontographica A. 1957. Bd. 108. S. 1–56.
- Flower R., Wayland-Smith R. Cyathaspid fishes from the Vernon Shale of New York // Bull. Mus. Comp. Zool. 1952. Vol. 107. P. 355–387.
- Fontaine M. Formes actuelles des Cyclostomes. Muscles. Système nerveux. Organes des sens. In: Traité de zoologie. Grassé P. ed. Paris. 1958. T. 13. Fasc. 1. P. 39–58.
- Forey P.L. Yet more reflections on agnathan-gnathostome relationships // Journal of Vertebrate Paleontology. 1984. Vol. 4. N 3. P. 330–343.
- Forey P.L., Janvier Ph. Agnathans and the origin of jawed vertebrates // Nature. 1993. Vol. 361. P. 129–134.
- Fowler H. New taxonomic names of fish-like vertebrates. // Notulae natur. 1947. Vol. 187. P. 1–16.
- Føyn S., Heintz A. The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitsbergen. VIII. The English-Norwegian-Swedish expedition 1939. Geological results // Skr. Svalb. Ishavet. 1943. Vol. 85. P. 1–51.
- Gagnier P.-Y. The oldest vertebrate: a 470-million-year-old jawless fish, *Sacabambaspis janvieri*, from the Ordovician of Bolivia // Nat. Geographic Research. 1989. Vol. 5. P. 250–253.
- Gagnier P.-Y., Blicek A.R.M., Rodrigo G. First ordovician vertebrate from South America // Geobios. 1986. N 19. Fasc. 5. P. 629–634.
- Geinitz H.B. Ueber ein Graptolithen-führenden Geschiebe mit *Cyathaspis* von Rostock // Ztschr. Dscht. geol. Ges. 1884. Bd. 36. S. 854–857.
- Gorbman A., Tamarin A. Pituitary development in cyclostomes compared to higher vertebrates. Pars distalis of the pituitary gland - structure, function and regulation. Ed. Joshimura F., Gorbman A. Elsevier Science Publishers B.V. (Biomedical Division). Amsterdam. 1986. P. 3–14.
- Gross W. Die Fische des mittleren Old Red des Süd-Livlands // Geologischen Palaeontol. Abhandlungen, Neue Folge. 1930. Bd. 22. N 2. S. 123–156.
- Gross W. Die Fische des baltischen Devons // Palaeontographica A. 1933a. Bd. 79. S. 1–74.
- Gross W. Die unterdevonischen Fische und Gigantostrecken von Qverath. // Abhandlungen der Preußischen Geologischen Landesanstalt. Neue Folge. 1933b. N 145. S. 41–67.
- Gross W. Histologische Studien am Aussenskelett fossiler Agnathen und Fische // Palaeontographica A. 1935. Bd. 83. S. 1–60.
- Gross W. Die Wirbeltiere des rheinischen Devons. T. II // Abhandlungen der Preußischen Geologischen Landesanstalt, Neue Folge. 1937. N 176. S. 8.
- Gross W. Die Fischfaunen des baltischen Devons und ihre stratigraphische Bedeutung // Korr.-Bl. Naturf. Ver. Riga. 1942. Bd. 64. S. 373–436.
- Gross W. Die Agnathen und Acanthodier des obersilurischen Beyrichienkalks // Palaeontographica A. 1947. Bd. 96. S. 91–158.
- Gross W. Die paläontologische und stratigraphische Bedeutung der Wirbeltierfaunen des Old Reds und der marinen altpaläozoischen Schichten // Abhandlungen Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. 1950. N 1. S. 1–130.
- Gross W. Aufbau des Panzers obersilurischen Heterostraci und Osteostraci Norddeutschlands (Geschiebe) und Oesels // Acta zool. 1961. Bd. 42. S. 73–150.
- Gross W. *Drepanaspis gemundenensis* Schlüter // Palaeontographica A. 1963. Bd. 121. S. 133–155.
- Halstead L.B. The pattern of vertebrate evolution. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1969. 209 p.
- Halstead L. The presence of a spiracle in the Heterostraci (Agnatha) // Zoological Journal of the Linnean Society. 1971. Vol. 50. N 2. P. 195–197.
- Halstead L.B. The heterostracan fishes // Biol. Rev. 1973a. Vol. 48. P. 279–332.
- Halstead L.B. Affinities of the Heterostraci (Agnatha) // Biological Journal of the Linnean Society. 1973b. Vol. 5, N 4. P. 339–349.
- Halstead L.B. Vertebrate. Hard tissues. The Wykeham science series. Wykeham publications (London). London and Winchester LTD, 1974. 180 p.
- Halstead L.B., Whiting H.P. A new interpretation of the internal anatomy of the Heterostraci (Agnatha) // Nature. 1965. Vol. 206. N 4980. P. 148–150.
- Heintz A. Beitrag zur Kenntnis der devonischen Fischfauna Ost-Grönlands // Skr. Svalb. Ishavet. 1932. N 42. S. 1–27.

- Heintz A. Neuer Fund von *Archegonaspis* in einem obersilurischen Geschiebe. // Ztschr. Geschiebeforschung. 1933. Bd. 9. H. 3. S. 123–131.
- Heintz A. The dorsal shield of *Psammolepis paradoxa* Agassiz // Journal of the Paleontological Society of India. 1957. Vol. 2. P. 153–162.
- Heintz A. Les organes olfactifs des Heterostraci. // Pro-blèmes actuels de Paléontologie. T. 104. 1962. P. 13–29.
- Heintz A. Phylogenetic aspects of myxinoids. In: The biology of Myxine. Oslo. 1963. P. 9–21.
- Heintz N. *Gigantaspis* – a new genus of fam. Pteraspidae from Spitsbergen. A preliminary note // Årb. Norsk polarinst. 1962. N 19609. P. 22–27.
- Hertwig O. Ueber des Hautskelett der Fische // Morphol. Jb. 1876. Bd. 2. S. 328–395.
- Holmgren N. Studies on the head in fishes, embryological, morphological, and phylogenetical researches. Pt 1. Development of the skull in sharks and rays // Acta zool. 1940. Bd. 21. P. 51–267.
- Holmgren N. General morphology of the lateral sensory line system of the head in fish // Kgl. sven. vetenskapsakad. handl. 1942. Vol. 20, N 1. P. 1–46.
- Jaekel O. Die Organisation und systematische Stellung der Asterolepiden // Zeits. Deutsch. Geol. Ges. 1903. N 55. S. 41–60.
- Jaekel O. Die Wirbeltiere. Eine Übersicht über die fossilen und lebenden Formen. Berlin. 1911. 252 S.
- Jaekel O. Die Mundbildung der Placodermen. // Sitzber. Ges. Naturf. Fr. Berlin. 1919. N 3–4. S. 73–110.
- Jaekel O. Die Atemorgane der Wirbeltiere in phylogenetischer Beleuchtung // Zool. Anz. 1927a. Bd. 70, H. 11/12. S. 273–303.
- Jaekel O. Der Kopf der Wirbeltiere // Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch. 1927b. Bd. 27. S. 815–974.
- Janvier P. The structure of the nasohypophysial complex and the mouth in fossil and extant cyclostomes, with remarks on Amphiaspidiformes // Zool. Scripta. 1974. Vol. 3, N 3. P. 193–200.
- Janvier P. Les yeux des Cyclostomes fossiles et le problème de l'origine des Myxinoïdes // Acta zool. 1975. Bd. 56, N 1.
- Janvier P. The phylogeny of Craniata, with particular reference to the significance of fossil "agnathans" // Journal of Vertebrate Paleontology. 1981. Vol. 1, N 2. P. 121–159.
- Jarvik E. Théories de l'évolution des Vertébrés. Paris: Librairies l'Académie médecine. 1960. 104 p.
- Jarvik E. Basic Structure and Evolution of Vertebrates. 1980. Vol. 1. London: Academic Press. 575 p.
- Kermack K.A. The functional significance of the hypocercal tail in *Pteraspis rostrata*. // J. Exp. Biol. 1943. Vol. 20, N 1. P. 23–27.
- Kiaer J. Upper Devonian fish remains from Ellesmereland, with remarks on Drepanaspis. // Rept. 2d Norweg. Arctic Exped. "Fram". 1915. N 33. P. 1–58.
- Kiaer J. The structure of the mouth of the oldest known vertebrates, pteraspids and cephalaspids // Palaeontographica A. 1928. Bd. 1. S. 117–134.
- Kiaer J. *Ctenaspis* a new genus of Cyathaspidian fishes // Skrifter om Svalbard og Ishavet. 1930. Vol. 33. P. 1–7.
- Kiaer J. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. IV. Suborder Cyathaspida // Skrifter om Svalbard og Ishavet. 1932. Vol. 52. P. 7–26.
- Kiaer J., Heintz A. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. V. Suborder Cyathaspida. Pt 1. Tribe Poraspidei. Family Poraspidae Kiaer // Skrifter om Svalbard og Ishavet. 1935. Vol. 40. P. 1–138.
- Kleesment A., Mark-Kurik E. Lower Devonian. Geology and mineral resources of Estonia. Estonian Academy Publishers. Tallinn. 1997. P. 107–111.
- Kunth A. Ueber *Pteraspis*. // Ztschr. Dtsch. geol. Ges. 1872. Bd. 24. S. 1–8.
- Kupffer C.W. Die Entwicklung des Kopfes von *Ammocoetes planeri*. // Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. 1894. N 2. S. 1–79.
- Lankester E.R. Restoration of *Pteraspis* // Geologist. 1864a. N 7. P. 136.
- Lankester E.R. On the discovery of the scales of *Pteraspis*, with some remarks on the cephalic shields of that fish // Quart. J. Geol. Soc. 1864b. Vol. XX. P. 194–197.
- Lankester E.R. On the genus *Pteraspis*. // Geol. Mag. 1865. Vol. 1. P. 292–293.
- Lankester E.R. On the discovery of the remains of cephalaspidian fishes in Devonshire and Cornwall; and on the identity of *Steganodictyum* McCoy, with genera of those fishes // Quart. J. Geol. Soc. 1868. Vol. 24. P. 546–547.
- Lankester E.R. A monograph of the fishes of the Old Red sandstone of Britain. Pt. 1. The Cephalaspidae. London: Monogr. Palaeontogr. 1868-1870. Vol. 21. P. 1-32, Vol. 23. P. 33–62.
- Lankester E.R. Note on *Scaphaspis knerii* // Geol. Mag. 1870. Vol. 7. P. 398–399.
- Lankester E.R. On *Scaphaspis* and *Pteraspis* // Geol. Mag. 1873a. Vol. 10. P. 190–192, 478–479.
- Lankester E.R. On *Holaspis sericeus* and on the relationships of the fish genera *Pteraspis*, *Cyathaspis* and *Scaphaspis* // Geol. Mag. 1873b. Vol. 10. P. 241–245, 331–332.
- Lankester E.R. Magister Schmidt on the shields of *Pteraspis* and *Scaphaspis* // Geol. Mag. 1874. Vol. 2, N 1. P. 288.
- Lehman J.P. L'évolution des Vertébrés inférieurs. Quelques problèmes. Paris. Monographies Dunod. 1959. P. 1–188.
- Leriche M. *Pteraspis* de Liévin (Pas-de-Calais) *Pteraspis crouchi* Lankester // Ann. Soc. Géol. Nord. 1903. Vol. 32. P. 161–175.
- Leriche M. Contribution à l'étude des poissons fossiles du Nord de la France et des régions voisines. I. Les Poissons siluriens et dévoniens du Nord de la France // Mém. Soc. géol. Nord. 1906. Vol. 5. P. 1–356.
- Leriche M. Les "*Pteraspis*" du Dévonien de la Belgique // Bull. Soc. belge Géol., Pal., Hydr. 1924. Vol. 33. P. 143–159.
- Leriche M. Note complémentaire sur le "*Pteraspis*" de Wihéries (*P. dunensis* F. Roemer) // Bull. Soc. belge Géol., Pal., Hydr. 1925. Vol. 34. P. 75–84.
- Loeffler E.J., Dineley D.L. A new species of *Corvaspis* (Agnatha, Heterostraci) from the Upper Silurian to Lower or Middle Devonian of the North-West Territories, Canada // Palaeontology. 1976. Vol. 19. N 4. P. 757–766.
- Loeffler E.J., Jones B. An ostracoderm fauna from the Leopold formation (Silurian to Devonian) of Somerset Island, North-West Territories, Canada // Palaeontology. 1976. Vol. 19. N 1. P. 1–15.
- Loeffler E.J., Jones B. Additional Late Silurian ostracoderms from the Leopold formation of Somerset Island North-West Territories, Canada // Palaeontology. 1977. Vol. 20. N 3. P. 661–674.
- Loeffler E.J., Thomas R.G. A new pretaspidian ostracoderm from the Devonian Senni Beds Formation of South Wales and its stratigraphic significance // Palaeontology. 1980. Vol. 23. N 2. P. 287–296.
- Marinelli W., Strenger A. Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. I. Lief. Lampetra fluviatilis (L.). Wien. 1954. S. 1–80.
- Marinelli W., Strenger A. Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. II. Lief. Myxine glutinosa (L.). Wien. 1956. S. 81–172.
- Marinelli W., Strenger A. Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. III. Lief. Squalus acanthias (L.). Wien. 1959. S. 173–308.

- Mark E. Mönningatest kohastumisnähtustest psammosteiididel (Certain Adaption Phenomena in the Psammosteids). Geol. märkmed 1. Tallinn, 1961. P. 30–34.
- Mark-Kurik E. New finds of psammosteids (Heterostraci) in the Devonian of Estonia and Latvia. // Eesti NSV Tead. Acad. Keemia. Geol. 1968. N 4. P. 409–424.
- Mark-Kurik E. Discovery of new Devonian fish localities in the Soviet Arctic // Известия АН ЭССР. Химия, геология. 1974. Т. 23. № 4. С. 332–335.
- Märss T. Structure of *Tolypelepis* from the Baltic Upper Silurian. // Известия АН ЭССР, Химия, геология. 1977а. Т. 26. № 1. С. 57–69.
- Märss T. The Upper Silurian cyathaspid *Archegonaspis* from the East Baltic // Известия АН ЭССР. Химия, геология. 1977б. Т. 26, № 2. С. 129–133.
- Miles R.S. Palaeozoic fishes. London: Chapman and Hall. 1971. 259 p.
- Novitskaya L. Les Amphiaspides (Heterostraci) du Dévonien de la Sibérie. Paris: CNRS, Cahiers de Paléontologie. 1971. 130 p.
- Novitskaya L. *Liliaspis* – ein Poraspid aus dem Unterdevon von Ural und einige Bemerkungen über die Phylogenie der Poraspiden // Palaeontographica A. 1973. Bd. 143. S. 25–34.
- Novitskaya L. Sur la structure interne et les liens phylogénétiques des Heterostraci // Problèmes actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés). Colloques intern. du C.N.R.S. 1975. T. 218. P. 31–40.
- Novitskaya L. Critères taxonomiques en classification des Agnathes // Cybium. 3^e sér. 1977а. Vol. 1. P. 83–94.
- Novitskaya L. Phylogenetic relations between fossil and recent Agnatha // Journal of Palaeontological Society of India. 1977b. Vol. 20 (Jurij Alexandrovich Orlov memorial number). P. 48–51.
- Novitskaya L.I. The problem of the relationship between agnathan and gnathostome vertebrates // Acta Palaeontologica Polonica. 1981. Vol. 26. N 1. P. 9–18.
- Novitskaya L.I. Heterostraci: ecology, internal structure, ontogeny. In: Fossil fishes as living animals. Vol. 1. Tallinn: "Academia". 1992. P. 51–60. (Труды II Между-нар. коллоквиума по среднепалеозойским рыбам. Таллинн, Ин-т геологии АН ЭССР).
- Novitskaya L.I. Definitive morphology of palaeozoic agnathans (Heterostraci, Osteostraci) as information on their ontogenetic type and phylogenetic relationships. // Modern Geology. 1993. Vol. 18. P. 115–124.
- Novitskaya L.I. The visceral system of paleozoic agnathans (Heterostraci, Thelodonti) and possible ways of transition to the branchial apparatus of gnathostome vertebrates // Paleontological Journal. 1998. Vol. 32, N 3. P. 269–277 (Translated from Paleontol. Zhurn, № 3, 1998. P. 54–63).
- Novitskaya L.I. Adaptation for swimming in the external morphology and skeleton of early vertebrates (Agnatha: Heterostraci) // Paleontological Journal. 2000. Vol. 34. N 6. P. 583–592 (Translated from Paleontol. Zhurn, № 6, 2000. P. 3–13).
- Novitskaya L.I., Turner S. *Turinia pagei* (Powrie): a new reconstruction of the soft organs of the cephalothorax. // Memoirs of the Queensland Museum. 1998. Vol. 42. N 2. P. 533–544.
- Obruchev D. Body-form, fins and mode of life of earliest vertebrates. XVth International Congr. Zool. Sect. V. 1959. Paper 10. P. 1–2.
- Obruchev D. On the evolution of the Heterostraci. Problèmes actuels de Paléontologie. 1967. T. 163. P. 37–43.
- Obruchev D., Karatajūte-Talimaa V. Vertebrate faunas and correlation of the Ludlovian-Lower Devonian in eastern Europe // Journal Linn. Soc. (Zool.). 1967. Vol. 47. N 311. P. 5–14.
- Ørvig T. Remarks on the vertebrate fauna of the Lower Upper Devonian of Escuminac Bay, P. Q., Canada // Arkiv. f. Zool. 1957а. Ser. 2. Vol. 10. N 6. P. 367–426.
- Ørvig T. Notes on some Palaeozoic lower vertebrates from Spitsbergen and North America // Norsk. Geol. Tidsskrift. 1957b. Vol. 37. P. 285–353.
- Ørvig T. The teeth and their hard tissues through the ages // Zool. Rev. 1958а. N 2/3. P. 29–63.
- Ørvig T. *Pycnaspis splendens*, new genus, new species, a new ostracoderm from the Upper Ordovician of North America // Proceedings of the United States National Museum. 1958b. Vol. 108. N 3391. P. 1–23.
- Ørvig T. Notes on some early representatives of the Drepanaspida (Pteraspidomorphi, Heterostraci) // Arkiv för zoologi. 1961. Serie 2. Bd. 12. N 33. P. 515–535.
- Ørvig T. Palaeohistological notes. 2. Certain comments on the phyletic significance of acellular bone tissue in early lower vertebrates // Arkiv för zoology. Serie 2. 1965. Bd. 16. N 29. P. 551–556.
- Ørvig T. The dermal skeleton: general considerations. Curr. probl. lower vert. phylogeny. Nobel Sympos. 1968. N 4. P. 373–397.
- Ørvig T. Description, with special reference to the dermal skeleton, of a new radotinid arthrodire from the Gedinnian of Arctic Canada. Problèmes actuels de Paléontologie. 1975. T. 218. P. 41–71.
- Pander C.H. Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der russisch-baltischen Gouvernements. St.-Petersburg. 1856. 91 S.
- Parrot F. Essai sur les ossements fossiles des bords du Lac de Burtneck, en Livonie // Mém. Acad. Sci. St.-Petersbourg. 1836. Sér. 4. Sci. natur. T. 4. Livr. 2. P. 1–94.
- Pellerin N.M., Wilson M.V.H. New evidence for structure of Irregulariaspididae tails from Lochkovian beds of the Delorme group, Mackenzie Mountains, Northwest Territories, Canada // Geobios, Mémoire spécial. Lyon. 1995. N 19. P. 45–50.
- Repetski J.E. A fish from the Upper Cambrian of North America // Science. 1978. Vol. 200. N 4341. P. 529–531.
- Ritchie A. *Arandaspis prionotolepis*. The southern four-eyed fish. In: Kadimakara – the extinct vertebrates of Australia. Rich P.V., Van Tets G.F. and Knight F., eds. Victoria: Pioneer Design Studio. 1985.
- Ritchie A., Gilbert-Tomlinson J. First Ordovician vertebrates from Southern Hemisphere // Alcheringa. 1977. Vol. 1. N 3. P. 351–368.
- Rohon J. Die obersilurischen Fische von Oesel. II. T. Selachii, Dipnoi, Ganoidei. Pteraspidae und Cephalaspidae // Mem. Acad. Sci. St.-Petersbourg (7). 1893. Vol. 41. N 5. P. 1–124.
- Rohon J.V. Die devonischen Fische von Timan in Russland // Věstník České Spol. Nauk. 1899. R. 8. P. 1–77.
- Rohon J.V. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Psammosteiden // Sitzungsber. Kgl. böhmisch Ges. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. 1901. Bd. 16. S. 1–31.
- Ružička R. *Psammosteus (Ganosteus) perneri* n. sp. Contribution à la connaissance des poissons du Paléozoïque de la Bohême // Věstník Státn. Geol. Ústavu Českoslov. Republ. 1929. R. 5. P. 166–171.
- Salter J. On the occurrence of a fish (*Pteraspis*) in the Lower Ludlow Rock. // Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 3. 1889. Vol. 4. N 4.
- Säve-Söderbergh G. Notes on the dermal bones of the head in *Osteolepis macrolepidotus* Ag. and the interpretation of the lateral line system in certain primitive vertebrates // Zool. Bidrag. 1941. Vol. 20. P. 523–541.
- Schmidt F. Note on *Pteraspis kneri* // Geological Magazine. 1873а. Vol. 10. P. 152–153.
- Schmidt F. Further remarks on *Pteraspis* // Geological Magazine. 1873b. Vol. 10. P. 330–331.

- Schmidt F. Ueber neue Silurische Fischfunde auf Oesel // Neues Jb. Min. 1893.
- Sholdice J.A., McMillan D.B. Pituitary cysts in the sea lamprey of the Great Lakes. *Petromyzon marinus* // Gen. Comp. Endocr. 1985. Vol. 57. P. 135–149.
- Smith M.P., Sansom I.J. The affinity of *Anatolepis* Bockelie, Fortey // *Geobios. Mémoire special*. Lyon. 1995. N 19. P. 61–64.
- Smith M.M., Sansom I.J., Smith P. Diversity of the dermal skeleton in Ordovician to Silurian vertebrate taxa from North America: histology, skeletogenesis and relationships // *Geobios, Mémoire special*. Lyon. 1995. N 19. P. 65–70.
- Soehn K.L., Wilson M.V.H. Intraspecific variation and growth anomalies in Wenlockian (Silurian) Cyathaspidiformes (Heterostraci, Agnatha) from Canada // *Geobios, Mémoire special*. Lyon. 1995. N 19. P. 71–77.
- Stensiö E. On the sensory canals of *Pteraspis* and *Palaeaspis* // K. Vet. Akad. Arkiv. f. Zool. 1926. Vol. 18A. N 19. P. 1–14.
- Stensiö E. The Downtonian and Devonian Vertebrates of Spitsbergen. Fam. Cephalaspidae // *Skrifter om Svalbard og Ishavet*. 1927. Vol. 12. P. 1–391.
- Stensiö E. The Cephalaspids of Great Britain. London: British Museum (Natural History). 1932. 220 p.
- Stensiö E. Les Cyclostomes fossiles ou ostracodermes. In: *Traité de zoologie*. Grassé P. ed. Paris: Masson. 1958. T. 13. Fasc. 1. P. 173–426.
- Stensiö E. The brain and the cranial nerves in fossil, lower craniate vertebrates // *Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo. I. Mat.-Naturv. Klasse, Ny Serie*. 1963. N 13. 120 p.
- Stensiö E. Les Cyclostomes fossiles ou ostracodermes. In: *Traité de paleontology*. Piveteau J., ed. Paris: Masson. 1964. T. 4. Vol. 1. P. 96–385.
- Stensiö E. The Cyclostomes with special reference to the diphyletic origin of the *Petromyzontida* and *Myxinoidea* // *Curr. probl. lower vert. phylogeny*. Nobel Sympos. 1968. N 4. P. 13–71.
- Strand E. Zoologische und paläontologische Ergebnisse von den Svalbard – und Eismeer – Untersuchungen Norwegens. // *Folia Zool. Hydrobiol.* 1934. Vol. 5. N 2. P. 326–330.
- Tarlo L.B. (Halstead). The Downtonian ostracoderm *Corvaspis kingi* Woodward, with notes on the development of dermal plates in the Heterostraci // *Palaeontology*. 1960. Vol. 3. Pt. 2. P. 217–226.
- Tarlo L.B. (Halstead). *Rhinopteraspis cornubica* (McCoy) with notes on the classification and evolution of the pteraspids // *Acta palaeontologica Polonica*. 1961. Vol. 6. N 4. P. 367–402.
- Tarlo L.B. (Halstead). The classification and evolution of the heterostraci // *Acta palaeontologica Polonica*. 1962a. Vol. 7. P. 249–290.
- Tarlo L.B. (Halstead). Lignéés évolutives chez les ostracodermes hétérostracés // *Problèmes actuels de Paléontologie*. 1962b. T. 104. P. 31–37.
- Tarlo L.B. (Halstead). Psammosteiformes (Agnatha) – a review with descriptions of new material from the Lower Devonian of Poland. I. General Part. *Paleont. Polon.* 1964. N 13. P. 1–135.
- Tarlo L.B. (Halstead). Psammosteiformes (Agnatha) – a review with descriptions of new material from the Lower Devonian of Poland. II. Systematic part. *Palaeont. Polon.* 1965. N 15. P. 1–168.
- Tarlo L.B. (Halstead). The tessellated pattern of dermal armour in the Heterostraci // *Journal of the Linnean Society (Zool.)*. 1967. Vol. 47. P. 45–54.
- Traquair R.H. On *Psammosteus taylori*, a new fossil fish from the Upper Old Red Sandstone of Morayshire // *Ann. Scottish Natur. Hist.* 1894. Vol. 3. P. 225–226.
- Traquair R.H. The extinct vertebrate animals of the Moray Firth Area. In: *A vertebrate fauna of the Moray Basin*. Edinburgh. 1896. V. 2. P. 235–285.
- Traquair R.H. Additional notes on the fossil fishes of the Upper Old Red Sandstone of the Moray Firth Area // *Proceedings of the Royal Physical Society of Edinburgh*. 1897. Vol. 13. P. 376–385.
- Traquair R.H. Report on fossil fishes collected by the Geological Survey of Scotland in the Silurian rocks of the South of Scotland // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 1899. Vol. 39. Pt 3. N 32. P. 827–864.
- Trautschold H. Ueber *Dendrodus* und *Cocosteus* // *Verh. Russ. Miner. Ges. St. Petersburg* (2). 1880. Bd. 15. S. 139–156.
- Trautschold H. Ueber *Cocosteus megalopteryx* Trd., *Cocosteus obtusus* und *Chelyophorus verneuli* Ag. // *Ztschr. Deutsch. geol. Ges.* 1889. Bd. 41. S. 35–48.
- Turner S. Remarks on the early history of chondrichthyans, thelodonts, and some "higher elasmobranchs". // *AAP Hornibrook Symposium, Geological Survey of New Zealand Record*. 1985. Vol. 9. P. 93–95.
- Turner S. Monophyly and interrelationships of the Thelodonti. In: *Early vertebrates and related problems of evolutionary biology*. Chang M.-m., Liu Y.-h., Zhang G.-r., eds. Beijing: Science Press, 1991. P. 87–119.
- Turner S., Van der Bruggen W. The Thelodonti, an important but enigmatic group of Palaeozoic fishes // *Modern Geology*. 1993. Vol. 18. P. 125–140.
- Wängsjö G. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. IX. Morphologic and systematic studies of the Spitsbergen Cephalaspids // *Skr. Norsk. Polarinst.* 1952. N 97. 657 p.
- Watson D.M.S. A consideration of ostracodermes // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B*. 1954. Vol. 238. N 652. P. 1–25.
- White E.I. The ostracoderm *Pteraspis* Kner and the relationships of the agnathous vertebrates // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, series B*. 1935. Vol. 225. N 527. P. 381–457.
- White E.I. New pteraspids from South Wales // *Quart. Journ. Geol. Soc.* 1938. Vol. 94. Pt. 1. P. 85–115.
- White E.I. The genus *Phialaspis* and the "*Psammosteus* Limestones". // *Quart. Journ. Geol. Soc.* 1946. Vol. 101. Pt 3-4. P. 207–242.
- White E.I. The vertebrate faunas of the Lower Old Red Sandstone of the Welsh Borders. *Pteraspis leathensis* White. A Dittonian Zone-fossil // *Bulletin of the British Museum (Natural History)*. 1950. Vol. 1. N 3. P. 49–67.
- White E.I. Preliminary note on the Range of *Pteraspis* in Western Europe // *Bull. Inst. Sci. nat. Belg. Bruxelles*. 1956. Vol. 32, N 10. P. 1–10.
- White E.I. On *Cephalaspis lyelli* Agassiz // *Palaeontology*. 1958. Vol. 1. Pt 2. P. 99–105.
- White E.I. Notes on Pteraspids from Arcois and the Ardenne // *Bull. Inst. Roy. Sci. nat. Belg., Bruxelles*. 1960. Vol. 36. N 6. P. 1–16.
- White E.I. The Old Red Sandstone of Brown Clee Hill and the adjacent area. Pt III. Paleontology // *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geol.* 1961. Vol. 5. N 7. P. 243–310.
- White E.I. Form and growth in *Belgicaspis* (Heterostraci) // *Palaeontographica A*. 1973. Bd. 143. N 1/6. S. 11–24.
- White E., Moy-Thomas J. Notes on the nomenclature of fossil fishes. Pt II. Homonyms D.-L. // *Ann. Mag. Natur. Hist.* 1940. Vol. 6. P. 98–103.
- White E., Moy-Thomas J. Notes on the nomenclature of fossil fishes. Pt III. Homonyms M.-Z. *Ann. Mag. Natur. Hist.* 1941. Vol. 7. P. 395–400.

- Whiting H.P., Halstead L.B. The brain of the Heterostraci (Agnatha) // *Nature*. 1965. Vol. 207. N 4999. P. 829–831.
- Whitley G. The Nomenclator Zoologicus and some new fish names. *Australian Nat.* 1940. Vol. 10. P. 241–243.
- Wilson M.V.H., Caldwell M.W. New Silurian and Devonian fork-tailed "thelodonts" are jawless vertebrates with stomachs and deep bodies // *Nature*. 1993. Vol. 361. P. 442–444.
- Wilson M.V.H., Caldwell M.W. The Furcacaudiformes: a new order of jawless vertebrates with the thelodont scales, based on articulated Silurian and Devonian fossils from Northern Canada // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1998. Vol. 18. N 1. P. 10–29.
- Wills L.J. Rare and new ostracoderm fishes from the Downtonian of Shropshire // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 1935. Vol. 58. Pt II. N 18. P. 427–447.
- Woodward A.S. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Pt 2. London. 1891. 576 p.
- Woodward A.S. The problem of the primaeval sharks // *Natur. Sci.* 1895. Vol. 6. N 35. P. 38–43.
- Woodward A.S. On the Upper Devonian ostracoderm, *Psammosteus taylori* // *Ann. Mag. Natur. Hist.* (8). 1911. Vol. 8. P. 649–652.
- Woodward A.S. Note on a new cyathaspidian fish from the Upper Downtonian rocks of Corvedale // *Quart. J. Geol. Soc.* London. 1934. Vol. 90. Pt. 4. N 360. P. 566–567.
- Zittel K.A. Text-book of Palaeontology. London. 1932. Vol. II. 464 p.
- Zych W. Old Red Podolski // *Prace Polsk. Inst. Geol. Warszawa*. 1927. Vol. 2. N 1. P. 1–65.
- Zych W. Fauna ryb dewonu i downtonu Podola. Pteraspidomorphi: Heterostraci. Lwów. 1931. Cz. 1. P. 1–91.

ТАБЛИЦЫ I-XII
К ПОДКЛАССУ HETEROSTRACI

Табл. I. Фиг. 1–2. *Arhegonaspis bimar* Novitskaya, 1970. Голотип – ПИН, № 3048/1. Местонахождение в 3,5 км западнее мыса Костяного, о. Вайгач, Архангельская обл., Россия; лудлов, верхний силур. Дорсальный щит: 1 – скульптура в области пинеального пятна (x 8), 2 – дорсальный щит, сбоку (x 1,5).

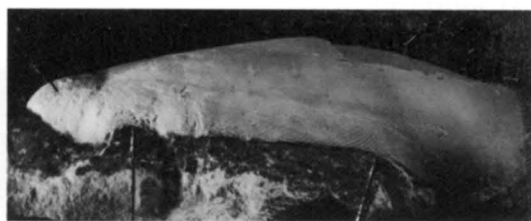
Фиг. 3–4. *Steinaspis miroshnikovi* Obruchev, 1964. Голотип – ПИН, № 2827/1. Местонахождение вблизи Норильска, Норильский р-н, Красноярский край, Россия; зубовский горизонт, лохков, нижний девон. Вентральный щит: 3 – скульптура вблизи заднего края щита (x 6), 4 – вентральный щит (x 1,5).

Фиг. 5–6. *Irregulareaspis seretensis* Novitskaya, 1983. Голотип – LIG, № 140/30. Местонахождение с. Звиняч, р. Серет, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Вентральная пластинка (щит): 5 – вентральная пластинка (нат. вел.), 6 – скульптура (x 8).

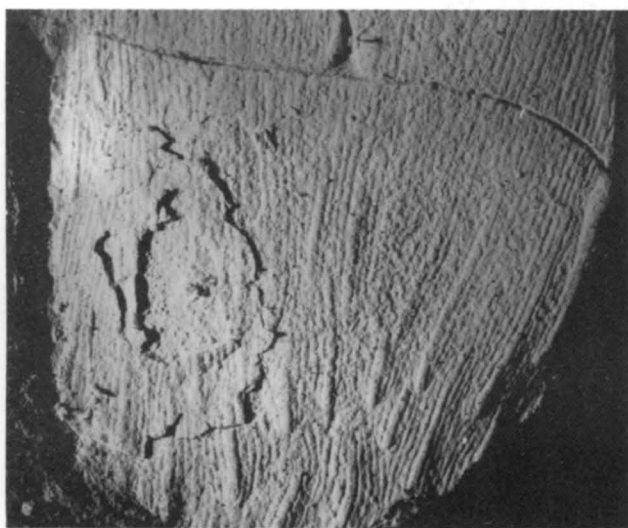
Фиг. 7. *Liliaspis philippovae* Novitskaya, 1972. Голотип – ПИН, № 3198/1. Местонахождение у впадения р. Усы в Печору, Полярный Урал, Россия; овинпармский горизонт, лохков, нижний девон. Фрагмент дорсального щита: скульптура, сейсмо-сенсорные каналы и шиповидное возвышение в его центральной части (x 8).



1



2



3



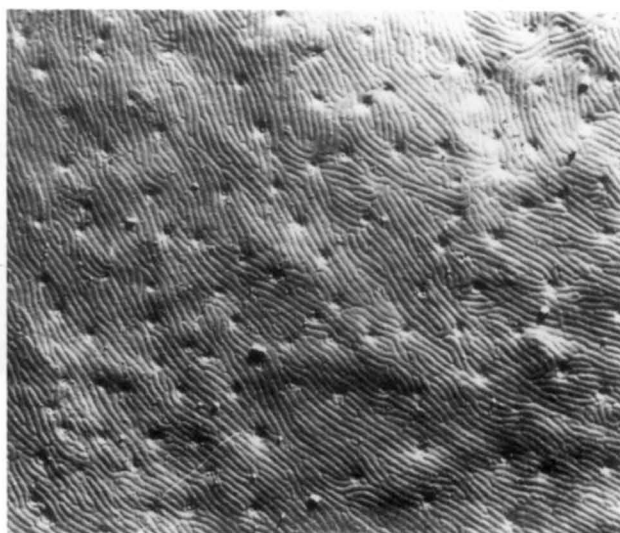
7



4



5



6

Табл. II. Фиг. 1-2. *Irregulareaspis skalskiensis* Novitskaya, 1983. Голотип – ПИН, № 2828/1. Местонахождение с. Днестровье (Волковцы) на р. Днестр, Подолия, Украина; скальский надгоризонт, пржидол, верхний силур. Ростральная часть дорсальной пластинки: 1 – голотип (x 2), 2 – скульптура (x 8).

Фиг. 3. *Poraspis simplex* (Brotzen, 1933). Экз. – LIG, № 5-556. Местонахождение с. Добровляны, р. Днестр, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Дорсальная пластинка сверху (x 1,5).

Фиг. 4. *Poraspis* sp. Экз. – ПИН, № 3592/79. Местонахождение с. Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон. Ядро панциря с дорсальной стороны (x 1).

Фиг. 5–6. *Paraliliaspis egregia* Novitskaya et Karatajüte-Talimaa, 1994. Экз. LIG, № 20-031 – фиг. 5, экз. LIG, № 20-042 – фиг. 6. Местонахождение бассейн рек Печора и Уса (керновый материал, Мядсейская скважина), Россия; лохков, нижний девон. 5 – скульптура, сейсмо-сенсорные каналы и борозды на передней половине дорсальной пластинки (ростродорсального щита) x 5,5, 6 – передняя часть вентральной пластинки (x 2).



1



5



2



3



6



4

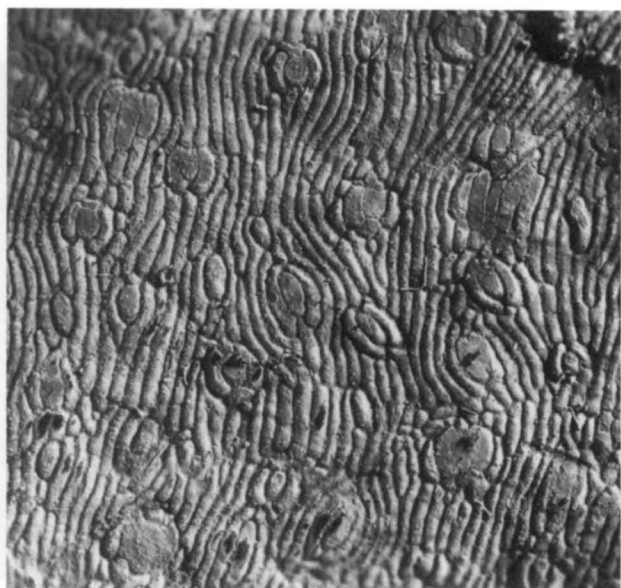
Табл. III. Фиг. 1. *Prosarctaspis taimyrica* Novitskaya, 1968. Голотип – ПИН, № 1925/3. Местонахождение на левом притоке р. Тарей, п-ов Таймыр, Россия; белокаменные слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон. Панцирь с дорсальной стороны (x 4).

Фиг. 2. *Gabreyaspis tarda* Novitskaya, 1968. Голотип – ПИН, № 1925/4. Местонахождение ниже течения р. Тарей, прав. бер., Таймыр, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон. Скульптура центральной части вентральной стороны панциря (x 8).

Фиг. 3. *Pelaspis teres* Novitskaya, 1971. Голотип – ПИН, № 1925/71. Местонахождение на р. Тарей, п-ов Таймыр, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон. Левая переднебоковая часть панциря с дорсальной стороны, видны орбита и узкое удлиненное преспиракулярное отверстие (x 4).



1



2



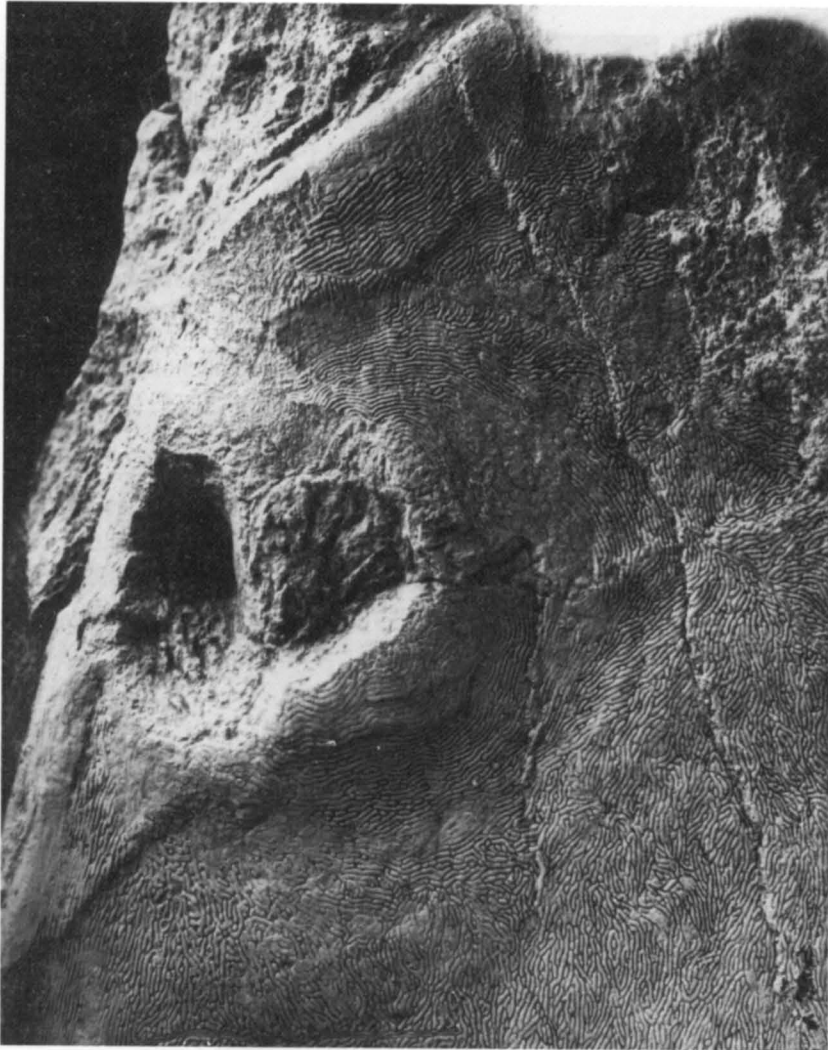
3

Табл. IV. Фиг. 1–2. *Tareyaspis venusta* Novitskaya, 1968. Голотип – ПИН, № 1925/9. Местонахождение на р. Тарей, п-ов Таймыр, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон. Фрагмент дорсальной стороны панциря: 1 – левая передняя четверть дорсальной стороны панциря, видны орбита и слева от нее – удлиненное преспиракулярное отверстие, 2 – скульптура в области инфраорбитального сейсмо-сенсорного канала (x 8).

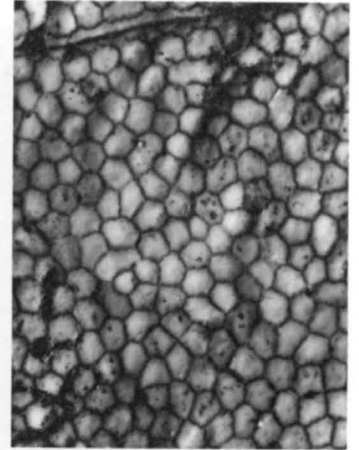
Фиг. 3. *Amphiaspis argos* Obruchev, 1939. Экз. – ПИН, № 1927/4. Местонахождение Талнах, Норильский р-н, Красноярский край, Россия; верхи курейского горизонта (?) – низы разведочнинского (?), лохков, нижний девон. Скульптура, видна сейсмо-сенсорная борозда (x 8).

Фиг. 4–5. *Amphoraspis stellata* Novitskaya et Karatajüte-Talimaa, 1989. Голотип – ЛIG, № 70/0001. Местонахождение на р. Тарей, п-ов Таймыр, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон. Ядро с фрагментами панциря: 4 – скульптура дорсальной стороны (x 4), 5 – скульптура (x 8).

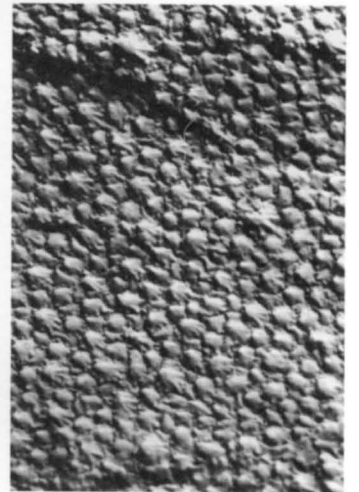
Таблица IV



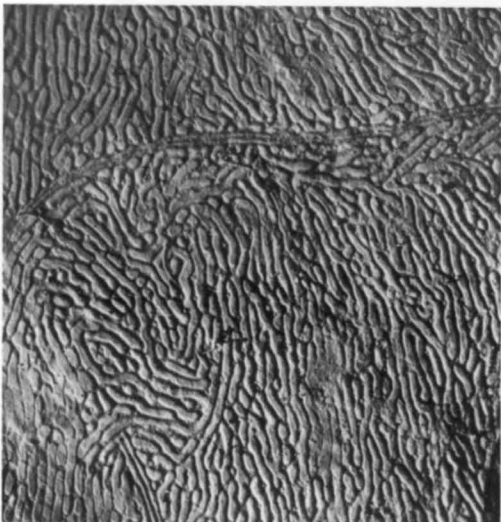
1



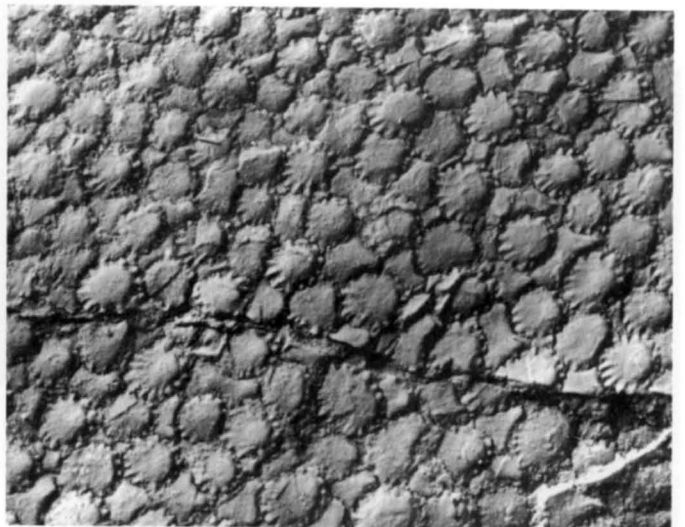
3



4



2



5

Табл. V. Фиг. 1. *Kureykaspis salebrosa* Novitskaya, 1968. Голотип - ПИН, № 1489/206. Местонахождение на лев. бер. р. Курейка, Красноярский край, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон. Скульптура на дорсальной стороне панциря (x 8).

Фиг. 2–4. *Olbiaspis coalescens* Obruchev, 1964. Местонахождение на р. Курейка, Красноярский край, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон. 2 – экз. ПИН, № 1489/76, фрагмент скульптуры на дорсальной стороне панциря (x 8); 3 – экз. ПИН, № 1489/98, вентральная пластинка (x 1,5); 4 – экз. ПИН, № 1489/104, задний конец вентральной пластинки (x 3,5).

Фиг. 5. *Angaraspis urvantzevi* Obruchev, 1964. Экз. – ПИН, № 1489/275. Местонахождение на р. Курейка, Красноярский край, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон. Дорсальная часть панциря изнутри (нат. вел.).

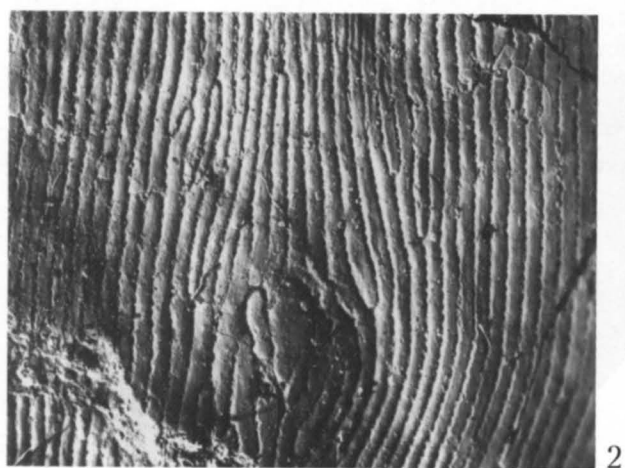
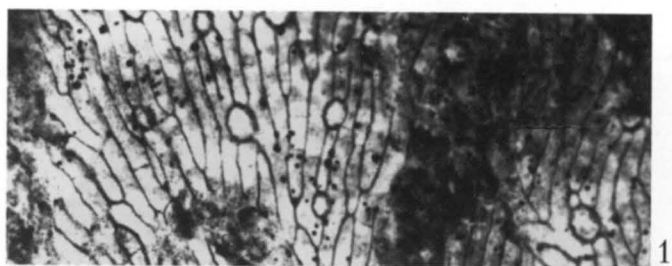


Табл. VI. Фиг. 1. *Edaphaspis bystrowi* Novitskaya, 1968. Экз. – ПИН, № 1489/67. Местонахождение на р. Курейка, Красноярский край, Россия; верхи курейского горизонта, лохков, нижний девон. Боковой край панциря (нат. вел.).

Фиг. 2–3. *Gerronaspis dentata* (Obruchev, 1964). 2 – Экз. – ПИН, № 2573/14. Местонахождение на р. Северная, Красноярский край, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон. Вентральная часть панциря изнутри (нат. вел.), 3 – экз. ПИН, № 2573/13. Местонахождение на р. Курейка, Красноярский край, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон. Скульптура вблизи заднего дорсального края панциря (x 8).

Фиг. 4. *Lecaniaspis lata* Novitskaya, 1971. Экз. – ПИН, № 2918/4. Местонахождение на р. Курейка, Красноярский край, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон. Фрагмент вентральной части панциря (нат. вел.).

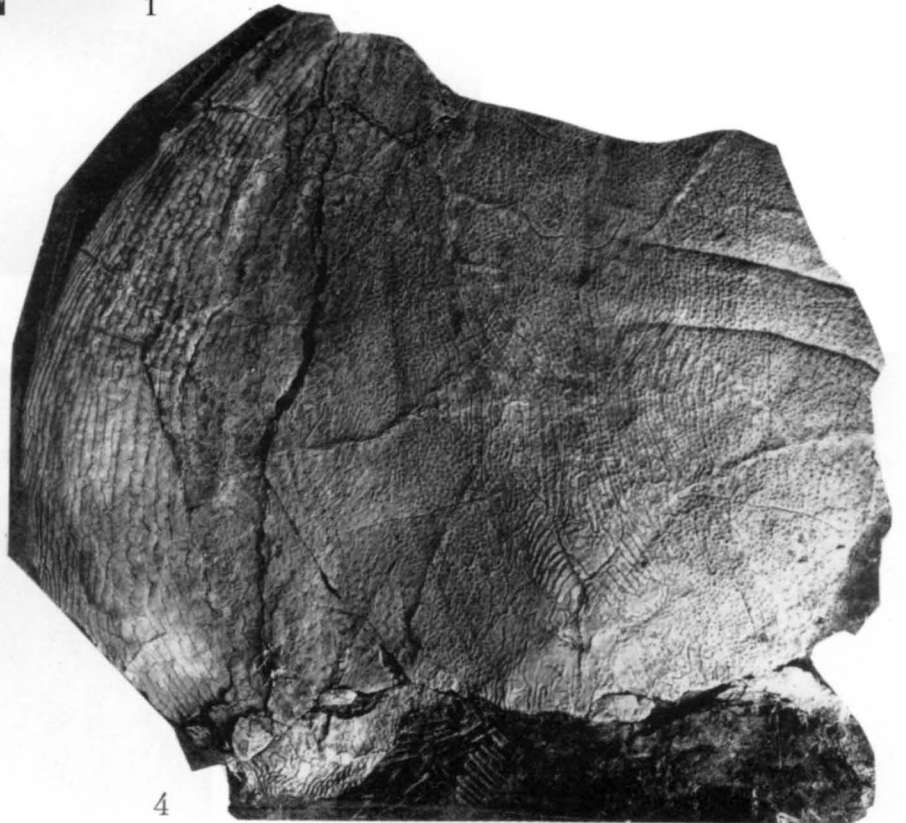
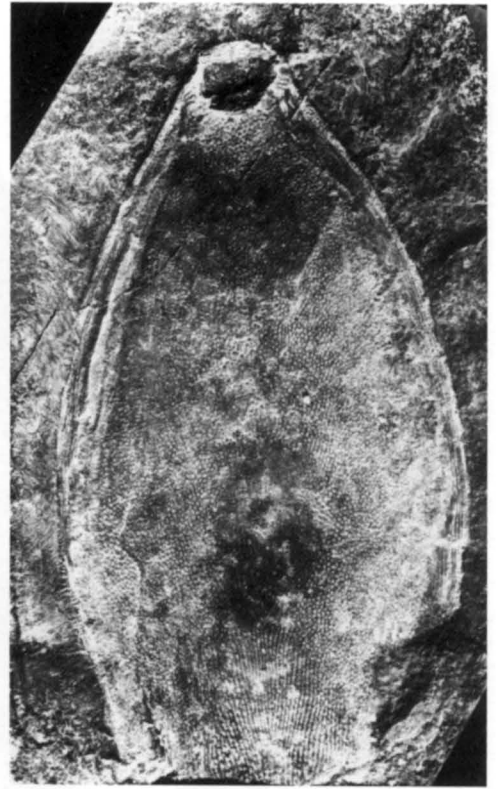
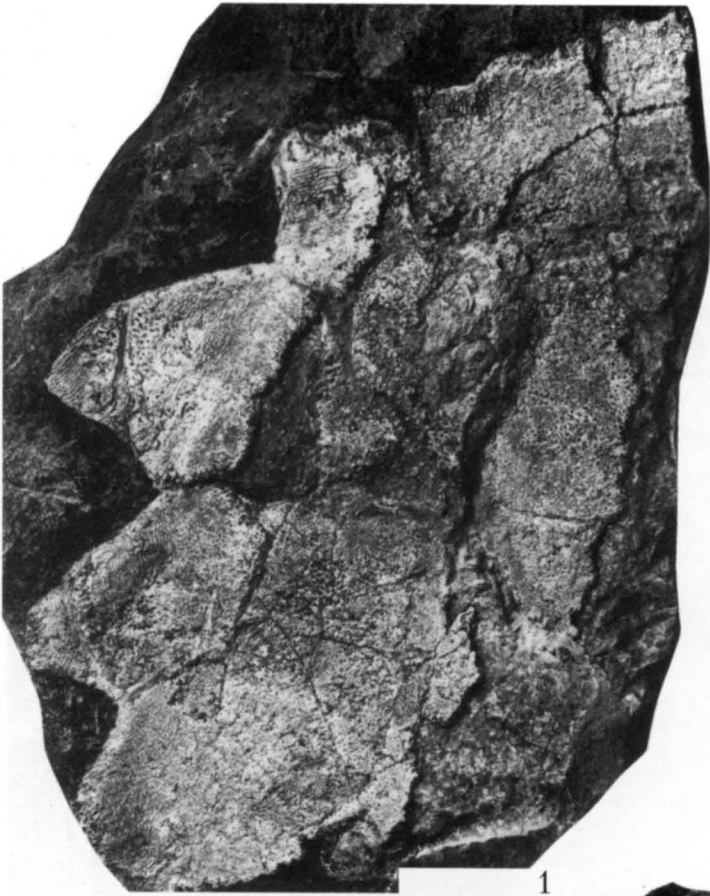
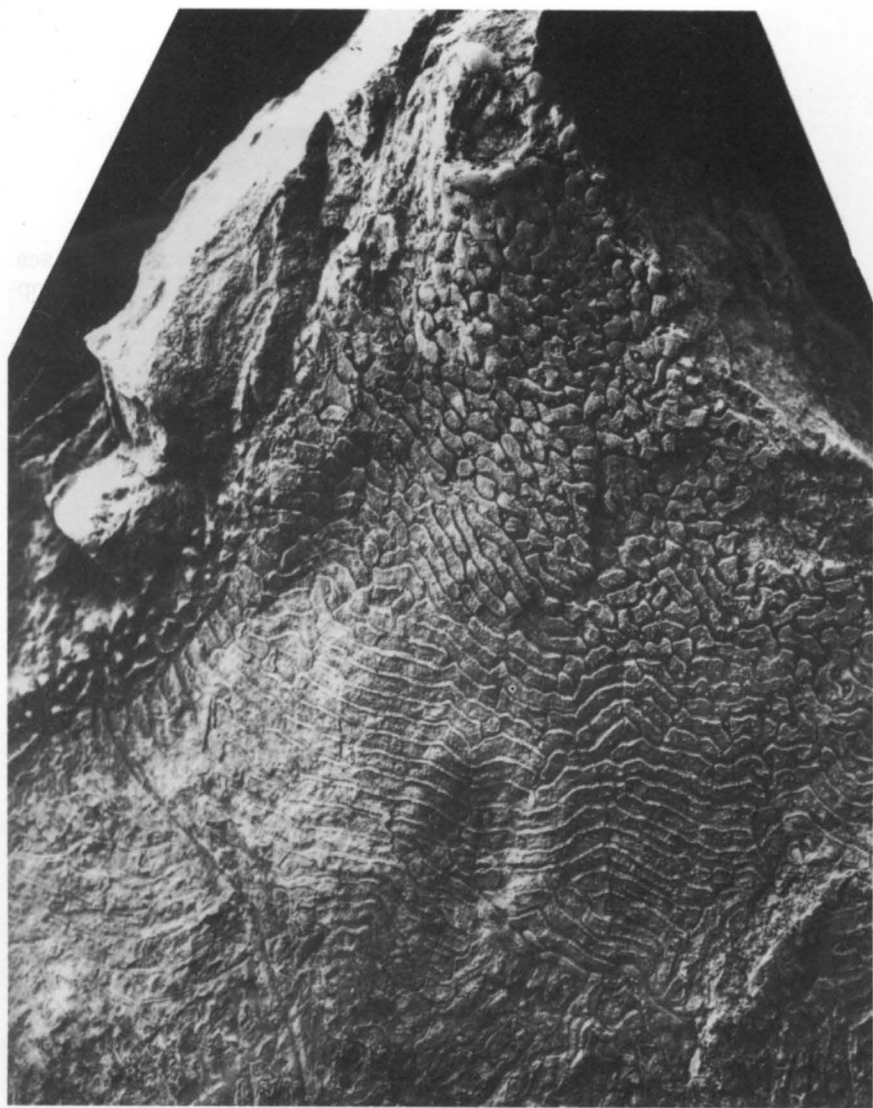


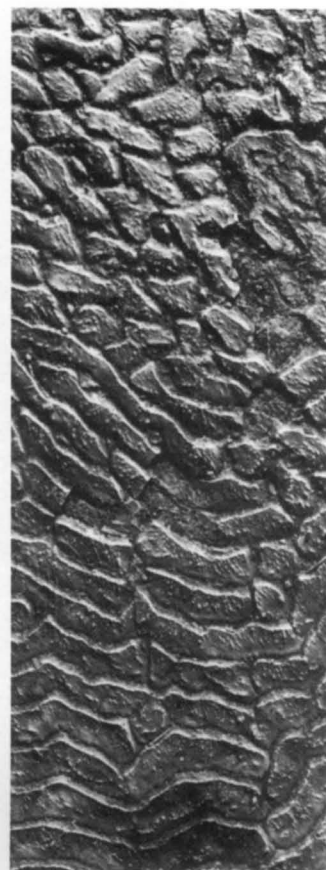
Табл. VII. Фиг. 1–2. *Empedaspis inermis* Novitskaya, 1971. Голотип – ПИН, № 1925/46. Местонахождение на р. Таряя, п-ов Таймыр, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон. Передняя часть панциря (ротовая трубка) с дорсальной стороны: 1 – общий вид (x 4); 2 – скульптура (x 8).

Фиг. 3–4. *Pelurgaspis macrorhyncha* Obruchev, 1964. Голотип – ПИН, № 1489/3. Местонахождение на р. Курейка, Красноярский край, Россия; низы разведочнинского горизонта, верхи лохковского яруса или низы пражского, нижний девон. Скульптура: 3 – на переднем конце панциря (дорсальная сторона); 4 – перед пинеальным бугорком (x 6).

Таблица VII



1



2



3



4

Табл. VIII. Фиг. 1. *Aphataspis kiaeri* Obruchev, 1964. Экз. – ПИН, № 1489/121. Местонахождение на лев. бер. р. Курейка, Красноярский край, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон. Панцирь с дорсальной стороны (x 1,5).

Фиг. 2–3. *Siberiaspis plana* Obruchev, 1964. Экз. – ПИН, № 1489/290. Местонахождение на лев. бер. р. Курейка, Красноярский край, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон. Фрагмент дорсальной части панциря (центральная зона): 2 – общий вид (x 1,5); 3 – скульптура (x 8).

Фиг. 4. *Tuxeraspis varicostata* Novitskaya, 1971. Голотип – ПИН, № 1489/300. Местонахождение на лев. бер. р. Курейка, Красноярский край, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон. Левая передне-боковая часть дорсальной стороны панциря, скульптура в орбитальной области (x 8).

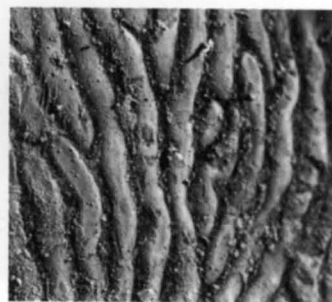
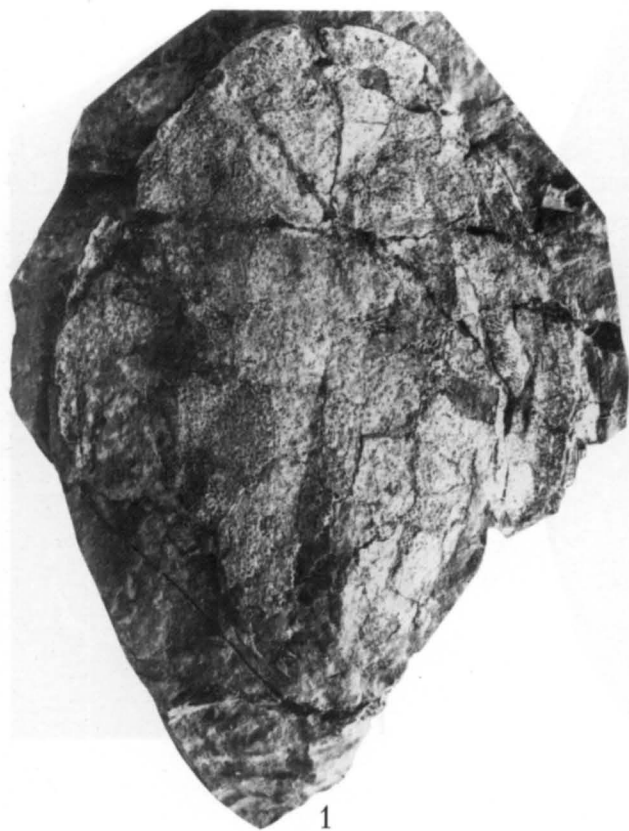


Табл. IX. Фиг. 1. *Putoranaspis prima* Obruchev, 1964. Экз. – ПИН, № 1489/224. Местонахождение на р. Курейка, Красноярский край, Россия; курейский горизонт, лохков, нижний девон. Вентральная пластинка (x 1,5).

Фиг. 2–3. *Argyriaspis tcherkesovae* Novitskaya, 1971. 2 – голотип – ПИН, № 1925/26. Местонахождение на р. Таря, Центральный Таймыр, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон. Ядро панциря с вентральной стороны, сохранились фрагменты панциря (нат. вел.); 3 – экз. – ПИН, № 1925/27. Местонахождение то же. Скульптура из центральной части дорсальной стороны панциря (x 8).

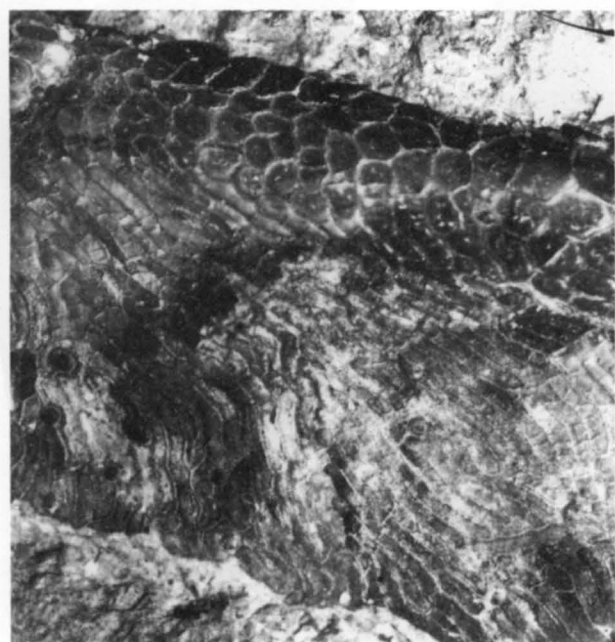
Фиг. 4. *Litotaspis septentrionalis* Novitskaya, 1971. Голотип – ПИН, № 1925/74. Местонахождение на р. Таря, Центральный Таймыр, Россия; урюмские слои усть-тарейского горизонта, лохков, нижний девон. Скульптура вблизи бокового края панциря, на дорсальной стороне (x 8).



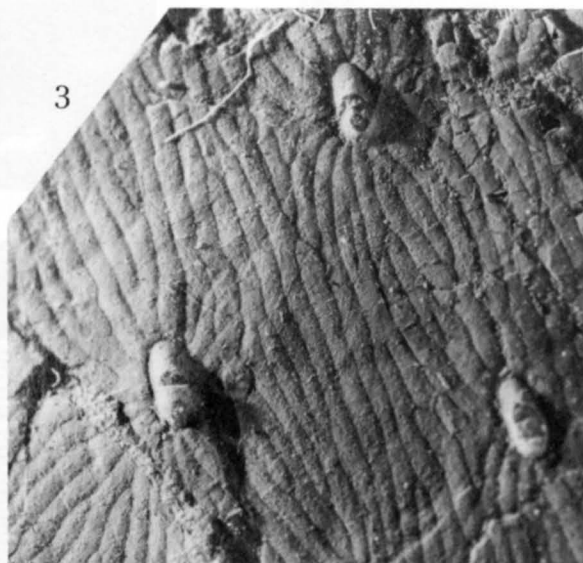
1



2



4



3

Табл. X. Фиг. 1–2. *Podolaspis lerichei* (Zych, 1927). 1 – экз. – ПИН, № 3592/33. Местонахождение с. Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон. Ядро панциря с дорсальной стороны (нат. вел.); 2 – экз. – ПИН, № 3592/87. Местонахождение то же. Ядро панциря, вид сверху и сбоку (нат. вел.).

Фиг. 3–4. *Podolaspis podolica* (Alth, 1874). 3 – экз. – ПИН, № 3592/31. Местонахождение с. Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон. Ядро панциря с дорсальной стороны (нат. вел.); 4 – экз. – ПИН, № 3592/43а. Местонахождение то же. Ядро дорсальной пластинки (x 3/4).

Фиг. 5. *Dnestraspis firma* Novitskaya, 1983. Голотип – ПИН, № 3592/48. Местонахождение с. Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон. Передняя часть панциря (нат. вел.).

Фиг. 6. *Mylopteraspis robusta* (?) Stensiö, 1958. Экз. – ПИН, № 3592/49. Местонахождение с. Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон. Ростральная пластинка (нат. вел.).

Фиг. 7. *Mylopteraspis gracilis* Stensiö, 1958. Экз. – ПИН, № 3592/50. Местонахождение с. Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон. Передняя часть панциря, сохранилась левая корнуальная пластинка (нат. вел.).

Фиг. 8. *Podolaspis lerichei* (Zych, 1927). Экз. – ПИН, № 3592/75. Местонахождение с. Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон. Скульптура (x 8).

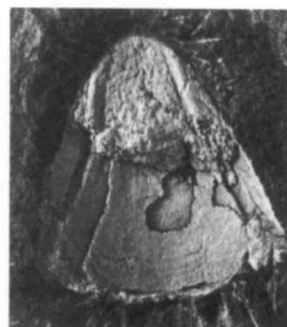
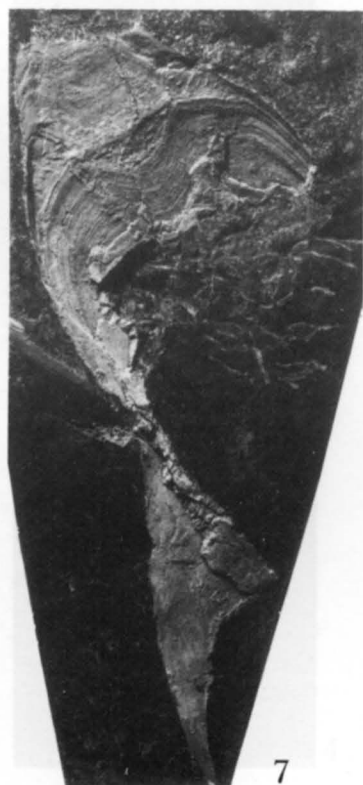


Табл. XI. Фиг. 1. *Parapteraspis plana* Stensiö, 1958. Экз. – GI, Pi 998 (ранее обозначался TAGI 998: Новицкая, 1986). Местонахождение с. Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон. Ядро с фрагментами панциря, вид сверху (x 9/10).

Фиг. 2. *Parapteraspis lata* (Stensiö, 1958). Экз. – ПИН, № 3592/56. Местонахождение с. Залещики, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Неполное ядро с фрагментами панциря (нат. вел.).

Фиг. 3. *Larnovaspis kneri* (Lankester, 1868). Экз. – GI, Pi 997 (ранее обозначался TAGI 997: Новицкая, 1986). Местонахождение с. Устечко, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Неполный панцирь с дорсальной стороны (нат. вел.).

Фиг. 4–5. *Larnovaspis major* (Zych, 1927). Экз. – ПИН, № 3592/57. Местонахождение с. Залещики, Подолия, Украина; иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Панцирь с дорсальной стороны (виден изнутри): 4 – общий вид (нат. вел.), 5 – орбито-пинеальная область (x 3).

Фиг. 6–7. *Belgicaspis crouchi* (Lankester, 1868). Экз. – ПИН, № 2828/2. Местонахождение с. Печорна, Подолия, Украина; ? днестровская серия, верхи лохковского яруса, нижний девон. Отпечаток рostrальной пластинки с сохранившейся ее передней частью: 6 – общий вид (нат. вел.), 7 – передний конец пластики с вентральной стороны (x 2).



Табл. XII. Фиг. 1. *Djurinaspis prima* Novitskaya, 1983. Голотип – ПИН, № 3592/71. Местонахождение с. Устечко (прав. бер. р. Джурин), Подолия, Украина; устечковская свита, нижняя часть днестровской серии, лохков, нижний девон. Дорсальная часть панциря изнутри, видны границы пластинок (нат. вел.).

Фиг. 2. *Brachipteraspis latissima* (Zych, 1927). Экз. – ПИН, № 3592/20. Местонахождение с. Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия, лохковский – ? пражский ярус, нижний девон. Дорсальная пластинка изнутри (нат. вел.).

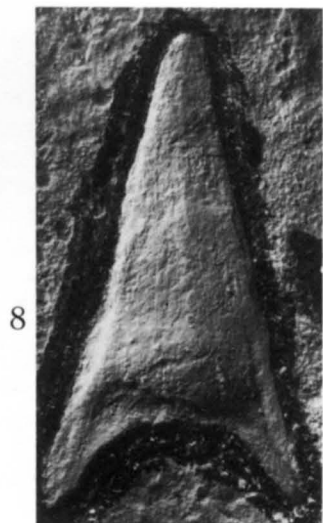
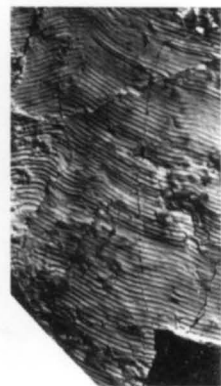
Фиг. 3. *Zascinaspis heintzi* (Brotzen, 1936). Экз. – ПИН, № 3592/72. Местонахождение с. Устечко, Подолия, Украина; осыпь: ? иваневский горизонт – нижняя часть хмелевской свиты (днестровская серия), лохковский – ? пражский ярус, нижний девон. Передняя половина панциря с дорсальной стороны, хорошо видны границы пластинок (нат. вел.).

Фиг. 4. *Zascinaspis bryanti* (Brotzen, 1936). Экз. ПИН, № 3592/28. Местонахождение с. Иване-Золотое (лев. бер. Днестра), Подолия, Украина; осыпь: ? иваневский горизонт, ? лохков, нижний девон. Ядро панциря, вид сверху (нат. вел.).

Фиг. 5–7. *Althaspis elongata* (Zych, 1927). 5 – экз. – ПИН, № 3592/3. Местонахождение с. Переволока, Подолия, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон. Неполное ядро панциря с дорсальной стороны (нат. вел.). 6–7 – экз. – ПИН, № 3592/15. Местонахождение то же. Роstralная пластинка: 6 – с дорсальной стороны; 7 – с вентральной (нат. вел.).

Фиг. 8. *Althaspis longirostra* (Zych, 1927). Экз. – ПИН, № 3592/7. Местонахождение у с. Кийданов (р. Стрыпа), Подолия, Украина; днестровская серия, ? пражский ярус, нижний девон. Роstralная пластинка с вентральной стороны (нат. вел.).

Фиг. 9–10. *Althaspis sapovensis* Novitskaya, 1986. Экз. – ПИН, № 3592/13. Местонахождение у с. Переволока (р. Стрыпа), Подолия, Украина; днестровская серия, лохковский-? пражский ярус, нижний девон. Фрагмент ростра: в его задней половине видна дорсальная поверхность ядра, в передней половине – вентральная поверхность роstralной пластинки, изнутри (нат. вел.). 9 – общий вид (нат. вел.); 10 – скульптура (x 4).



Класс Monorhina. Непарноноздревые

Краткая характеристика (Л.И. Новицкая)

Носовой мешок внешне непарный, соединен с гипофизом. Ольфакторные стебельки отсутствуют. Общий назогипофизный ход и непарное наружное назогипофизное отверстие имеются. Структурный план головы формируется по схеме онтогенеза, сходной, в главных чертах со схемой онтогенеза у миног (Petromyzontida). Экзоскелет представлен головотуловищным щитом и чешуями (Osteostraci) или чешуями и мелкими пластинками (Anaspida). В

древних группах экзоскелет состоял из дентина и аспидина или из дентина и костной ткани, содержащей остеоциты. В эндоскелете могут присутствовать перихондральные окостенения. Среди палеозойских полностью вымерших групп Agnatha к Monorhina относятся подклассы: Osteostraci и Anaspida. Силур – девон. В современной фауне Monorhina представлены круглоротыми позвоночными (подкласс Cyclostomata). Карбон – ныне.

Подкласс Osteostraci. Остеостраки

О.Б. Афанасьева

Морфология

Краткая общая характеристика. Панцирные бесчелюстные позвоночные. Существовали во временном интервале: ранний силур – поздний девон, период процветания: поздний силур – ранний девон. Передняя часть тела (головной или головогрудной отделы) была заключена в слитный щит, уплощенный дорсовентрально (рис. 1). Позади щита туловище покрыто пластинками, часто сливающимися в высокие чешуи. В разрезе туловище треугольной формы или уплощенное. В скелете представлена клеточная костная ткань. В эндоскелете хорошо развито перихондральное окостенение. Боковые части щита у большинства форм вытянуты в более или менее развитые выросты (рога, или *cornua*). На дорсальной стороне щита имеется триада специфических органов, соединенных широкими каналами с полостью лабиринта: непарное дорсальное поле и одна – несколько пар латеральных полей (рис. 2). Глаза были хорошо развиты, сближены и обращены вверх. Орбиты у некоторых форм сильно оссифицированы. Непарный обонятельный орган и гипофиз тесно сближены и образуют назогипофизный комплекс, открывающийся наружу одним отверстием. Назогипофизная полость не сообщается с глоткой. На уплощенной вентральной стороне щита оралобранхиальная (ротожаберная) область покрыта мелкими чешуями или более крупными пластинками. Жаберные отверстия, расположенные на вентральной стороне щита, на границе слитной части щита и ротожаберной области, многочисленные (около 10 пар). У многих форм были развиты парные грудные плавники. По дорсальной стороне туловища проходил ряд коньковых чешуй. Хвостовой плавник эпицеркальный, возможно присутствие горизонтальной доли (*antero-ventral lobe* [Ritchie, 1967]).

Размеры остеостраков колеблются в пределах: длина щита 1–15 см (*Aestiaspis* – *Tegaspis*), соответственно, общие размеры тела могли составлять приблизительно 2–50 см (возможно, более).

Остеостраки вели придонный образ жизни, обитали в солоноватоводных лагунах и в прибрежной зоне морей и, по-видимому, были эвригалинны [Denison, 1956; Обручев, 1964; Janvier, 1985d]. Выделены два основных морфоэкологических типа остеостраков: трематаспис-подобный и цефаласпис-подобный [Афанасьева, 1991]. Остеостраки первого типа (представители семейств *Tremataspidae*, *Tannuaspidae*) имели длинный, консолидированный, относительно утяжеленный щит, были лишены парных плавников и могли продвигаться вперед лишь за счет действия хвостового и части

туловищного отделов (рис. 3). При этом подвижные отделы были покрыты тесно примыкающими друг к другу утолщенными чешуями, лишавшими эти отделы большой гибкости (*Tremataspis*, *Tyriaspis*). Такие относительно хорошо защищенные животные могли передвигаться небольшими «перелетами» в толще воды и проводили основное время на грунте, иногда зарываясь в него. Однако, вести закапывающийся или даже норный образ жизни, как предполагали некоторые исследователи [Janvier, 1985d], подобные животные вряд ли могли – в силу того, что их жаберные отверстия, располагающиеся с вентральной стороны, забивались бы осадком. При временном закапывании возможно заиливанию отверстий могла препятствовать слизь, выделяемая многочисленными сенсорными (слизевыми, по Э. Стенше [Stensiö, 1927]) каналами губчатого слоя экзоскелета. Подобный механизм существует у некоторых современных рыб (*Lepidosiren*), слизь которых вызывает осаждение взвешенных в воде частиц [Никольский, 1963].

По сравнению с ними остеостраки цефаласпис-подобного типа были лучшими пловцами и вели более подвижный образ жизни (рис. 4). Об этом свидетельствуют хорошо развитые грудные плавники, мощная мускулатура более длинного гибкого туловищного отдела, покрытого узкими чешуями, а также более совершенные в гидродинамическом отношении характеристики панциря, представляющего собой укороченный облегченный щит треугольной или полуовальной формы с уплощенной вентральной стороной. Плоская вентральная сторона щита и его расширенные боковые части – рога, представляли собой несущие плоскости, обеспечивающие наибольшее перемещение при планирующей фазе «перелета» и устойчивость в потоке. Уплощенный дорсовентрально щит с заостренными краями (иногда с ростральным углом или рострумом) имел малое лобовое сопротивление. Грудной плавник, также уплощенный дорсовентрально, отклоняясь вверх или вниз, сильно изменял кривизну профиля щита, и, следовательно, подъемную силу правого или левого «крыла» щита (рис. 5). Таким образом, грудные плавники остеостраков действовали по типу элеронов самолета, т.е. служили для осуществления поворотов тела вокруг продольной оси, а также, при своих односторонних движениях, могли способствовать подъему или заглублению тела животного. Как и у других водных позвоночных, поворот туловища вправо или влево мог осуществляться за счет изгибания хвоста в горизонтальной плоскости. Остеостраки цефаласпис-подобного типа были не так тесно связаны с грунтом и зарывались в него лишь

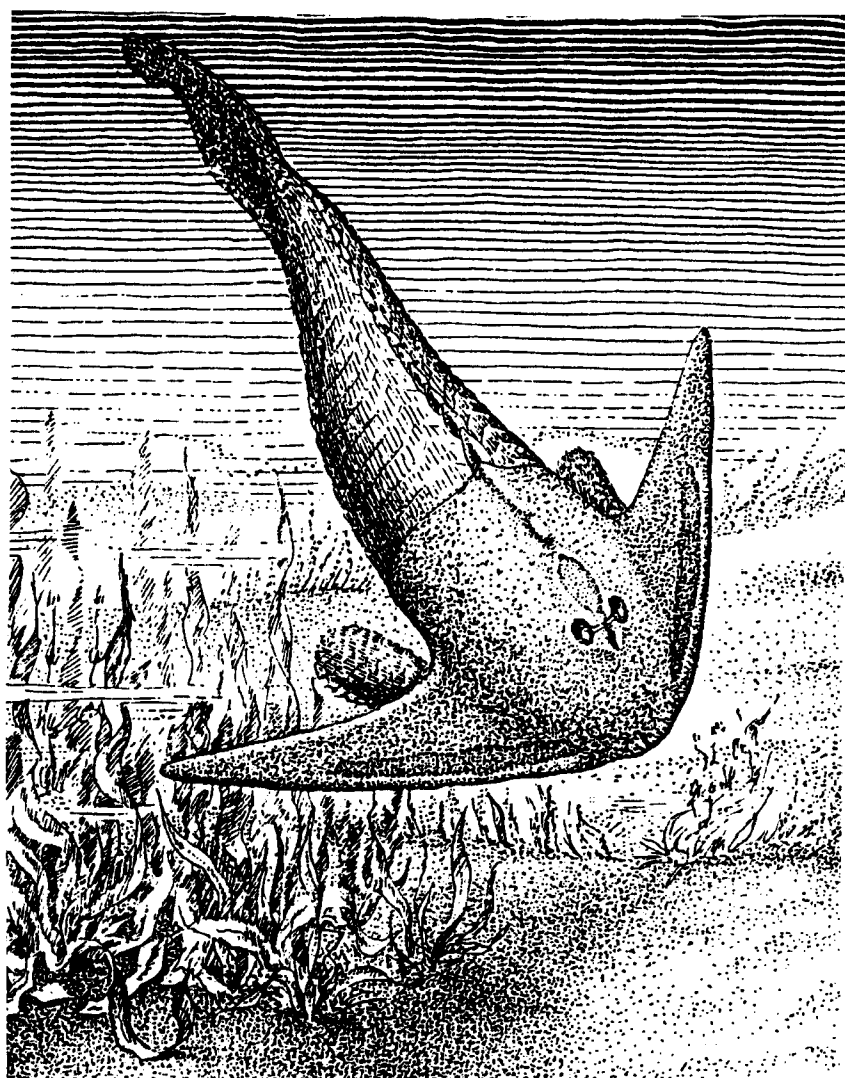


Рис. 1. Реконструкция *Steniospelta pustulata* Janvier, 1985 в прижизненной обстановке [Афанасьева, 1991]. Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии, лохков, нижний девон

при избегании опасности (возможно, после рывка от преследователя). Экологическое разнообразие остеостраков не исчерпывается этими четко выраженными адаптивными типами, некоторые формы имеют промежуточную морфоэкологическую характеристику (*Diademaspis*, *Tegaspis*). У некоторых остеостраков развит более или менее высокий и заостренный дорсомедиальный гребень или шип (*Heraspis*, *Machairaspis*), рострум (представители семейств *Boreaspidae*, *Severaspis*), передние боковые выросты (*Tauraspis*). Иногда наружные края щита укреплены экзоскелетными пластинками ("*Cephalaspis gabrielsei* [Dineley, Loeffler, 1976]). Эти структуры не только являлись стабилизаторами при плавании, но и выполняли функцию пассивной защиты. Защитную функцию выполняли также разноразмерные заостренные бугорки и шипы, покрывающие щит и чешуи у многих форм (*Procephalaspis*, *Thyestes*).

У остеостраков имелась относительно крупная ротожаберная полость, жабры и жаберная мускулатура занимали значительную ее часть. Такая систе-

ма могла действовать с высокой эффективностью в условиях с большим диапазоном изменения температуры и проточности воды, а, следовательно, концентрации кислорода и солёности, что вполне согласуется с возможными условиями существования остеостраков (лагунные отложения о. Сааремаа, дельтовые отложения Подолии). Вода попадала в ротожаберную полость через рот и выходила наружу через многочисленные, относительно мелкие жаберные отверстия. Ротовое отверстие остеостраков известно лишь у сравнительно небольшого числа видов. Его форма различна (продольное отверстие – *Tremataspis*, *Saaremaaspis*, поперечное – *Hirella*, возможно, округлое – *Nectaspis* [Heintz, 1939; Stensiö, 1958]), размеры невелики. Предполагается, что у остеостраков происходило активное всасывание воды с взвесью частиц и организмов, без обязательного продвижения тела животного вперед, и затем отцеживание пищевой составляющей. Всасывание воды, вероятно, осуществлялось за счет колебаний подвижного дна ротовой полости, покрытой отдельными разноразмерными или

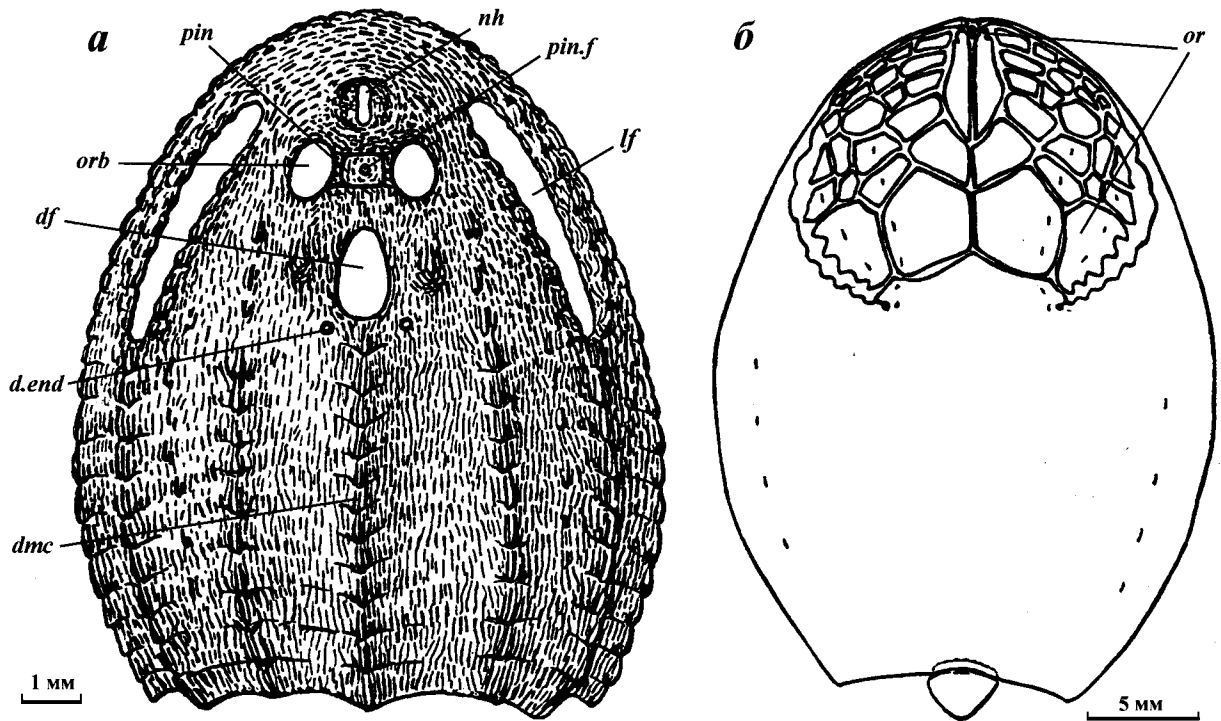


Рис. 2. Головотуловищные щиты: а – *Aestiaspis viitaensis* Janvier et Lelievre, 1994; реконструкция дорсальной стороны щита [Афанасьева, Мярсс, 1997]; б – *Tremataspis schmidtii* Rohon, 1892; вентральная сторона щита (по Робертсону [Robertson, 1938a]); о. Сааремаа, Эстония; роотсикюлааский горизонт, верхний венлок, нижний силур

мелкими пластинками, и развитой мускулатуры языка и жабр [Афанасьева, 1998].

Экзоскелет. История изучения наружного скелета остеоостраков тесно связана с исследованием эстонских остеоостраков, сохранность которых позволяет описывать тонкие структуры экзоскелета. Первые описания скульптуры щитов *Thyestes* и *Tremataspis* были сделаны около 150 лет назад [Eichwald, 1854; Schmidt, 1866]. Впервые подробное исследование тонкого строения экзоскелета провел Э. Стенше, который в своей монографии по остеоостракам Шпицбергена описал особенности строения панциря некоторых видов [Stensiö, 1927].

Фрагменты наружного скелета остеоостраков – наиболее часто встречающийся и доступный для исследователей материал. Очевидно, что знание общего плана строения экзоскелета и особенностей, характерных для разных форм, необходимо для диагностики остатков и построения системы остеоостраков, наиболее близкой к естественной.

Исследованию микростроения экзоскелета остеоостраков уделили внимание многие палеонтологи [Pander, 1856; Rohon, 1894, 1896; Patten, 1903; Stensiö, 1927, 1932; Gross, 1935, 1956, 1961, 1968a, b; Denison, 1947, 1951b, 1963; Börlau, 1951; Wängsjö, 1944, 1952; Ørving, 1951, 1967, 1968 и другие]. К началу 70-х годов среди остеоостраков наиболее изученным был наружный скелет некоторых трематаспидных остеоостраков. Так, твердые покровы *Tremataspis* Schmidt были описаны В. Гроссом [Gross, 1935,

1956, 1968b] и Р. Денисоном [Denison, 1947, 1951b] на основании изучения шлифов в световом микроскопе. Результаты этих исследований послужили основой при изучении экзоскелета разных видов остеоостраков в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) и составлении его описаний.

Для костной ткани наружного скелета остеоостраков, в отличие от некоторых других групп бесчелюстных (Heterostraci, Anaspida), характерны полости, интерпретируемые как лакуны костных клеток. Данные полости, хорошо различимые в световом микроскопе, на первоначальной стадии исследования не были распознаны в СЭМ [Gross, 1968a]. Для идентификации в СЭМ полостей остеоцитов и других структур были исследованы фрагменты хорошо развитого экзоскелета *Tremataspis* [Афанасьева, 1986, рис. 1; 1991, табл. I, фиг. 2, 3]. Полученные данные были сопоставлены с результатами исследований подобных фрагментов в световом микроскопе, что позволило идентифицировать лакуны костных клеток и другие структуры в экзоскелете *Tremataspis* и использовать их в качестве сравнительного (эталонного) материала при изучении наружного скелета других остеоостраков [Афанасьева, 1985, 1986, 1991; Афанасьева, Мярсс, 1997; Афанасьева, 1995, 1999, 2000].

В наружном скелете остеоостраков представлены три слоя, типичные для твердых покровов позвоночных животных: поверхностный, средний и базальный [Stensiö, 1927]. Эти слои имеют различную

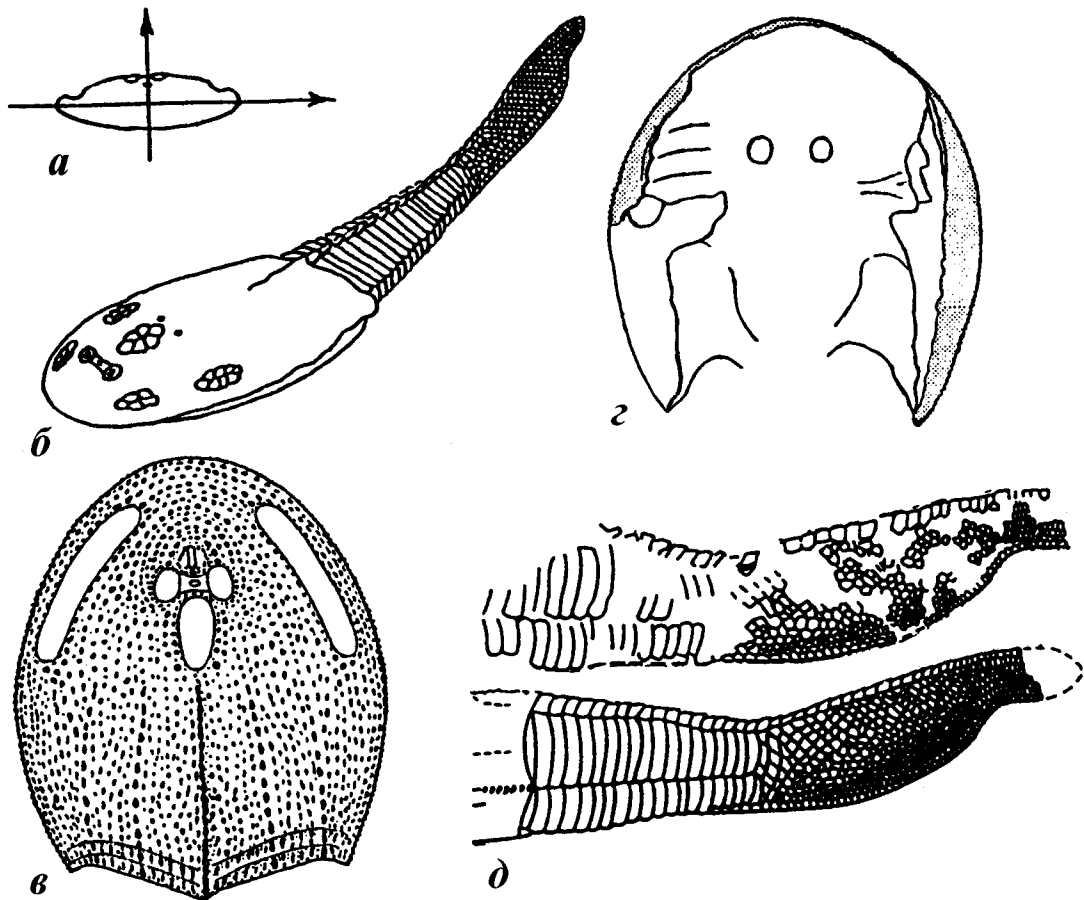


Рис. 3. Трематаспис-подобные остеоостраки [Afanassieva, 1992]: а – схема поперечного сечения щита *Tremataspis* в области орбит; б – схематическая реконструкция *Tremataspis* sp.; в – *Dartmuthia gemmifera* Patten, 1931, реконструкция дорсальной стороны щита [Афанасьева, 1991]; г – *Tannuaspis levenkoi* Obruchev, 1956, схематическая реконструкция щита [Afanassieva, Janvier, 1985]; д – *Tremataspis schmidti* Rohon, 1892, чешуйный покров задней части туловища [Мярсс, 1986]

толщину, степень развития и особенности строения у различных форм. Среди трематаспидных остеоостраков наиболее полно экзоскелет развит у *Tremataspis* и *Dartmuthia*. Их панцирь (у *Dartmuthia*: ventральная сторона щита) имеет гладкую и блестящую поверхность (рис. 6). Хорошо развитый сплошной поверхностный слой слагается дентином особого типа – мезодентином, особенностью которого является присутствие в нем редких полостей одонтобластов. От типичного дентина он отличается также нерегулярным расположением канальцев, отходящих от этих полостей к поверхности экзоскелета. Верхняя часть этого слоя у указанных родов остеоостраков представлена прочной гиперминерализованной эмалеподобной тканью, особенно хорошо развитой на бугорках (эмаль [Denison, 1951b; Быстров, 1955]; дуродентин [Румянцев, 1958]; эмалеподобный слой, дуродентин [Обручев, 1964]). Поверхностный слой по-разному развит у различных остеоостраков и присутствует, как правило, в верхней части крупных бугорков. Так, у *Dartmuthia* основная часть дорсальной стороны щита покрыта костными тессерами, лишенными поверхностного слоя (рис. 7). Экзоскелет

некоторых видов (*Witaaspis*, *Saaremaaspis*) практически лишен этого слоя, он может быть развит лишь на небольшом постцефалическом участке щита, где размеры мельчайших бугорков увеличиваются, и они могут сливаться в сплошную поверхность. В то же время следует отметить, что поверхностный слой всегда хорошо развит в краевых зубчиках, которые располагаются вдоль переднего и боковых краев головного щита у многих остеоостраков (табл. I, фиг. 1–2).

Средний или губчатый слой обнаружен у всех исследованных в этом отношении остеоостраков, он сложен типичной костной тканью. В нем расположены многочисленные полости и каналы, вмещающие сосудистые сплетения и сенсорную систему (рис. 6, 7; табл. I, фиг. 3). У *Tremataspis* полости остеоцитов размером 4–10 мкм разбросаны в среднем слое более или менее равномерно. От лакун остеоцитов, имеющих неправильную форму, отходят тонкие ветвящиеся канальцы, в которых помещались цитоплазматические отростки костных клеток. Вокруг каналов костная ткань уплотнена, полости остеоцитов вытянуты и расположены концентрически и вся структура несколько напоминает остеоон

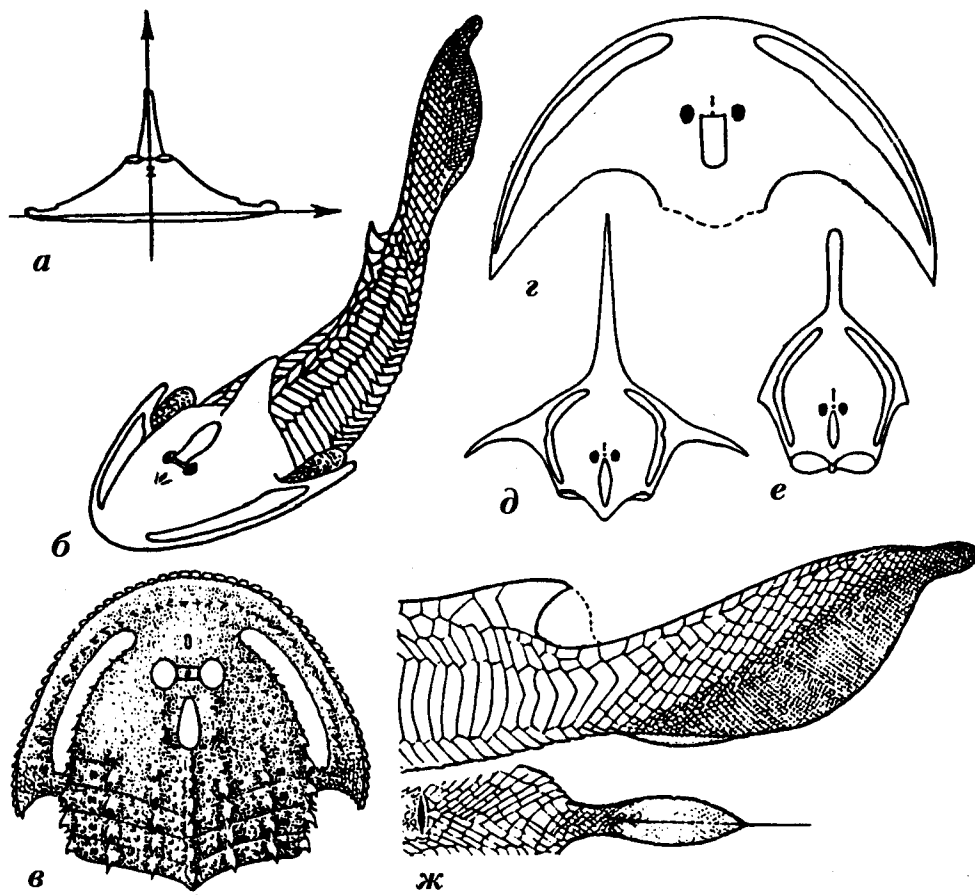


Рис. 4. Цефаласпис-подобные остеоостраки [Afanassieva, 1992]: а – схема поперечного сечения щита *Cephalaspis* в области орбит; б – схематическая реконструкция *Cephalaspis* sp.; в – *Thyestes verrucosus* Eichwald, 1854, реконструкция дорсальной стороны щита [Афанасьева, 1985]; г – *Parametroraspis gigas* (Wängsjö, 1952), схематическая реконструкция щита; д – “*Boreaspis*” *ceratops* Wängsjö, 1952, схематическая реконструкция щита; е – *Spatulaspis costata* (Wängsjö, 1952), схематическая реконструкция щита; г, д, е: [Janvier, 1985b]; ж – *Hemicyclaspis murchisoni* Egerton, 1857, реконструкция хвостовой части туловища [Heintz, 1966]

(табл. I, фиг. 4). Вместе с тем, следует отметить, что «остеон» такого рода отличается от настоящей гаверсовой системы [Румянцев, 1958] отсутствием выраженного концентрического строения и четкой границы с прилежащими костными тканями. У остеоостраков с более тонким экзоскелетом ткань

среднего слоя может быть более разрыхлена, так что у *Witaaspis* она приобретает вид ажурной сети из переплетенных костных балок.

Базальный или ламинарный слой имеет различную толщину у разных форм, он сложен изопедным и имеет типичное для него регулярное строение: в чередующихся слоях параллельные друг другу пучки костных волокон располагаются в двух взаимно перпендикулярных направлениях (табл. I, фиг. 5). В этом слое располагаются базальные камеры, связанные восходящими и нисходящими каналами с другими слоями экзоскелета и эндоскелетом. У форм с хорошо развитым экзоскелетом базальный слой всегда имеет значительную толщину, у остеоостраков с тонким наружным скелетом (*Witaaspis*) он развит чрезвычайно слабо.

У остеоостраков с хорошо развитым экзоскелетом в плоскости, параллельной поверхности щита, размещена сеть относительно крупных каналов, образующих полигональные ячейки, – интерарральные каналы (также, слизевые каналы, по Э. Стеншё; сенсорные каналы, по Р. Денисону [Sten-sjö, 1927, 1932; Denison, 1951a, b]). Эти каналы напрямую соединяются с системой каналов боковой линии и сообщаются с поверхностью щита посредством отходящих от них вертикальных каналов (*Tremataspis*) или через узкие щели между тессерами (*Dartmuthia*), образуя поровую канальную сис-

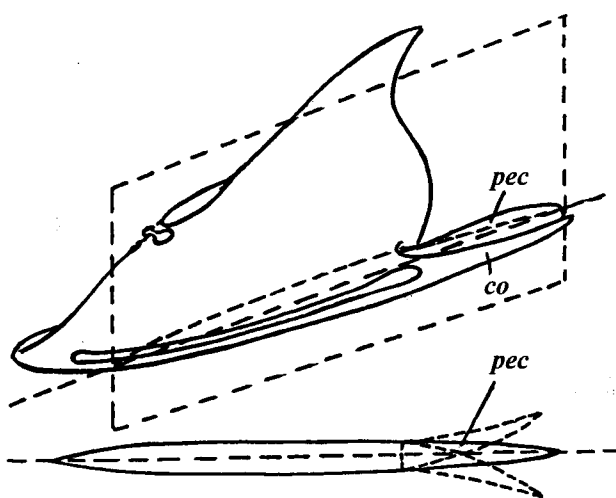


Рис. 5. Схема продольного сечения щита остеоострака в области грудного плавника, иллюстрирующая принцип действия этого плавника [Афанасьева, 1991]

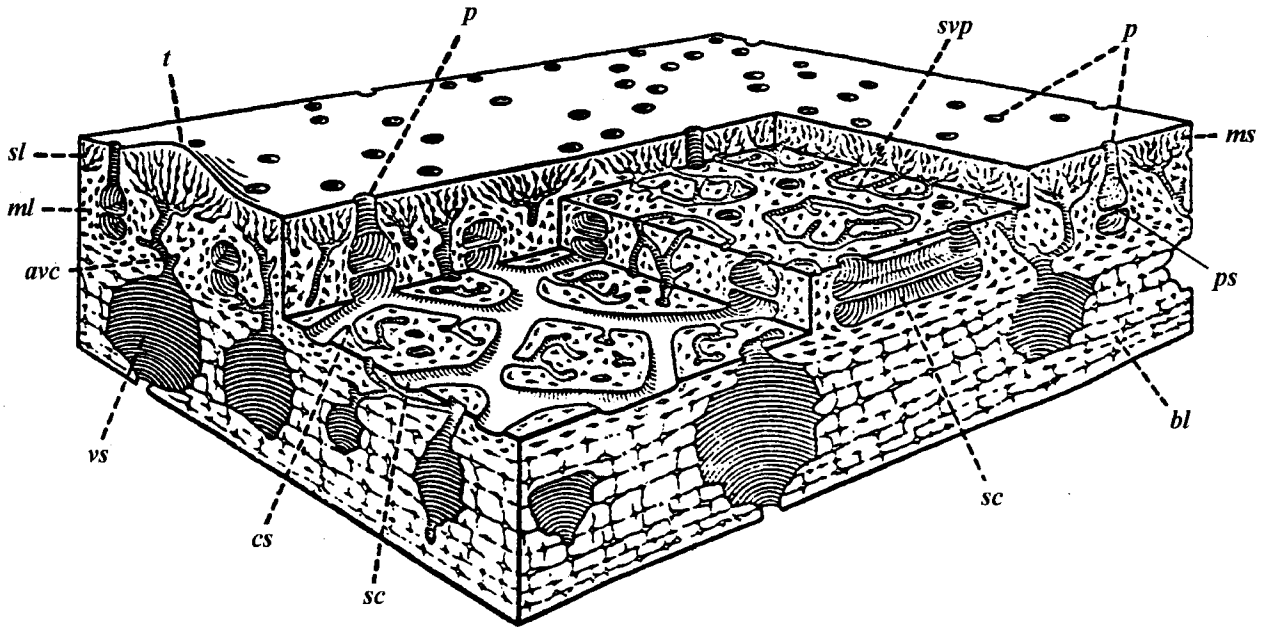


Рис. 6. Схема строения экзоскелета дорсальной стороны щита *Tremataspis mammillata* Patten, 1931 [Denison, 1947]

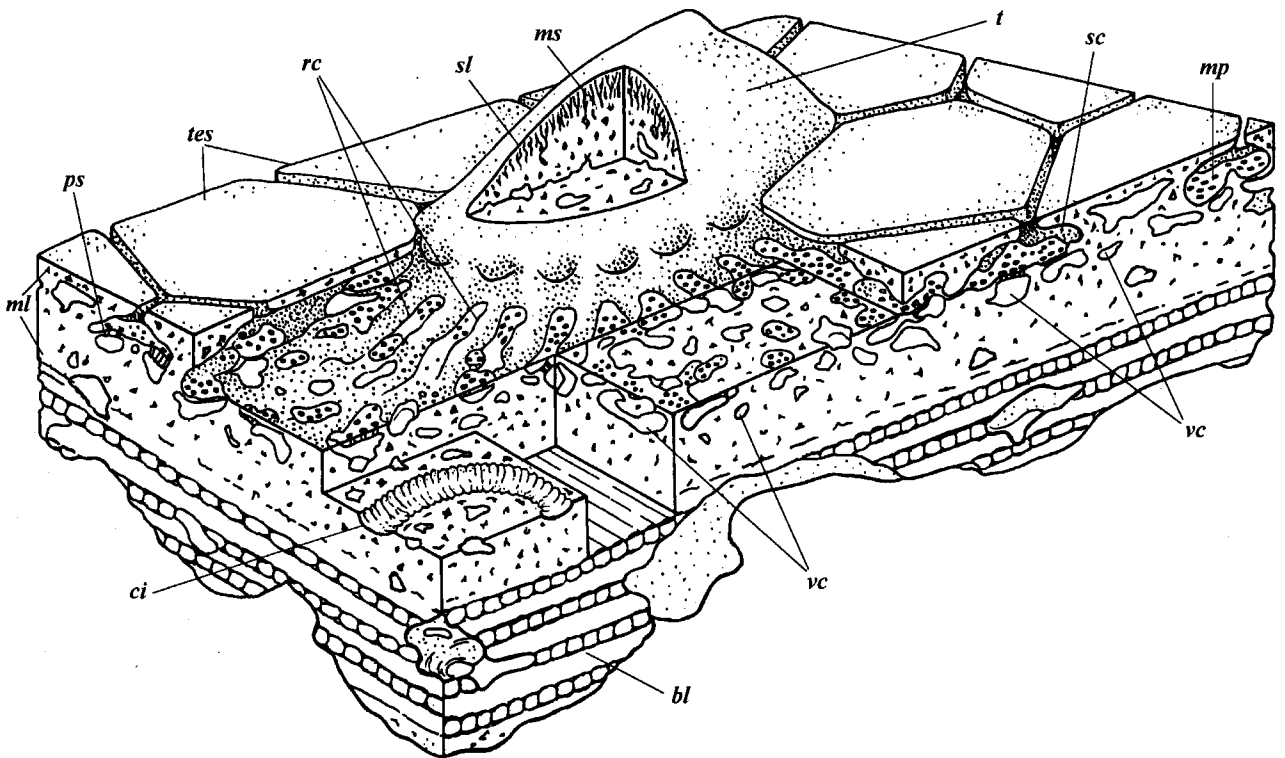


Рис. 7. Схема строения экзоскелета дорсальной стороны щита *Dartmuthia gemmifera* Patten, 1931

тему ("Porenkanalsystem" по В. Гроссу [Gross, 1956]). Особенностью каналов полигональной сети у некоторых остеоостраков является присутствие в них перфорированной горизонтальной перегородки (септы), впервые обнаруженной у *Tremataspis* И. Бёлау [Bölaui, 1951] и у *Oeselaspis* Р. Денисоном [Denison, 1951b]. Позднее перфорированные септы или поровые поля (табл. I, фиг. 7, 8) были обнару-

жены практически у всех, исследованных в этом отношении, трематаспидных остеоостраков, имеющих относительно развитый наружный скелет (*Dartmuthia* [Gross, 1961], *Thyestes* [Gross, 1968b], *Saaremaaspis* [Афанасьева, 1991], *Aestiaspis* [Афанасьева, Мярсс, 1997]). Данная адаптация, по-видимому, является специфичной для трематаспидных остеоостраков и значительно облегчает

идентификацию мелкофрагментарного ископаемого материала (см. главу «Проблемы, решение которых связано с изучением остеостраков»).

У остеостраков с более тонким экзоскелетом система сенсорных каналов была размещена на поверхности экзоскелета таким образом, что интерареальные каналы располагались в бороздах вокруг тессер. У многих форм (*Hemicyclaspis*, *Witaaspis*) внутри каждого полигона имелась сеть еще более мелких каналов или борозд второго порядка (интраареальные каналы, по Э.Стеншё [Stensiö, 1927, 1932]).

Система боковой линии у остеостраков была хорошо развита и обычно видна на поверхности щита в виде ряда бороздок (*Tremataspis*, *Hemicyclaspis*) или парных «сенсорных» бугорков или гребешков (*Thyestes*: табл. VII, фиг. 6; *Aestiaspis*). Так, у *Tremataspis schmidtii* Rohon, 1892 на поверхности панциря расположены желобки длиной 0,3–1 мм, образующие линии основных сенсорных каналов, типичные для остеостраков (См. главу «Систематическая часть», рис. 116). На дорсальной стороне щита у видов рода *Tremataspis* присутствуют следующие линии: инфраорбитальная, посторбитальная, постпинеальная (супрапинеальная, по Дж. Робертсону [Robertson, 1938a]), поперечная (передняя поперечная, по Дж. Робертсону [Robertson, 1938a]), супратемпоральная, краевая (передняя краевая, по Дж. Робертсону [Robertson, 1938a]), основная боковая, задняя поперечная, дорсальная. На исследованном нами материале [Афанасьева, 1991] не обнаружена наружная боковая линия, отмеченная Дж. Робертсоном у нескольких экземпляров *Tremataspis*. На вентральной стороне щита желобки проходят по оролобранхиальным пластинкам латеральных серий (передняя срединная серия, линия бранхиальной пластинки) по краям срединного выступа (срединная линия) и вдоль боковых краев щита (вентральная боковая линия) (рис. 26; [Robertson, 1938a: fig. 2]). У остеостраков с более коротким щитом обычно представлены основные сенсорные линии: инфраорбитальные, посторбитальные, поперечные линии, главная боковая линия.

Внутреннее строение. Наличие у остеостраков хорошо развитых перихондральных окостенений, выстилающих полости и каналы хрящевого эндокrania, делает возможным изучение внутричерепных структур на ископаемом материале. Подобное исследование впервые было проведено Э. Стеншё [Stensiö, 1927]. С помощью специальной методики тонких срезов (Sollas's section method) он изучил поперечные сечения туловища нескольких видов остеостраков со Шпицбергена. Это позволило сделать объемные реконструкции краниальных полостей и каналов, т.е. восстановить строение внутреннего скелета у исследованных форм. Позднее им был исследован эндоскелет остеостраков из других регионов [Stensiö, 1932, 1958, 1964]. Существенный вклад в изучение внутреннего скелета и внутренних органов остеостраков внесли также Г. Венгше [Wängsjö, 1952] и Ф. Жанвье [Janvier, 1975, 1977, 1981, 1985b, 1996].

Как показали исследования, головной мозг остеостраков хорошо развит, как и у других бесчелюстных он вытянут в одной плоскости. Однако, в отличие от современных круглоротых (у миног мозжечок идентифицируется только гистологически [Савельев, 2001]), в нем уже можно четко выделить пять отделов: передний мозг, промежуточный мозг, средний мозг, мозжечок и продолговатый мозг. *Передний мозг* (telencephalon) относительно крупный, слабо разделен на две половины. Спереди эта часть полости мозга продолжается небольшой эпитойдной полостью эндокrania, вмещающей непарный обонятельный орган. Обонятельный орган и находящийся ниже гипофиз размещены в едином носовом мешке, который открывается наружу одним отверстием бобовидной формы (назогипофизное отверстие). Как и у миног, у остеостраков обонятельный орган приближен к передней части мозга, так что ольфакторные тракты отсутствуют. Передний мозг постепенно переходит в *промежуточный* (diencephalon), от нижнебоковой поверхности которого отходят зрительные тракты (n. opticus, II). Зрительные нервы остеостраков относительно короткие вследствие сближенного расположения орбит на дорсальной стороне щита. Под пинеальным отверстием (каналом) размещены два возвышения, по-видимому, соответствующих ganglia habenulae низших позвоночных, несимметричные (правый узел больше, чем левый), как и у миног. *Средний мозг* (mesencephalon) имеет вид характерных парных вздутий. Как и у других позвоночных, от него отходят две из трех пар головных нервов, иннервирующих мышцы, осуществлявшие движения глазного яблока – глазодвигательный (n. oculomotorius, III) и блоковый (n. trochlearis, IV). Третья пара нервов, участвующих в движениях глаз – отводящие нервы (n. abducens, VI), отходила от продолговатого мозга. *Мозжечок* (cerebellum) у остеостраков, в отличие от других бесчелюстных, очень хорошо развит, что может быть связано с усложнением координации движений вследствие появления у них парных грудных плавников, активно участвовавших в продвижении тела животного вперед и маневрировании. Мозжечок налегает спереди на средний мозг и сзади – на продолговатый. Как и у других бесчелюстных, у остеостраков *продолговатый мозг* (medulla oblongata) занимает около половины головного мозга и имеет очертания, типичные для этого отдела у низших позвоночных. Сверху в нем имеется ромбовидная ямка (fossa romboidalis). У всех позвоночных в этом отделе мозга расположены жизненно важные центры, регулирующие дыхание, кровоснабжение, обмен веществ. У современных круглоротых продолговатый мозг образован структурами, контролирующими деятельность жаберного аппарата и положение тела животного в пространстве. От этого отдела мозга у всех низших позвоночных отходит большая часть головных нервов (V, VI, VII, VIII, IX, X).

Характерной особенностью остеостраков является своеобразное строение лабиринта и связанных с ним структур. У остеостраков имеются два верти-

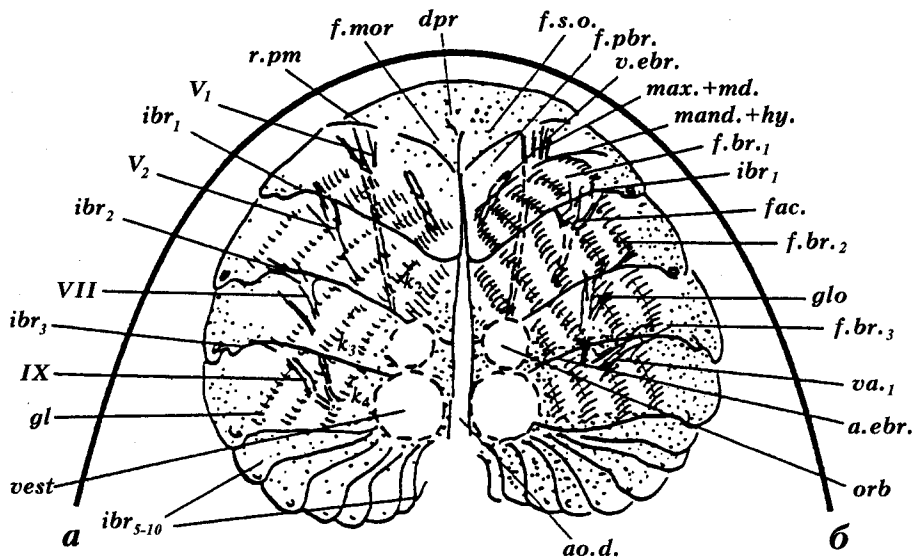


Рис. 8. Схематическая реконструкция строения ротожаберного аппарата остеострака семейства Scolenaspidae [Афанасьева, 1998]

Обозначения: orb – орбиты, vest – вестибулярный аппарат; a – по [Stensiö, 1958]; dpr – супраоральное поле, f.mor – параоральное углубление, gl – жаберные лепестки, *ibr*₁₋₁₀ – межжаберные гребни, r. pm – пребранхиальный гребень, V₁ – n. profundus (= n. maxillaris, по [Stensiö, 1964]), V₂ – n. trigeminus proper (= n. mandibularis, по [Stensiö, 1964]), VII – лицевой нерв, IX – языкоглоточный нерв; б – по [Janvier, 1985b]: a.ebr. – экстрабранхиальная артерия, ao.d. – дорсальная аорта, fac

– лицевой нерв, f.br.₁₋₃ – бранхиальные ямки, f.pbr. – пребранхиальная ямка, f.s.o. – супраоральная ямка, glo. – языкоглоточный нерв, hy. – гиоидная дуга, mand. – мандибулярная дуга, max. – максиллярная ветвь тройничного нерва, md. – мандибулярная ветвь тройничного нерва, va.₁ – первая жаберная ветвь блуждающего нерва, v.ebr. – экстрабранхиальная вена

кальных полукружных канала, расширяющиеся снизу (ампула). От нижней части лабиринта отходят широкие каналы (“sel-каналы”, по Э. Стенше), ведущие к полям. Парные каналы (от 3 до 5 пар) подходят к латеральным полям, единственный очень короткий канал – к дорсальному полю. Эти каналы на всем протяжении своего пути до полей не ветвятся (кроме первого канала sel₁), но, достигнув поля, многократно разветвляются. Аналоги подобных каналов до сих пор не известны у других позвоночных. Сверху от полости лабиринта отходят парные эндолимфатические протоки (ducti endolymphatici), открывающиеся с дорсальной стороны щита в задней части дорсального поля или сразу за ним.

Результатом тщательного изучения структур висцерального аппарата остеостраков и сравнения их с таковыми современных круглоротых и других низших позвоночных явилась разработанная Э. Стенше [Stensiö, 1927, 1958] принципиальная схема соотношения висцеральных дуг, головных нервов и сосудов ротожаберного аппарата остеостраков (рис. 8а). Эта концепция гомологизации висцеральных структур была поддержана Г. Венгше [Wängsjö, 1952, Supplementary note], хотя он и сделал попытку дать собственную интерпретацию функций некоторых головных нервов, сосудов и отделов ротожаберной полости в основной части монографии по остеостракам Шпицбергена (там же, с. 52–229). На основании анализа положения головных нервов относительно вестибулярного аппарата, орбит, сенсорных каналов и других черепных структур, взаимного расположения черепных нервов и мест их отхождения от отделов мозга Э. Стенше [Stensiö, 1958] определил, что: к пребранхиальному гребню (r. pm) подходит ветвь **тройничного нерва** (n. trigeminus, V) – n. profundus (V₁, по Стенше), к первому межжаберному гребню (ibr₁) – другая ветвь

тройничного нерва – n. trigeminus proper (V₂, по Стенше); **лицевой нерв** (n. facialis, VII) иннервировал мягкие части оралобранхиальной камеры, относящиеся ко второму межжаберному гребню (ibr₂), т.е. переднюю и заднюю полужабру и их мускулатуру; **языкоглоточный нерв** (n. glossopharyngeus, IX) иннервировал соответствующие структуры третьего межжаберного гребня (ibr₃); бранхиальные ветви **блуждающего нерва** (n. vagus, X) – соответствующие структуры остальных межжаберных гребней (ibr₄ – ibr_{10,11}). Следует отметить, что в своей последней монографии Э. Стенше [Stensiö, 1964] определил V₁ и V₂ как ветви тройничного нерва, соответствующие максиллярной и мандибулярной ветвям этого нерва у позвоночных. По-скольку второй межжаберный гребень (ibr₂) по Э. Стенше гомологичен гиоидной дуге челюстноротых, то первый (ibr₁) и пребранхиальный (r. pm) гребни – мандибулярной и премандибулярной дугам, соответственно. Бранхиальная ямка, расположенная между мандибулярной и гиоидной дугами, является спиракулярной; бранхиальная ямка, расположенная между премандибулярной и мандибулярной дугами, – преспиракулярной жаберной ямкой. Таким образом, согласно Э. Стенше, у остеостраков имелись два функционирующих прегиоидных жаберных мешка.

Позднее Ф. Жанвье [Janvier, 1975, 1977, 1981, 1985b, 1996] уделил большое внимание строению висцерального аппарата остеостраков, в том числе у Scolenaspis-подобных форм и у новых видов кieraspidид и бенневиаспидид (Kieraspidiens, Benneviaspidiens, по Ф. Жанвье). Если в своих первых работах, посвященных структурам висцерального аппарата, Ф. Жанвье [Janvier, 1975, 1977] придерживался в основном взглядов Э. Стенше, то в последующем [Janvier, 1981, 1985b] его точка зрения до-

вольно резко изменилась (рис. 86). Относительно проблемы расположения головных нервов это выразилось в следующем: нервы, интерпретированные Э. Стенше как V_1 и V_2 , были определены Ф. Жанвье как: 1) максиллярная (max.) и мандибулярная (md.) ветви тройничного нерва, соответственно [Janvier, 1977], 2) мандибулярная ветвь тройничного нерва проходила вместе с максиллярной ветвью ($V_1 = \text{max.} + ?\text{md.}$) или вместе с лицевым нервом ($V_2 = \text{fac.} + ?\text{md.}$) [Janvier, 1981], 3) фронтальная вена и глазничная ветвь тройничного нерва (v.fr. + prof.) проходила по единому каналу, V_1 соответствует максиллярной и мандибулярной ветвям тройничного нерва, проходившим вместе (max. + md.), V_2 — лицевому нерву [Janvier, 1985b]. Кроме того, на основании изучения нового материала по остеоостракам и литературных данных по онтогенезу миног, Ф. Жанвье пришел к выводу, что у остеоостраков в онтогенезе могло происходить сближение или даже слияние мандибулярной и гиоидной дуг на уровне пребранхиального гребня. Загравивая проблему происхождения межжаберных гребней у остеоостраков, Ф. Жанвье отверг предположение предшественников о том, что эти гребни являются частью бранхиальных арок, включенных в эндоскелет щита, и выдвинул гипотезу о том, что бранхиальный скелет остеоостраков расположен целиком внутри оралобранхиальной камеры и прикреплен к эндоскелету щита только посредством вентро-медиальных отростков. Таким образом, желобки, интерпретируемые Э. Стенше как эфферентные дыхательные артерии, согласно Ф. Жанвье, могли вмещать экстрабранхиальные артерии, ответвлявшиеся от дорсальной аорты [Janvier, 1981, 1985b].

Следует подчеркнуть, что, помимо выявленного сходства в расположении головных нервов и иных структур у остеоостраков и других низших позвоночных (прежде всего, у остеоостраков и миног, по Э. Стенше), между ними существуют и четкие различия. Это, наряду со сложностью идентификации многих черепных структур на ископаемом материале (например, мест слияния ганглиев или ветвления соответствующих нервных стволов), приводит к появлению различных схем гомологизации висцеральных дуг у остеоостраков. Новый материал по сколенаспидным остеоостракам, исследованный нами [Афанасьева, 1998], не позволяет отдать предпочтение какой-либо из интерпретаций, но привлекает внимание к проблеме гомологизации висцеральных структур у древних бесчелюстных, которая остается пока далеко не решенной.

Филогения и принципы систематики

В настоящее время, по-видимому, общепринято, что остеоостраки представляют собой монофилетическую группу. В пользу одного исходного ствола свидетельствует, прежде всего, единый и очень своеобразный план строения, отличающий остеоостраков от других групп бесчелюстных и рыб: на-

личие триады специфических органов (дорсальное и латеральные поля), взаимное расположение и строение органов орбито-назогипофизного комплекса, наличие и расположение многих пар жаберных отверстий и др. Монофилию остеоостраков подтверждает также глубина параллелизмов, приводящих к формированию сходно адаптированных форм в явно различных филетических линиях (*Cephalaspis* и *Thyestes*, *Benneviaspis* и *Parameteoraspis*, *Tremataspis* и *Tannuaspis*).

Данные об исходной группе остеоостраков в настоящее время чрезвычайно малочисленны. Следует отметить обнаруженные столетие назад в ордовикских отложениях Harding Sandstone (Колорадо, США) мелкофрагментарные остатки экзоскелета позвоночного, определенного Р. Денисоном как "Vertebrate Indeterminate A." [Denison, 1967]. Эти фрагменты, микростроение которых детально описано М. Смит [Smith, 1991], на основании присутствия эмалеподобной ткани, мезодентина и костной ткани в экзоскелете были отнесены к остеоостракам [Sansom, Smith, Smith, Turner, 1995; Smith, Sansom, Smith, 1995]. Подобная идентификация носит условный характер, поскольку не известна ни одна макрохарактеристика животного, которому принадлежат эти фрагменты. Однако именно для остеоостраков среди других бесчелюстных (как и для челюстноротых) характерно наличие мезодентина в верхнем слое и присутствие костной ткани в базальной части экзоскелета.

Наиболее примитивной группой остеоостраков, которая может расцениваться как ближайшая к анцестральной, в настоящее время, по-видимому, следует считать безрогих остеоостраков, выделяемых нами в подотряд *Ateleaspidoidei*. Архаичный *Ateleaspis* известен из силура Шотландии [Ritchie, 1967], а также из нижнего девона архипелага Северная Земля [Афанасьева, Каратаютю-Талимаа, 1998], где он является реликтом среди типичных девонских форм бесчелюстных и рыб. Для него характерны слабо обособленные от туловища грудные плавники, имеющие вид плавниковой складки, относительно слабая консолидированность щита, на всей поверхности которого четко различимы тессеры, а также генерализованный тип скульптуры (мелкие простые бугорки на щите и узкие ребрышки на туловищных чешуях). Другие представители этого подотряда (*Aceraspis*, *Hirella*) имеют несколько более обособленные от туловища и развитые грудные плавники, а также более консолидированный головуловищный щит.

Однако, наряду с *Ateleaspis*, древнейшими остеоостраками являются формы из отложений верхнего венлока Эстонии (шесть родов: *Tremataspis*, *Saaremaaspis*, *Oeselaspis*, *Aestiaspis*, *Thyestes*, *Witaaspis*). Головотуловищные щиты этих остеоостраков имеют различные очертания и длину, у них развиты или отсутствуют рога, присутствует различное количество латеральных полей, различны степень развития слоев экзоскелета и консолидации экзоскелетных пластинок, различается тип скульптуры,

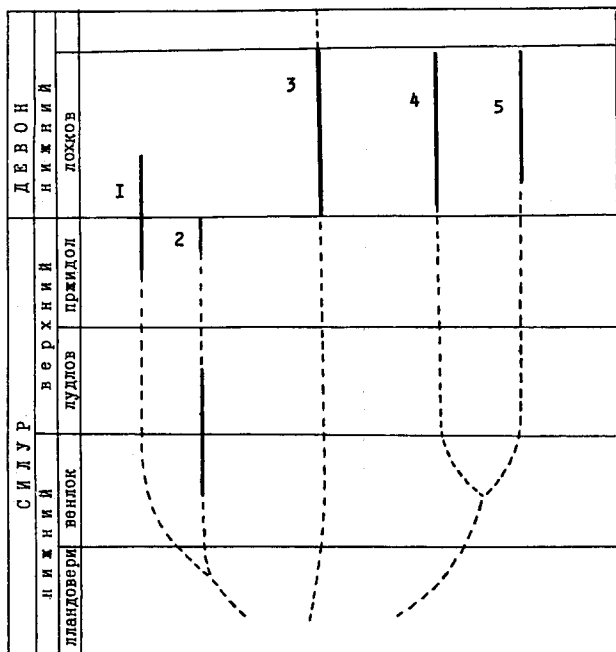


Рис. 9. Схема филогенетических отношений некоторых подотрядов остеоостраков: 1 – Tremataspidoidei, 2 – Tannuaspidoidei (отряд Tremataspidiformes); 3 – Cephalaspidoidei (отряд Cephalaspidiformes); 4 – Scolenaspidoidei, 5 – Benneviaspidoidei (отряд Scolenaspidoidei)

т. е. они уже имеют черты разнонаправленной специализации.

Обнаружение подобных форм с разнообразной морфологией в силуре дает основание предполагать, что исходная группа остеоостраков существовала, по крайней мере, в ордовике. Отсутствие находок относительно крупных фрагментов наружного скелета остеоостраков в ордовикских отложениях, по всей видимости, можно объяснить (наряду с другими причинами) слабой консолидированностью микро- или мезомерного экзоскелета древнейших форм.

В филогенезе остеоостраков можно наметить несколько основных линий. Согласно Ф. Жанвье [Janvier, 1981, 1985a, b, c], им соответствуют большие монофилетические подгруппы неопределенного таксономического ранга: Thyestidians, Cephalaspidi-ans, Kiaeraspidians, Benneviaspidi-ans и Scolenaspidi-ans. Эти линии были выделены в подотряды [Афанасьева, 1991] (рис. 9). Так, все эстонские остеоостраки, а также *Timanaspis* и *Dobraspis* (Россия), *Tyriaspis* (Норвегия) и, вероятно, британский *Sclerodus* объединены в подотряд Tremataspidoidei. Остеостраки этой подгруппы разделяют набор специфических признаков, таких как сходная модель расположения инфраорбитального канала боковой линии (ifc), место разветвления канала sel₁ около латерального поля, наличие пинеальной пластинки, тесно сближенное расположение орбит и органов назогипофизного комплекса, небольшие по площади, узкие дорсальное и латеральные поля. Сравни-

тельно небольшое число таких признаков как длина, форма щита, наличие и степень развития рогов (т.е. во многом носящих адаптивный характер), которые могут быть выделены для характеристики всего подотряда, по-видимому, являются результатом быстрой эволюции Tremataspidoidei, изменившей многие черты их внешнего строения. Как было отмечено выше, в эволюции Tremataspidoidei (как и в эволюции всей группы Osteostraci [Обручев, 1964]) прослеживаются два основных направления, приводящие к формированию основных морфоэкологических типов строения: трематаспис-подобного (представители семейства Tremataspidae) и цефаласпис-подобного (другие семейства этой подгруппы).

Следует согласиться с Д.В. Обручевым [Обручев, 1964] в том, что, несмотря на архаичный вид Tremataspidae, они не могут быть признаны исходной группой для других остеоостраков, поскольку все эти формы (в том числе и *Tremataspis*) были уже достаточно специализированы. Освоение придонно-донных экологических ниш представителями семейства Tremataspidae и их относительно малоподвижный образ жизни обусловили необходимость развития длинного и сравнительно тяжелого панциря, уменьшили значение дорсального и латеральных полей как органов, связанных с сенсорной системой, определили мелкие размеры животных. Очевидно, что Tremataspidae (особенно *Tremataspis*) являются наиболее примитивными среди остеоостраков в гидродинамическом отношении (длинный двояковыпуклый щит, отсутствие грудных плавников и несущих плоскостей (рогов), относительно короткий хвостовой отдел, покрытый утолщенной чешуей, и другие). С другой стороны, такие формы как *Thyestes*, *Procephalaspis* и *Witaaspis*, представляющие иную (или иные) филетическую ветвь (ветви) внутри Tremataspidoidei, имели более совершенную гидродинамическую форму: относительно короткий облегченный щит, более уплощенную вентральную сторону щита, относительно развитые рога (кроме *Witaaspis*) и, возможно (по предположению Ф. Жанвье [Janvier, 1984, 1985d]), грудные плавники. Эти роды отнесены к различным семействам (Thyestidae Berg, 1940; Procephalaspidae Stensiö, 1958 и Witaaspidae Afanassieva, 1991) на основании того, что для них характерны особенности строения, таксономическая значимость которых обычно оценивается [Берг, 1940; Stensiö, 1958; Афанасьева, 1991] на уровне семейства (различающиеся признаки: наличие и степень развития рогов, длина и число пар латеральных полей, степень консолидации щита, приближительная длина щита и толщина экзоскелета и др.).

Наряду с подотрядом Tremataspidoidei выделен подотряд Tannuaspidoidei, объединенный с первым в отряд Tremataspidiformes. В подотряд Tannuaspidoidei входит одно семейство Tannuaspidae Обручев, 1964 с родом *Tannuaspis* (и, возможно, *Tuvaspis*). Представители этого подотряда четко отличаются от Tremataspidoidei отсутствием пинеальной пластинки, удаленным от орбит назогипофизным

отверстием, значительно более широкими латеральными полями. Подобное объединение двух названных групп в один отряд (Д.В. Обручев, подчеркнув аберрантность *Tannuaspis*, объединил семейства Tremataspidae и Tannuaspidae в отряде Tremataspida [Обручев, 1964]) проводится главным образом на основе внешнего сходства в форме щита и является, по-видимому, искусственным (и, следовательно, временным). Отмеченное сходство может носить адаптивный характер и являться результатом параллельной эволюции этих групп [Afanassieva, Janvier, 1985]. Однако для выяснения этих вопросов необходимы новые данные, прежде всего о внутреннем строении таннуаспидид.

Таким образом, в отряд Tremataspidiformes традиционно объединены формы с длинным туловищным щитом и обычно не развитыми рогами и грудными плавниками. Анализ материала показал, что для них характерны также крупные размеры пластинок, покрывающих оралобранхиальную камеру с вентральной стороны щита, небольшие размеры дорсального и латеральных полей, хорошо развитый экзоскелет с разнообразной скульптурой щита.

Среди остеостраков наиболее совершенными гидродинамическими характеристиками обладают относительно поздние (нижнедевонские) формы, сходные по типу строения с *Cephalaspis lyelli* Agassiz: виды родов *Cephalaspis* Agassiz, *Mimetaspis* Stensiö, *Pattenaspis* Stensiö, *Parameteoraspis* (Janvier), *Hildenaspis* Janvier. Эти остеостраки характеризуются таким набором признаков, как относительно короткий, заостренный по краям щит с уплощенной вентральной стороной, хорошо развитые рога и грудные плавники, единственная пара очень длинных латеральных полей, часто достигающих дистальных частей рогов и не заходящая на интерзональную часть щита, крупная ротожаберная полость, развитая мускулатура длинного туловища, сглаженная скульптура щита и, по-видимому, представляют особую филогенетическую ветвь. Эта ветвь объединена нами в отдельную подгруппу остеостраков, которой мы придаем ранг отряда Cephalaspidiformes. Этот отряд включает в себя единственный подотряд Cephalaspidoidei, характеризующийся ветвящимися у орбит каналами sel₁, отсутствием или слабым развитием пинеальной пластинки, относительно удаленными друг от друга орбитами, обычно узкими латеральными полями, олигобранхиальным типом строения оралобранхиальной камеры. Канал ifc боковой линии известен пока у немногих форм, но там, где обнаружен, он огибает латерально орбиты, не доходя до назогилофизного отверстия (*Cephalaspis lyelli*).

Среди форм, относящихся к этому подотряду, выделяются своими морфологическими особенностями представители рода *Parameteoraspis*, объединившего около 15 видов. Объединение стольких видов в единственный род, с нашей точки зрения, является искусственным, поскольку некоторые из них различаются такими таксономически значимыми признаками, как место расположение отвер-

стий эндолимфатических протоков, ширина интерзональной части щита и другие. Для *Parameteoraspis* характерен чрезвычайно широкий уплощенный щит полукруглой формы и широкое дорсальное поле, что придает им некоторое сходство с остеостраками рода *Benneviaspis*. Виды этого рода не только характеризовались сходными признаками, таксономический вес которых соответствует уровню семейства (см. раздел «Систематическая часть»), но и, по-видимому, занимали отличные от семейства Cephalaspidae экологические ниши. Эти различия подтверждают точку зрения Э. Майра, отметившего, что «каждое семейство обычно имеет определенный общий облик, различимый с первого взгляда, и все его виды занимают сходные ниши в характерных для них сообществах» [Майр, 1971, с. 117]. Таким образом, мы считаем обоснованным выделение видов этого рода в особое семейство Parameteoraspidae [Афанасьева, 1991]. К семейству же Cephalaspidae отнесен род *Cephalaspis* (*C. lyelli* и близкие к нему виды), и, в настоящее время условно *Pattenaspis* Stensiö, *Hildenaspis* Janvier, *Mimetaspis* Stensiö (у последнего рода, по противоречивым данным Ф. Жанвье: канал sel₁ ветвится на половине пути между орбитой и латеральным полем [Janvier, 1985a], канал sel₁ ветвится рядом с орбитой [Janvier, 1985b]; *Pattenaspis* и *Hildenaspis* пока слабо изучены). Род *Cephalaspis*, в настоящее время по данным из литературы объединяющий большое число недостаточно изученных видов, является сборным и нуждается в срочной ревизии.

Мы придерживаемся точки зрения Р. Денисона [Denison, 1951a], полагая, что эта группа остеостраков (*Cephalaspis* и близкие к нему роды, выделенные позднее, в том числе *Parameteoraspis*) объединяет относительно продвинутые формы. Таксономический вес признаков, характерных для остеостраков этой группы, оправдывает ее выделение в отдельный отряд Cephalaspidiformes (длина щита, уплощенность его вентральной стороны, небольшая величина пластинок, покрывающих ротожаберную область, наличие рогов и грудных плавников, форма и протяженность латеральных полей), который, таким образом, включает один подотряд с двумя семействами.

В отряд Benneviastidiformes нами объединены две большие группы девонских остеостраков — Benneviastidoidei и Scolenaspidioidei, соответствующие двум крупным филогенетическим ветвям. Для остеостраков этого отряда характерна малая или средняя длина щита, уплощенная вентральная сторона щита, развитые рога и грудные плавники, большие по площади латеральные поля, часто образующие выступы и лопасти, канал ifc, подходящий к латеральным полям и далеко отстоящий от назогилофизной области.

Линия развития остеостраков, выделенная в подотряд Benneviastidoidei, привела к появлению в раннем девоне таких высоко специализированных родов, как *Benneviaspis* Stensiö, *Boreaspis* Stensiö, *Hoelaspis* Stensiö, *Boreaspis* Stensiö, *Citharaspis*

Afanassieva, а также, возможно, *Tauraspis* Mark-Kurik et Janvier, *Hapilaspis* Mark-Kurik et Janvier и *Severaspis* Mark-Kurik et Janvier. Для них характерен сильно уплощенный дорсовентрально короткий щит с развитыми грудными плавниками, обширные, часто имеющие сложную форму дорсальное и латеральные поля, хорошо развитый роstrum (*Boreaspis*, *Hoelaspis*) и рога (вторично утрачены у *Citharaspis* и, возможно, *Hapilaspis*), сглаженная скульптура щита, по-видимому, хорошо развитая мускулатура туловища. По некоторым из этих признаков (развитые рога и плавники, сглаженная скульптура щита) они сходны с *Cephalaspis*-подобными формами, однако резко отличаются от них такими таксономически весомыми признаками, как место ветвления канала sel₁, расположение канала ifc боковой линии, размеры и форма латеральных полей, образующих развитые заднебоковые лопасти. Наиболее специализированы поздние представители этой ветви, характеризующиеся чрезвычайно обширными полями (*Benneviaspis maxima* (Wängsjö, 1952), *B. zychi* Afanassieva, 1989, *B. urvantsevi* Mark-Kurik et Janvier, 1995). Известные представители семейства Boreaspididae имели малые абсолютные размеры (длина щита 1–2 см), в то время как сосуществовавшие с ними Benneviaspidae приобрели размеры, близкие к максимальным для этой группы бесчелюстных (*Benneviaspis maxima*, верхний диттон (нижний прагиен), длина щита 12,5 см, ширина щита 30 см). Представители рода *Citharaspis*, входящие на последнее семейство, по многим характеристикам сходны с *Benneviaspis* (в том числе, по основным пропорциям щита). Утрата рогов у *Citharaspis* представляет собой, по-видимому, вторичное явление.

Таким образом, в подотряд Benneviaspidoidei включены сильно уплощенные дорсовентрально формы с обычно не развитой пинеальной пластинкой, с каналом sel₁, ветвящимся на полпути к латеральному полю или рядом с ним, имеющие оралобранхиальный тип строения оралобранхиальной камеры, с равными по величине гипофизной и назальной частями назогипофизного отверстия, с гладкой поверхностью щита. В этот подотряд входят три семейства: Benneviaspidae Denison, 1951; Boreaspididae Stensiö, 1958; Hoelaspidae Stensiö, 1958, признаваемые современными палеоихтиологами [Janvier, 1977, 1985b; Афанасьева, 1991] и различающиеся такими признаками, как наличие или отсутствие роstra, степень развития рогов, ширина дорсального поля, форма латеральных полей, степень развития перихондрального окостенения. Выделенные семейства, по-видимому, соответствуют трем филогенетическим ветвям Benneviaspidoidei, существовавшим одновременно в раннем девоне. На территории Украины, в Подолии, семейство Benneviaspidae представлено родами *Benneviaspis* и *Citharaspis*. К этому семейству, по-видимому, также относятся ранние британские виды, ранее причислявшиеся к роду *Benneviaspis*: “*B.*” *anglica* Stensiö, 1932; “*B.*” *lankesteri* Stensiö,

1932; “*B.*” *platessa* Wängsjö, 1952. У перечисленных видов, по данным Э. Стеншё и Ф. Жанвьё, в среднем слое экзоскелета присутствуют радиальные каналы [Stensiö, 1932; Janvier, 1985b], кроме того, у “*B.*” *lankesteri* имеется пинеальная пластинка. Согласно Ф. Жанвьё [Janvier, 1985b], в эволюции этой группы наблюдается тенденция к исчезновению радиальных каналов и пинеальной пластинки, поскольку развитая пинеальная пластинка и наличие радиальных каналов, по мнению этого автора, – плезиоморфные признаки для остеостраков.

В филогенезе остеостраков многочисленные ответвления дала последняя из рассматриваемых здесь групп, выделенная нами в подотряд Scolenaspidoidei. Для этих остеостраков характерен массивный, выпуклый дорсально щит, развитые рога (обычно неширокие и утолщенные) и грудные плавники, развитая пинеальная пластинка, крупный дорсомедиальный гребень, бугорки средних – крупных размеров. К этой группе отнесены многие подольские формы: *Heraspis* Afanassieva, достигавшие значительных размеров *Tegaspis* Wängsjö и *Diademaspis* Janvier (длина щита – до 25 см), и сравнительно не крупные *Stensiopelta* Denison и *Zychaspis* Janvier (последний несколько сходен формой щита и сравнительно большой длиной латеральных полей с остеостраками отряда Cephalaspidiformes).

Таким образом, подотряд Scolenaspidoidei объединяет формы с выпуклым дорсально щитом, обычно с развитой пинеальной пластинкой, с ветвлением на половине пути к латеральному полю каналом sel₁, имеющие ротожаберную камеру олигобранхиатного типа строения. По данным Ф. Жанвьё, для остеостраков этой группы характерно назогипофизное отверстие, гипофизная часть которого по величине превышает назальную, выступающий дорсомедиальный гребень (или отросток), несколько расширенные в своих передних частях латеральные поля, скульптура в виде крупных ребристых бугорков [Janvier, 1985b]. В этот подотряд входят выделенное Э. Стеншё [Stensiö, 1958] семейство Zenaspididae, включающее роды *Zenaspis* Lankester, 1870; *Diademaspis* Janvier, 1985 и, возможно, *Tegaspis* Wängsjö, 1952, и выделенное нами семейство Scolenaspidae Afanassieva, 1991, включающее роды *Scolenaspis* Jarvik, 1954, *Stensiopelta* Denison, 1951, *Machairaspis* Janvier, 1985, *Heraspis* Afanassieva, 1991 и *Zychaspis* Janvier, 1985.

Известно, что систематика остеостраков базируется как на морфологии наружного скелета (общая морфология, строение экзоскелета), так и на строении внутренних органов, доступных для изучения вследствие наличия развитых перихондральных окостенений. Однако, на палеонтологическом материале степень сохранности экзо- и эндоскелета у разных форм обычно различна (например, эстонские и подольские остеостраки), что затрудняет сопоставление форм и осложняет решение систематических проблем. Кроме того, таксономический вес признаков оценивается исследователями (а иногда одним и тем же автором в разное время) не-

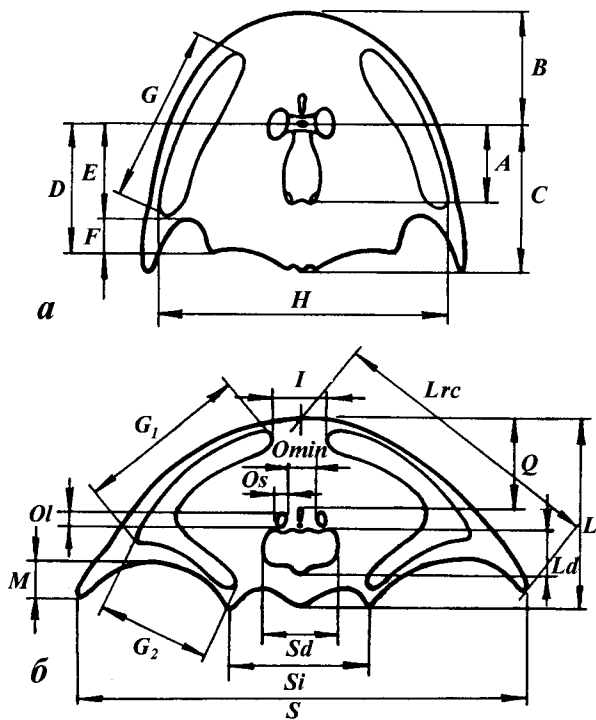


Рис. 10. Промеры головуловищного щита остеоостраков: а – по Денисону [Denison, 1951a]; б – по Афанасьевой [Афанасьева, 1991]. Условные обозначения см. на стр. 267

одинаково. Иногда для всей группы абсолютизируется единственный признак или группа признаков. Это приводит к появлению резко различающихся классификаций (например, классификации Э. Стеншё 1927 и 1958 годов, классификации Р. Денисона, Д.В. Обручева, Ф. Жанвьё [Stensiö, 1927, 1958; Denison, 1951a; Обручев, 1964; Janvier, 1981, 1985b, c]). Помимо этого, к расхождению во взглядах приводит отсутствие данных об исходной группе остеоостраков и выживших потомках (рецентных формах).

Учитывая вышесказанное, для остеоостраков было предложено наиболее целесообразным использовать в диагнозах таксонов разного ранга относительно полный комплекс признаков, касающихся как внешней, так и внутренней морфологии, на разных уровнях обобщения [Афанасьева, 1991]. Таким образом, связи между подгруппами реконструируются не на основе отдельных (иногда редко сохраняющихся) деталей строения, а на комплексах признаков экзо- и эндоскелета, дающих относительно полную информацию о строении животного. Кроме того, в данные комплексы введены гистохарактеристики, отражающие особенности микростроения экзоскелета конкретных форм. Это делает возможным сопоставление и определение разноразмерного ископаемого материала.

Исторически сложилось, что наиболее крупные группы среди остеоостраков выделяются по общей форме панциря и наличию или отсутствию рогов и плавников (например, Cephalaspides: короткий под-

ковообразный щит, наличие рогов и плавников; Tremataspides: длинный овальный щит, отсутствие рогов и плавников). Позже деление усложнилось, поскольку были подключены такие признаки, как количество и длина латеральных полей [Берг, 1940], количество подходящих к ним каналов, относительная длина различных частей щита [Denison, 1951a], строение ротожаберной полости [Stensiö, 1958], место ветвления канала sel_1 [Janvier, 1981, 1985a, b]. Изучение остеоостраков, найденных на территории России и сопредельных стран [Афанасьева, 1991], позволило прийти к заключению, что для выделения таксонов в ранге отряда наиболее целесообразно использование следующего комплекса признаков: общая длина головуловищного щита, уплощенность его вентральной стороны, величина пластинок, покрывающих ротожаберную область, наличие грудных плавников и рогов, число пар латеральных полей, их общая длина и расположение, число пар каналов, подходящих к латеральным полям, характер развития скульптуры (хорошо развитая – слабо развитая), общий тип скульптуры. Таким образом, для выделения таксонов высокого таксономического ранга используются комплексы признаков (общая морфология, экзо- и эндоскелет), часть которых сравнительно устойчива, т.е. характеризуется относительно малым темпом эволюции.

В диагнозах таксонов ниже отрядного уровня уточняются характеристики, указанные для отрядов, и вводятся признаки, отражающие эволюционные процессы, характерные для конкретных подгрупп. Так, диагнозы подотрядов включают признаки, отражающие эволюционные тенденции, характерные для отдельных крупных филогенетических ветвей остеоостраков. Например, для Benneviaspidoidei характерна значительная дорсовентральная уплощенность щита, широкие рога и сглаженная поверхность наружного скелета, а для Scolenaspidoidei – выпуклый дорсально щит, утолщенные узкие рога и наличие множества бугорков на поверхности экзоскелета. Вместе с тем, для всех подотрядов выделены такие относительно устойчивые признаки, как расположение инфраорбитального канала боковой линии, место ветвления канала sel_1 , наличие и степень развития пинеальной пластинки, относительные размеры гипофизной и назальной частей назогипофизного отверстия, наличие дорсомедиального гребня, тип строения ротожаберной полости и другие.

В диагнозах семейств и подсемейств конкретизируются диагностические признаки подотрядного уровня, определяется состояние альтернативных характеристик (рога развиты – не развиты), вводятся приблизительные размеры головуловищных щитов, пропорции щита и его составляющих (рис. 10), указывается определенный тип скульптуры (размерный класс и расположение бугорков), уточняется характер развития экзоскелета (наличие и степень развития трех слоев), вводятся новые признаки (боковая кайма, рострум и т.д.), типичные

для этой подгруппы. В диагнозах родов и видов особенно важное значение приобретают характеристики экзоскелета. В диагнозах родов приводятся данные по развитию отдельных слоев экзоскелета, четко определяется конкретный тип скульптуры, наличие перфорированных перегородок, поровых полей, радиальных каналов и сосудистых сплетений. В диагнозах видов уточняются детали строения экзоскелета и скульптуры щита (размер бугорков, характер размещения поверхностных пор и их размерный класс, расположения микроотверстий в перфорированных септах, особенности микрорельефа).

Очевидно, что в различных подгруппах остеостраков в диагнозах таксонов будут значимы различные признаки (комплексы признаков). Так, морфологические характеристики, отражающие разнообразие строения экзоскелета у трематаспидных остеостраков, не могут быть задействованы в диагнозах подгрупп с более монотонным строением наружных покровов (*Cephalaspidoidei*, *Benneviaspidoidei*).

Появление новых данных по уже описанным формам и открытие новых форм неизбежно приводят к изменениям в комплексах признаков. Таким образом, система остеостраков, являясь составной частью классификационной системы ископаемых и нынеживущих организмов, представляет собой изменяющуюся и постоянно развивающуюся структуру.

Проблемы, решение которых связано с изучением *Osteostraci*

Остеостраки представляют собой монофилетическую группу древних бесчелюстных, своеобразная морфология которых свидетельствует об особом пути в реализации «агнатного» уровня организации. Изучение особенностей строения остеостраков является необходимым для понимания процессов становления разнообразных морфологических и физиологических адаптаций в эволюции первичноводных позвоночных. Данные по остеостракам активно привлекаются для исследования проблемы происхождения челюстноротых и связанной с ней проблемы морфологических перестроек «агнатного» уровня организации в «гнатостомный», а именно, вопросов возникновения челюстей и связанного с ними озубления, появления парных плавников, жаберных мешков эктодермального происхождения и др. [Новицкая, 1983, 1998; Новицкая, Каратаюте-Талимаа, 1986, см. также раздел «*Heterostraci*» данного издания; Mallat, 1981; Reif, 1982; Janvier, 1985b, 1996].

Одной из актуальных проблем современной палеонтологии является идентификация фрагментарных остатков ископаемых организмов. Фрагменты наружного скелета древних бесчелюстных и рыб представляют собой наиболее часто встречающийся и доступный для исследования материал. В настоящее время в коллекциях палеонтологических и геологических учреждений мира накоплен относительно многочисленный мелкофрагментарный ма-

териал по остеостракам. Он происходит из различных местонахождений, прежде всего, с архипелага Северная Земля, о-вов Сааремаа, Готланд, Гренландия, и требует сравнения, определения и детального описания. До недавнего времени лишь некоторые микроостатки остеостраков из силурийских отложений были детально описаны В. Гроссом [Gross, 1961, 1968b]. Предварительные определения некоторых находок с о. Октябрьской Революции архипелага Северная Земля и о. Готланд были сделаны также В.Н. Каратаюте-Талимаа [Каратаюте-Талимаа, Марк-Курик, Куршс, Матухин, Меннер, 1986; Матухин, Меннер, Куршс, 1999] и Д. Фредхольм [Fredholm, 1990]. При этом в данной группе позвоночных не было выделено ни одной новой формы по изолированной чешуе или микрофрагменту щита.

Изучение мелкофрагментарных остатков остеостраков из силурийских отложений архипелага Северная Земля [Afanassieva, 2000] выявило целый ряд существенных проблем, касающихся идентификации микрофрагментов экзоскелета как остеостраков, так и других групп панцирных бесчелюстных и рыб:

1. Недостаточная изученность экзоскелета макроостатков (типичной скульптуры щита и чешуи).

Некоторые, казалось бы, подробно описанные формы практически невозможно идентифицировать на микрофрагментарном материале, так как описание скульптуры их экзоскелета у макроостатков представляет собой общие фразы типа «очень мелкие округлые бугорки», а промеры микроструктур и детальное изображение поверхности отсутствуют (например, *Didymaspis grindrodi* Lankester, *Sclerodus pustuliferus* Agassiz).

2. Слабая изученность изменчивости экзоскелета.

У остеостраков практически не исследованы типы изменчивости наружного скелета. Например, лишь отмечено существование топографической изменчивости в концентрации и величине наружных пор у *Tremataspis schmidtii* Rohon [Мярсс, 1986, рис. 25]. Сейчас известно, что у многих форм скульптура головного и туловищного отделов панциря может значительно различаться. Кроме того, часто существуют вариации в скульптуре даже в пределах головного щита (центральная часть щита – боковой отдел щита – *por*) и т.д.

3. Разная степень сохранности материала.

Различная сохранность микрофрагментов может определять существование различных типов скульптуры у остатков одного и того же вида. Например, как установлено [Afanassieva, 2000], у *Oeselaspis pustulata* (Patten, 1931) истирание ребристых бугорков приводит к появлению округлых образований на поверхности экзоскелета, сходных с таковыми у *Saaremaaspis mickwitzii* Rohon, 1892 или некоторых *Birkeniida* (*Anaspida*). Подобные отличия в скульптуре у остатков одного вида могут трактоваться как посмертная изменчивость. У гетеростраков этот тип изменчивости четко прослежен на примере *Tareyaspsis venusta* Novitskaya [Новицкая, 1971].

4. Разные способы исследования.

Существует проблема сопоставления данных, полученных в световом (малые увеличения, плоскостное изображение) и электронном (большие увеличения, объемное изображение) микроскопах. Иногда в описаниях приведены детальные рисунки тонких сечений экзоскелета или фотографии шлифа и хорошо исследована гистология описываемой формы, но нет детального изображения скульптуры экзоскелета. В таких случаях очень сложно представить, как выглядит трехмерное изображение его поверхности (например, *Procephalaspis oeselensis* (Robertson)).

5. Несовершенство методик получения (выделения, обработки) материала.

Так, при растворении кислота может разрушать (оплавлять) тонкие структуры экзоскелета, изменяя его строение, что также препятствует проведению сравнения и точного определения микроостатков.

6. Уникальность исследуемого материала.

При обнаружении аберрантной формы, в случае если материал представлен единственным экземпляром, невозможно сделать шлиф (или рискованно делать разломы экзоскелета для изучения в СЭМ) для проведения палеогистологических исследований. Таким образом, уникальность материала не позволяет провести весь комплекс необходимых исследований, и, следовательно, вероятность совершения ошибки при определении возрастает.

7. Особенности морфологии экзоскелета в разных группах.

Наличие специфических деталей строения (особого микрорельефа, бугорков специфической формы, сплошного дентинового покрова, перфорированных септ или поровых полей и т.п.) значительно облегчает идентификацию ископаемых остатков. Отсутствие подобных деталей (генерализованный тип скульптуры в некоторых группах) у исследуемого образца осложняет определение материала вплоть до полного исчезновения возможности провести определение.

Наличие указанных трудностей (обычно в сочетании) серьезно осложняет сравнение и определение остеоостраков по микроостаткам. Именно этим можно объяснить отсутствие до недавнего времени

выделений новых форм остеоостраков на мелкофрагментарном материале. Помимо этого, необходимо учитывать и то обстоятельство, что при определении мелкофрагментарного материала невозможно задействовать макропризнаки, которые обычно используют при описании и определении цельных щитов и их крупных фрагментов.

Однако для силурийских остеоостраков, большая часть которых представлена трематаспидными формами (подотряд Tremataspidoidei), характерно значительное и при этом видоспецифичное разнообразие в строении экзоскелета. Это в значительной мере облегчает их сравнение и идентификацию. При определении изолированных остатков экзоскелета нами был использован предложенный ранее для описания и определения остеоостраков комплекс диагностических признаков [Афанасьева, 1991], отражающий особенности как макро-, так и микростроения конкретных видов, что сделало возможным сопоставление и определение различного размера материала. Кроме того, создание подробных диагнозов и детальных описаний строения экзоскелета многих силурийских форм и некоторых девонских остеоостраков [Denison, 1947, 1951b; Gross, 1961, 1968a,b; Афанасьева, 1985, 1986, 1991; Afanassieva, 1995, 1999, 2000; Афанасьева, Мярсс, 1997; Otto, Laurin, 1999, 2001], в том числе и с применением СЭМ в последние десятилетия, явилось необходимым базисом для успешных определений мелкофрагментарного материала в этой группе бесчелюстных.

В результате изучения тонкого строения изолированных остатков экзоскелета ряда североземельских форм с помощью СЭМ, впервые были определены и детально описаны мелкофрагментарные остатки нескольких видов трематаспидных остеоостраков [Afanassieva, 2000]. Учрежден и описан по изолированному остатку экзоскелета новый род остеоостраков *Septaspis*, с типовым видом *S. pectinata*. Таким образом, изучение тонких структур экзоскелета у различных форм на микро- и макроматериале позволило, впервые в этой группе бесчелюстных, выделить новый таксон по изолированному фрагменту наружного скелета.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Подкласс Osteostraci

Диагноз. Голова и передняя часть туловища заключены в более или менее консолидированный панцирь (головотуловищный щит), уплощенный дорсовентрально. На брюшной стороне щита оралобранхиальная область покрыта отдельными пластинками или чешуями. Рот расположен на переднем крае оралобранхиальной области, жаберные отверстия – на ее боковых и заднебоковых краях, их

число составляет около 10 пар. Назогипофизное отверстие и орбиты располагаются на дорсальной стороне головы. Назогипофизная полость не сообщается с глоткой. Орбиты сближены. На дорсальной стороне щита имеются непарное дорсальное поле и одна или несколько пар латеральных полей, соединенных с полостью лабиринта крупными каналами. Из парных плавников обычно имеются грудные. Хвост

эпицеркальный. Ткань экзоскелета содержит полосы остеоцитов. Каналы и полости черепа обычно выстланы тонким слоем перихондральной кости.

Состав. Отряды: *Ateleaspidiformes*, *Tremataspidiformes*, *Cephalaspidiformes*, *Benneviaspidiformes*, *Kiaeraspidiformes*.

Распространение. Европа, Азия и Северная Америка; нижний силур – верхний девон.

Отряд *Ateleaspidiformes*

Диагноз. Головотуловищный щит короткий – средней длины. Вентральная сторона щита уплощенная. Оралобранхиальную область покрывают чешуи или мелкие пластинки. Грудные плавники имеются, обычно слабо обособлены от тела. Рога не развиты. Поля широкие и длинные. Латеральных полей одна пара, не заходят на поверхность интерзональной составляющей щита. Количество каналов, подходящих к латеральным полям, составляет 5 пар. Экзоскелет обычно хорошо развит. Скульптура щита разнообразна, щит покрыт мелкими бугорками различной формы, реже его поверхность сглажена (*Hemicyclaspis murchisoni*).

Состав. Подотряд *Ateleaspidioidei*.

Распространение. Евразия (Великобритания, Норвегия, Россия); силур – нижний девон.

Подотряд *Ateleaspidioidei*

Диагноз. Инфраорбитальная линия сенсорной системы (ifc) проходит латеральнее орбит, не огибая их, расходится от медиальной оси тела к латеральным полям и проходит по их передним частям, изгибаясь к медиальной оси. Первая пара каналов, подходящих к латеральным полям (sel_1), дихотомически ветвится на половине пути от орбиты к полю. Пинеальная пластинка хорошо развита. Головотуловищный щит имеет различную степень консолидации: отдельные тессеры и пластины обычно четко выражены или щит слитный (*Hemicyclaspis*), в задней части щит включает ряд туловищных чешуй. Дорсомедиальный гребень не развит. Орбиты относительно не сближены. Назогипофизное отверстие не приближено к орбитам. Оралобранхиальная камера олигобранхиального типа строения (кроме *Hirella*, по [Stensiö, 1958]). Окостенения эндоскелета очень слабо развиты. Имеются два спинных плавника.

Состав. *Ateleaspididae* Traquair, 1899; *Hemicyclaspididae* Heintz, 1939; возможно, *Hirellidae* Stensiö, 1958.

Распространение. Евразия (Великобритания: Англия; Норвегия; Россия: архипелаг Северная Земля); силур – нижний девон.

Семейство *Ateleaspididae* Traquair, 1899

Типовой род – *Ateleaspis* Traquair, 1899.

Диагноз. Остеостраки средних размеров. Головотуловищный щит короткий (C/A – менее 1,5) и сравнительно узкий (S/A – около 2, ширина щита измерена на уровне заднего края дорсального поля) (рис. 10). Орбиты относительно далеко удалены друг от друга, склеротические окостенения хорошо развиты. Грудные плавники слабо обособлены от тела, широкие, их наружные края не укреплены рядом более крупных чешуй или эти чешуи лишь слегка крупнее остальных чешуй, покрывающих плавник. Поверхность щита орнаментирована мелкими бугорками или ребрышками. Первый спинной плавник хорошо развит, покрыт мелкими чешуями.

Состав. *Ateleaspis* Traquair, 1899; *Aceraspis* Kiaer, 1911.

Род *Ateleaspis* Traquair, 1899

Ateleaspis: Traquair, 1899, p. 834; Heintz, 1939, p. 97–98; Обручев, 1964, с. 99; Ritchie, 1967, p. 79–80; Janvier, 1996, p. 106–107.

Типовой вид – *Ateleaspis tessellata* Traquair, 1899.

Диагноз. Остеостраки средних размеров: длина щита составляет 4–5 см, длина туловища около 20 см. Длина щита приблизительно равна его ширине (ширина щита измерена на уровне заднего края дорсального поля). Задний край щита четко не выражен, щит постепенно переходит в покрытое рядами чешуй сегментированное туловище. Орбиты относительно крупного размера. Назогипофизное отверстие длинное, узкое, с четким перехватом посередине, его назальная и гипофизная части приблизительно равны по величине. Дорсальное и латеральные поля большие по площади, их границы слабо прослеживаются. Поверхность тессер на щите покрыта многочисленными мелкими округлыми бугорками, поверхность чешуй удлиненными бугорками (ребрышками или шипиками). Бугорки сложены дентином поверхностного слоя. Радиальные каналы в среднем слое представлены.

Видовой состав. *A. tessellata* Traquair, 1899, *Ateleaspis* sp. [Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998].

Распространение. Шотландия, Великобритания; архипелаг Северная Земля, Россия; венлок – лохков, силур, девон.

Ateleaspis sp.

Табл. II, фиг. 1–2

Экземпляр LIG № 35-669, неполный отпечаток дорсальной стороны головотуловищного щита и части туловища (отсутствует антеромедиальная часть головотуловищного щита); местонахождение на р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; слой 12, обнажение 41, североземельская свита, лохков, нижний девон. Табл. V, фиг. 3 [Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998].

Замечания. Первый ателеаспис-подобный остеострак, обнаруженный на территории России.

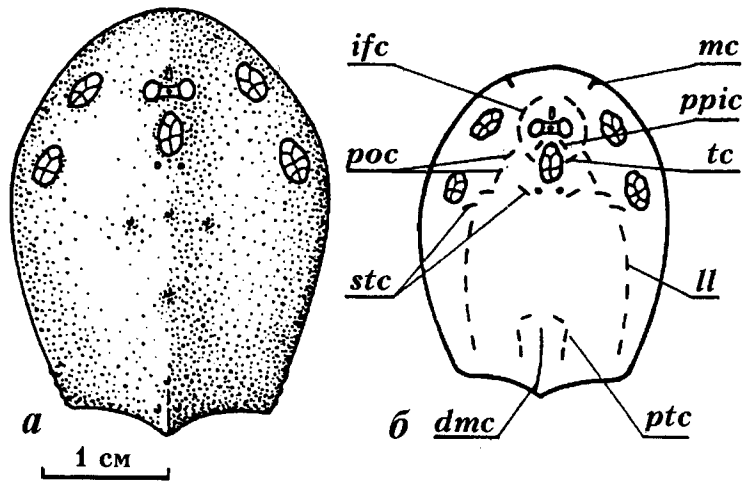


Рис. 11. *Tremataspis schmidti* Rohon: а – реконструкция дорсальной стороны щита; б – схема расположения основных сенсорных линий

Имеет средние размеры: ширина головуловищного щита составляет около 7 см, максимальная ширина грудного плавника около 2 см, ширина туловища в постцефалической части 4–5 см. Длина туловища достигала, по-видимому, 20 см. На поверхности дорсальной стороны щита хорошо различимы четырех-шестиугольные тессеры размером 1–2 мм. Тессеры покрыты тесно расположенными мелкими округлыми бугорками. К заднему краю щита бугорки постепенно меняют свою форму, становясь более удлинёнными. Туловищные чешуи шириной около 1,5 мм (1–2 мм), на них размещены мелкие узкие гребешки. Грудные плавники покрыты чешуями, размер которых уменьшается к дистальному краю плавника. Относительно крупные, четко обозначенные тессеры, расположенные на левой стороне отпечатка, по-видимому, соответствуют заднему отделу латерального поля. Размеры особи, форма грудных плавников, тип прикрепления их к телу, величина туловищных чешуй, скульптура панциря свидетельствуют в пользу того, что перед нами представитель рода *Ateleaspis*. Однако отсутствие переднецентральной части головуловищного щита не позволяет сделать более точное определение.

Отряд Tremataspiformes

Диагноз. Головотуловищный щит длинный, иногда достигает анального отверстия. Вентральная сторона щита обычно выпуклая, иногда уплощенная. Пластинки, покрывающие оралобранхиальную область, крупные. Грудные плавники обычно не развиты. Рога отсутствуют или развиты слабо. Поля короткие или средней длины, латеральных полей одна-две пары. Количество каналов, подходящих к латеральным полям, составляет 3–5 пар. Экзоскелет обычно хорошо развит, реже развит слабо (*Witaaspis*). Скульптура щита разнообразна (щит гладкий или покрыт бугорками различной величины и формы).

Состав. Два подотряда: Tremataspidoidei и Tannuaspidoidei.

Распространение. Евразия (Эстония, Россия; возможно, Великобритания); силур – нижний девон.

Подотряд Tremataspidoidei

Диагноз. Инфраорбитальная линия сенсорной системы (*ifc*) огибает орбитоназогипофизный комплекс. Первая пара каналов, подходящих к латеральным полям (*sel*₁), разветвляется рядом с полем. Пинеальная пластинка хорошо развита. Головотуловищный щит консолидированный или в задней части включает ряд туловищных чешуй. Рога отсутствуют или слабо развиты. Грудные плавники иногда имеются. Дорсомедиальный гребень слабо развит. Орбиты сильно сближены. Назогипофизное отверстие тесно приближено к орбитам. Латеральные поля узкие. Оралобранхиальная камера олигобранхиатного типа строения. Скульптура щита разнообразна (одноразмерные или разноразмерные бугорки, узкие ребрышки) или его поверхность гладкая.

Состав. Tremataspidae Woodward, 1891; Thyestidae Berg, 1940; Procephalaspidae Stensiö, 1958; Witaaspidae Afanassieva, 1991.

Распространение. Евразия (Эстония, Швеция, Россия: архипелаг Северная Земля, Средний Урал); силур.

Семейство Tremataspidae Woodward, 1891

Типовой род – *Tremataspis* Schmidt, 1866.

Диагноз. Остеостраки мелких – средних размеров. Головотуловищный щит длинный (*C/A* = 3–6), покрывает голову и значительную часть туловища, консолидированный. Вентральная сторона щита выпуклая. Рога отсутствуют. Часто щит расширяется за счет образования переднебоковой каймы (*Oeselaspis*) или выступов в его заднебоковых частях (*Dartmuthia*, *Saaremaaspis*, *Tyriaspis*). Латеральные поля короткие – средней длины (*G/A* – около 1–2), могут быть представлены двумя парами, ведущих к ним каналов – 3–5 пар. Экзоскелет полно развит, значительной толщины. Присутствуют все три

его слоя, однако верхний слой может быть развит не на всей поверхности щита. Щит покрыт бугорками и ребрышками или его поверхность гладкая.

Состав. Tremataspidae Woodward, 1891; Dartmuthiinae Robertson, 1935; Oeselaspidinae Robertson, 1935; Aestiaspidinae Afanassieva, 1996; Timanaspidae Obruchev, 1962.

Подсемейство Tremataspidae Woodward, 1891

Tremataspidae: Woodward, 1891, p. 201.

Tremataspinae: Denison, 1951a, p. 159, 181.

Tremataspidae: Обручев, 1964, с. 95, Афанасьева, 1991, с. 40.

Типовой род – *Tremataspis* Schmidt, 1866.

Диагноз. Головотуловищный щит очень длинный (L/A – более 5). Вентральная сторона щита сильно выпуклая. Латеральные поля представлены двумя парами, короткие, к ним подходят 3 пары каналов. В экзоскелете хорошо развиты все три слоя. Поверхность щита гладкая.

Состав. *Tremataspis* Schmidt, 1866.

Род *Tremataspis* Schmidt, 1866

Tremataspis: Schmidt, 1866, S. 217–250, Rohon, 1892, S. 37–88 (pars); Patten, 1903, p. 1–30; Stensiö, 1927, p. 38–40; Robertson, 1938a, p. 172–206, 273–296; Denison, 1947, p. 337–365; Denison, 1951a, p. 181; Обручев, 1964, с. 95–96; Janvier, 1985c, p. 44–58; Афанасьева, 1991, с. 41.

Типовой вид – *Tremataspis schmidtii* Rohon, 1892.

Диагноз. Остеостраки мелких размеров: длина щита составляет 3–5 см. Длина щита значительно превышает его ширину (в 1,2–1,6 раза). Задний край щита с коротким медиальным выступом. Имеется низкий дорсомедиальный гребень. Орбиты очень малого размера. Латеральные и дорсальное поля очень короткие. Отверстия эндолимфатических протоков располагаются позади заднего края дорсального поля, на значительном расстоянии друг от друга. Хвостовой плавник слабо эпицеркальный. Поверхность щита и чешуй гладкая. На задней половине дорсальной стороны щита размещены немногочисленные низкие бугорки. В среднем слое экзоскелета каналы сенсорной системы разделены перфорированными септами на верхнюю и нижнюю части. Микроотверстия септ распределены в них равномерно. Радиальные каналы в среднем слое не представлены.

Видовой состав. *T. schmidtii* Rohon, 1892, *T. mammillata* Patten, 1931, *T. milleri* Patten, 1931, *T. rohani* Robertson, 1938, *T. obruchevi* Afanassieva et Karatajütë-Talimaa, 1998, *Tremataspis* sp. [Gross, 1968b, Fredholm, 1989].

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; Средний Урал и архипелаг Северная Земля, Россия; о. Готланд, Швеция; венлок-лудлов, силур.

Замечание. Решением собрания Международной комиссии по зоологической номенклатуре, состоявшегося в 1948 г. в Париже, в качестве типового вида рода *Tremataspis* Schmidt, 1866 принят *Tremataspis schmidtii* Rohon, 1892.

Tremataspis schmidtii Rohon, 1892

Рис. 11; табл. III, фиг. 1

Stigmolepis owenii: Pander, 1856, S. 53, Taf. 5, Abb. 7, a-f.

Melittomalepis elegans: Pander, 1856, S. 60, Taf. 5, Abb. 8, a-c.

Tremataspis schrenkii: Schmidt, 1866, S. 217–250 (pars).

Tremataspis schmidtii: Rohon, 1892, S. 15, 94, 98, 100, Taf. 2, Abb. 1; 1894, S. 177–201; Patten, 1903, p. 6–33, pl. 1, 2; Robertson, 1938a, p. 289, pl. 1, fig. 1, pl. 2, fig. 1,9; Denison, 1947, p. 337–339, 344–346, fig. 4C, 5B; 1951a, fig. 27C; 1951b, p. 200; Mårss, 1982, fig. 2D, 3B; Janvier, 1985c, p. 58–59, fig. 25, 28D, 33A, 34A; Афанасьева, 1991, с. 41–44, рис. 6, табл. I, фиг. 1, табл. VIII, фиг. 1.

Лектотип – AMNH, 38.71.9410; о. Сааремаа, Эстония; венлок, силур (по данным Ф. Жанвье [Janvier, 1985c]).

Материал. Головотуловищный щит с дорсальной стороны ПИН, № 3256/534, о. Сааремаа (по Шмидту: Insel Oesel), Эстония; несколько фрагментарных остатков: коллекции ПИН, №№ 3256, 3257 (по Шмидту: Rotziküll auf Oesel), о. Сааремаа, Эстония. Сборы акад. Ф.Б. Шмидта. Кроме того, изучен материал, хранящийся в Институте геологии Таллинского технического университета: целые щиты, фрагменты щитов, чешуи, отпечаток и противотпечаток хвостового плавника GI, Pi 6798; местонахождение Вийта, о. Сааремаа, Эстония; вийтаские слои, роотсикюлаский горизонт, венлок, нижний силур.

Диагноз. *Tremataspis* с щитом малого размера: длина щита – 3–3,5 см, ширина – 2–2,5 см. Головотуловищный щит длинный (L/A – 5,6), умеренной ширины (L/S – около 1,4; S/A – 4,3). Препинеальная часть щита – очень короткая (B/A – около 1), постпинеальная – длинная (C/A – 4,5). Назогипофизная ямка неглубокая, круглая, окаймлена широким валиком, расположена близко к ростральному краю (Q/A – 0,7). Орбиты очень малого размера (O/A – 0,25; O_s/A – 0,24; L/O – около 18), круглые или слегка овальные, сближены (O_{min}/A – 0,23). Позади дорсального поля размещены 4 бугорка. Дорсальный гребень короткий и очень низкий. Рядом с задним концом гребня расположено несколько мелких бугорков. Поры на поверхности щита – мелкие (диаметром 20–25 мкм), тесно размещенные. Полигоны, образованные каналами сенсорной системы, разбиты на мелкие поля узкими каналами.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; вийтаские и везикусские слои роотсикюлаского горизонта, верхний венлок, нижний силур.

Tremataspis milleri Patten, 1931

Табл. I, фиг. 3–7; табл. III, фиг. 2

Tremataspis milleri: Patten, 1931, p. 672; Robertson, 1938a, p. 289, pl. 2, fig. 2, pl. 3, fig. 1; Denison, 1947, p. 337–339, 346–347, fig. 4B, 5B; 1951a, fig. 27B; Gross, 1968b, p. 381–385, fig. 6D, 7B, F; Janvier, 1985c, p. 61, fig. 33B; Афанасьева, 1986, с. 69, рис. 16, в, табл. VI, фиг. 1; 1991, с. 46–47, табл. I, фиг. 2, 3; табл. II, фиг. 1, 2, 4, 5.

Лектотип – AMNH, Т. 564, дорсальная сторона щита; о. Сааремаа, Эстония; силур (выделен Дж. Робертсоном [Robertson, 1938a, pl. 2, fig. 2]).

Материал. Неполные головотуловищные щиты ПИН, № 4219/1, 2, 3, местонахождение Эльда, о. Сааремаа, Эстония; другие фрагменты панциря из коллекций ПИН, № 3256, 3257, о. Сааремаа (по Шмидту: Insel Oesel). Сборы акад. Ф.Б. Шмидта и Т. Мярсс. Кроме того, изучены образцы, хранящиеся в Институте геологии Таллинского технического университета: целые щиты, фрагменты щитов. При составлении диагноза использованы фотографии лектотипа и данные по лектотипу из работ Дж. Робертсона [Robertson, 1938a] и Р. Денисона [Denison, 1947].

Диагноз. *Tremataspis* относительно крупных размеров: длина щита – 3,8–4,8 см, ширина – 3–3,8 см (лектотип: соответственно, 4,8 и 3,8 см). Головотуловищный щит очень длинный (L/A – около 6) и относительно широкий (L/S – около 1,2; S/A – 4,8). Препинеальная часть щита – умеренной длины (B/A – около 1,5), постпинеальная – очень длинная (C/A – 4,7). Назогипофизная ямка глубокая, круглая, окаймлена широким валиком, удалена на сравнительно большое расстояние от рострального края (Q/A – около 1). Орбиты малого размера (OI/A – 0,37; Os/A – 0,31; L/OI – около 17), сближены ($Omin/A$ – 0,25). Позади дорсального поля размещены 6–8 бугорков. Дорсомедиальный гребень средней длины, обычно слитный. Многочисленные поры на поверхности экзоскелета – очень мелкие (диаметром около 15 мкм), тесно размещенные. Полигоны среднего слоя обычно не подразделены на более мелкие поля.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; везикуские слои роотсикюлаского горизонта, верхний венлок, нижний силур, химмистеские слои паадлаского горизонта, нижний лудлов, верхний силур; Средний Урал, Россия; кубинские слои нижнего лудлова, верхний силур.

Tremataspis mammillata Patten, 1931

Табл. III, фиг. 3

Tremataspis mammillata: Patten, 1931, p. 672; Robertson, 1938a, p. 289, pl. I, fig. 3, 4, 6; pl. 2, fig. 3; Denison, 1947, p. 337–365, fig. 1–3, 4A, 6, 7A, 8–13; pl. I, fig. 1–3; pl. 2, fig. 1–3; pl. 3, fig. 3; 1951a, fig. 22A, 27A, 29A; 1951b, p. 199–200, fig. 32A; Stensiö, 1958, fig. 211; Gross, 1968b, p. 381–385, fig. 6B, 7C,

G, 8D; Janvier, 1985c, p. 59, fig. 22A, B, 26A, 27D, 30, 31, 33C, 34C; Афанасьева, 1991, с. 44–45.

Лектотип – AMNH, Т. 445, дорсальная сторона щита; о. Сааремаа, Эстония; лудлов, верхний силур (выделен Дж. Робертсоном [Robertson, 1938a, pl. 2, fig. 3]).

Материал. Неполный головотуловищный щит ПИН, № 4219/4, местонахождение Эльда, о. Сааремаа, Эстония; несколько фрагментов панциря из коллекций ПИН, №№ 3256, 3257, о. Сааремаа (по Шмидту: Insel Oesel). Сборы акад. Ф.Б. Шмидта и Т. Мярсс. Помимо этого, изучены образцы, хранящиеся в Институте геологии Таллинского технического университета. При составлении диагноза вида использованы фотографии лектотипа и данные по нему из работ Дж. Робертсона [Robertson, 1938a], Р. Денисона [Denison, 1947] и Ф. Жанвье [Janvier, 1985c].

Диагноз. *Tremataspis* с щитом среднего размера: длина щита – 3,5–4 см, ширина – 2,5–3 см (лектотип: соответственно, 3,6 и 2,9 см). Головотуловищный щит очень длинный (L/A – около 6), умеренной ширины (L/S – около 1,3; S/A – 4,5). Препинеальная часть щита короткая (B/A – около 1), постпинеальная – очень длинная (C/A – 4,7). Назогипофизная ямка овальная, окружена узким валиком, расположена близко к ростральному краю (Q/A – 0,7). Орбиты малого размера ($OI/A = Os/A$ – 0,27; L/OI – около 18), округлые, сильно сближены ($Omin/A$ – 0,22). Позади дорсального поля размещены 20 или более бугорков. Дорсомедиальный гребень очень низкий, по нему проходит ряд мелких бугорков. Поры на поверхности экзоскелета крупные (диаметром 30–35 мкм) и редкие. Полигоны среднего слоя не подразделены на мелкие поля более узкими внутренними каналами.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои паадлаского горизонта, нижний лудлов, верхний силур.

Tremataspis rohani Robertson, 1938

Табл. III, фиг. 4

Tremataspis rohani: Robertson, 1938a, p. 298, pl. 2, fig. 4; Denison, 1947, p. 337–339, 347–349, fig. 7B; Janvier, 1985c, p. 61; fig. 24, 33D; Афанасьева, 1991, с. 47–48.

Голотип – AMNH, Т. 106 (AMNH, 38. 71. 9379 по данным Ф. Жанвье [Janvier, 1985c]), дорсальная сторона щита; о. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои паадлаского горизонта, нижний лудлов, верхний силур.

Материал. В коллекции ПИН не представлен, известен только голотип. При составлении диагноза использованы фотографии голотипа и данные по нему из работ Дж. Робертсона [Robertson, 1938a] и Р. Денисона [Denison, 1947].

Диагноз. *Tremataspis* с щитом малого размера: его длина составляет около 3 см, ширина – около 2 см (голотип: соответственно, 3,2 и 2 см). Щит

очень длинный ($L/A - 5,8$), относительно узкий ($L/S - 1,6$; $S/A - 4,4$). Препинеальная часть щита незначительной длины ($B/A - 1,3$), постпинеальная – очень длинная ($C/A - 4,6$). Назогипофизная ямка круглая, с широким валиком, удалена на сравнительно большое расстояние от рострального края ($Q/A -$ около 1). Орбиты очень малого размера ($OI/A - 0,27$; $Os/A - 0,17$; $L/OI -$ около 19), сближены относительно несильно ($Omin/A - 0,3$). Позади дорсального гребня расположены более 10 бугорков (на голотипе 14). Дорсомедиальный гребень короткий, седловидно вогнут в срединной части. Передняя часть гребня несет 2–3 маленьких бугорка. Поры на поверхности экзоскелета крупные (диаметром 30–32 мкм). Полигоны среднего слоя не подразделены на более мелкие поля.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; химистеские слои паадлаского горизонта, нижний лудлов, верхний силур.

Tremataspis obruchevi Afanassieva et Karatajütë-Talimaa, 1998

Табл. III, фиг. 5

Tremataspis obruchevi: Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998, с. 62, табл. V, фиг. 2.

Голотип – LIG, № 35-667, ядро головуловищного щита с дорсальной стороны; местонахождение на р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; слой а, обнажение 31, устьепоконинская свита, лудлов, верхний силур. Табл. V, фиг. 2 [Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998].

Материал. Голотип.

Диагноз. *Tremataspis* с щитом малого размера: его длина составляет около 3 см, ширина – около 2 см. Щит относительно длинный ($L/A - 5,45$), умеренно широкий ($L/S - 1,4$; $S/A - 4$). Препинеальная часть щита средней длины ($B/A - 1,3$), постпинеальная – длинная ($C/A - 4,4$). Строение назогипофизной ямки неизвестно, она удалена от переднего края щита на умеренное расстояние ($Q/A -$ около 0,9). Орбиты очень малого размера ($OI/A = Os/A = 0,29$; $L/OI -$ около 19), круглые, относительно сильно сближены ($Omin/A - 0,23$). Позади дорсального поля размещены около 10 разноразмерных бугорков с низкими вершинами. Строение дорсомедиального гребня известно не полностью. Его передняя часть низкая, слитная, без бугорков. Поры, которыми открываются на поверхность каналы сенсорной системы, крупные (25–40 мкм). Полигоны, образованные этими каналами, не подразделены на более мелкие поля.

Распространение. Типовое местонахождение.

Tremataspis sp.

Экземпляр MB, Nr. G 956, мелкий фрагмент экзоскелета; вертикальный шлиф MB, Nr. 3229; горизонтальные шлифы Nr. 3187, Nr. 3188; о. Готланд,

Швеция; слои Халла, венлок, нижний силур [Gross, 1968b, Abb. 6C, 7A, D, 8A].

Экземпляр LO 5866n, образец G77-45 PSSFG (Отдел исторической геологии и палеонтологии Университета в Лунде), мелкий фрагмент экзоскелета; о. Готланд, Швеция; слои Халла, венлок, нижний силур [Fredholm, 1990, p. 78, fig. 8K].

Экземпляр LO 5868a, образец G71-51LJ (Отдел исторической геологии и палеонтологии Университета в Лунде), мелкий фрагмент экзоскелета; о. Готланд, Швеция; нижняя часть слоев Клинтеберг, венлок, нижний силур [Fredholm, 1990, p. 78, fig. 8L].

Подсемейство Dartmuthiinae Robertson, 1935

Dartmuthiidae: Robertson, 1935a, p. 282.

Dartmuthiinae: Denison, 1951a, p. 159, 181–182; Обручев, 1964, с. 96; Афанасьева, 1991, с. 49.

Типовой род – *Dartmuthia* Patten, 1931.

Диагноз. Головотуловищный щит длинный ($L/A -$ около 5). Вентральная сторона щита слабо-выпуклая. Латеральные поля средней длины, представлены одной парой. К ним подходят 5 пар каналов. В экзоскелете верхний слой представлен не на всей поверхности щита (в краевых зубчиках, в вершинах крупных бугорков, у *Dartmuthia* также на вентральной стороне щита). Поверхность щита покрыта мелкими бугорками или гладкая (*Dartmuthia*: вентральная сторона щита).

Состав. *Dartmuthia* Patten, 1931; *Saaremaaspis* Robertson, 1938; *Tyriaspis* Heintz, 1967.

Род *Dartmuthia* Patten, 1931

Dartmuthia: Patten, 1931, p. 671–673; Robertson, 1935a, p. 323–335; Wängsjö, 1944, p. 349–362; Denison, 1951a, p. 182; Обручев, 1964, с. 96; Афанасьева, 1991, с. 49.

Типовой вид – *Dartmuthia gemmifera* Patten, 1931.

Диагноз. Остеостраки мелких – средних размеров: длина головуловищного щита около 5 см. Ширина щита составляет около 4/5 его длины. Заднебоковые части щита образуют узкие и короткие выступы. Задняя часть щита несет следы выраженной сегментации. Орбиты малого размера. Дорсальное поле удлиненное, латеральные поля – умеренной длины. Выходы эндолимфатических протоков помещаются по бокам от заднего края дорсального поля, не сближены. Поверхность дорсальной стороны щита и края вентральной стороны покрыты относительно крупными бугорками, между которыми размещаются уплощенные тессеры. Вентральный щит гладкий. В среднем слое экзоскелета дорсальной стороны щита хорошо развиты радиальные каналы. Перфорированные септы закрывают отверстия радиальных каналов. Микроотверстия септ обычно расположены в виде поровых полей.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; нижний лудлов, верхний силур.

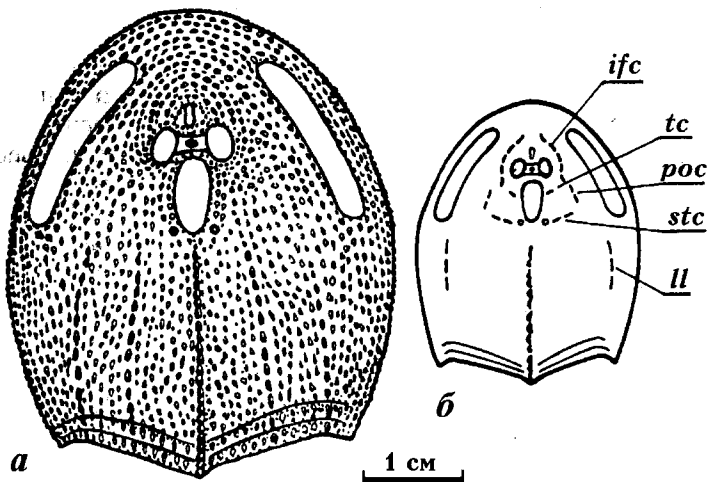


Рис. 12. *Dartmuthia gemmifera* Patten: а – реконструкция дорсальной стороны щита; б – схема расположения основных сенсорных линий

Dartmuthia gemmifera Patten, 1931

Рис. 12; табл. I, фиг. 5–6; табл. III, фиг. 6–7

Dartmuthia gemmifera: Patten, 1931, p. 672; Robertson, 1935a, p. 323–335, fig. 1–5; Wängsjö, 1944, p. 349–362; Denison, 1951a, fig. 22C, 29D; 1951b, p. 200–206, fig. 32B, C, 33A, B, 34A, B; Stensiö, 1958, p. 183, fig. 110G, H; Gross, 1961, S. 129–143, Abb. 21–26; 1968a, S. 73–82, Taf. 8–10; Janvier, 1985c, p. 26–31, fig. 10–13; Афанасьева, 1986, с. 67–73, табл. VI, фиг. 2–6; 1991, с. 50–52, рис. 7, табл. III, VIII, фиг. 2, 3.

Голотип – не выделен. Синтипы хранятся в Американском музее естественной истории, коллекция У. Паттена.

Материал. Головотуловищный щит с дорсальной стороны ПИН, № 3256/520, местонахождение Химмисте, о. Сааремаа, Эстония. Кроме того, изучены образцы, хранящиеся в Институте геологии Таллинского технического университета: дорсальные стороны щита, различные фрагменты вентральной стороны щита.

Диагноз. Длина головотуловищного щита – около 5 см, ширина – около 4 см. Щит относительно длинный ($L/A = 5,2$), умеренной ширины ($L/S = 1,3$; $S/A = 4$). Максимальная ширина щита находится несколько позади половины его длины. Препинеальная часть щита средней длины ($B/A = 1,3$), постпинеальная – относительно длинная ($C/A = 3,8$). Задняя часть щита широкая ($Sp/A = 3,4$), несет следы выраженной сегментации (2–3 борозды). Сегментация проходит почти по всей ширине щита. Назогипофизное отверстие имеет овальную или бобовидную форму. Назогипофизная ямка расположена на умеренном расстоянии от рострального края ($Q/A = 0,9$). Орбиты малого размера ($O1/A = 0,35$; $O_s = 0,28$; $L/O1 \approx$ около 15), овальные. Продольные оси орбит направлены антеромедиально. Дорсальное поле удлиненное ($Ld/A = 0,81$), средней ширины ($Sd/A = 0,36$), овальное. Латеральные поля умеренной длины и ширины ($G/A = 2,1$; $Sl/A = 0,32$), равномерно широкие, далеко вдаются в препинеальную часть щита,

сзади оканчиваются несколько впереди середины длины щита. Дорсальная и вентральная стороны щита имеют строение разного типа. По краю щита проходит ряд относительно крупных бугорков. Низкий дорсомедиальный гребень представлен рядом удлиненных блестящих бугорков. По бокам от него расположены ряды бугорков того же типа. Бугорки разделены уплощенными тессерами. Вентральная сторона щита в брюшной части гладкая, разделена на относительно крупные полигоны щелевидными бороздками. Ближе к переднему и боковым краям щита полигоны приобретают вид удлиненных бугорков, расположенных упорядоченными рядами, сходных с бугорками дорсальной стороны щита. Поверхностный слой экзоскелета хорошо развит в бугорках. Костная ткань среднего слоя уплотнена в бугорках и более рыхлая в тессерах. Полости остеоцитов относительно мелкие и редкие. Базальный слой хорошо развит.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои паадлаского горизонта, нижний лудлов, верхний силур.

Род *Saaremaaspis* Robertson, 1938

?*Dictyolepis*: Pander, 1856, S. 56.

?*Dasylepis*: Pander, 1856, S. 56 (pars).

Tremataspis: Rohon, 1892, S. 56 (pars).

Saaremaaspis: Robertson, 1938a, p. 287–288; 1938b, p. 486–493; Denison, 1951a, p. 182; Обручев, 1964, с. 96; Афанасьева, 1991, с. 52–53.

Rotsiküllaspis: Robertson, 1938b, p. 489–493.

Типовой вид – *Tremataspis mickwitzi* Rohon, 1892.

Диагноз. Мелкие остеостраки: длина головотуловищного щита составляет около 3 см. Ширина щита близка к его длине. Заднебоковые части щита образуют широкие и короткие углы. Задняя часть щита несет следы слабовыраженной сегментации. Орбиты средней величины. Дорсальное и латеральные поля умеренной длины. Выходы эндолимфатических протоков помещаются позади заднего края дорсального поля, вблизи его границы, сближены. Поверхность

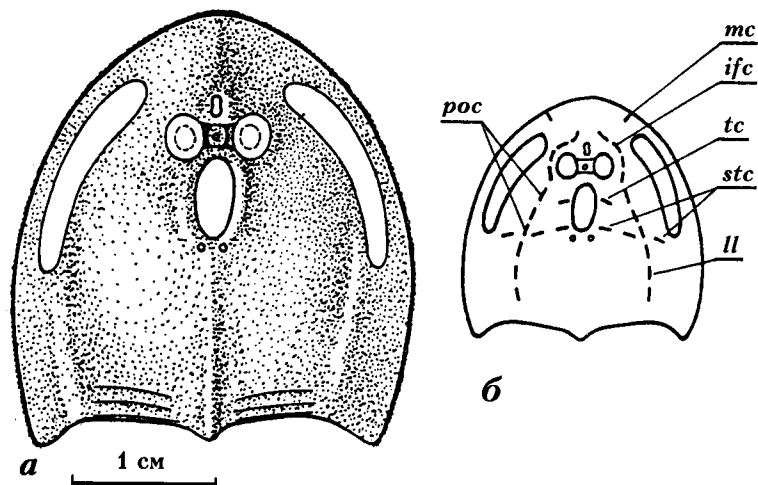


Рис. 13. *Saaremaaspis mickwitzi* (Rohon): а – реконструкция дорсальной стороны щита; б – схема расположения основных сенсорных линий

щита покрыта мелкими почти одноразмерными бугорками с округлой вершиной. Экзоскелет сложен, в основном, костной тканью среднего слоя. Радиальные каналы в среднем слое не обнаружены. Микроотверстия перфорированных септ расположены между бугорками, обычно в виде поровых полей.

Видовой состав. *S. mickwitzi* (Rohon, 1892), *S. aff. S. mickwitzi* (Rohon, 1892).

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; о. Октябрьской Революции архипелага Северная Земля, Россия; венлок–лудлов, силур.

Saaremaaspis mickwitzi (Rohon, 1892)

Рис. 13; табл. IV, фиг. 1–2

?*Dictyolepis bronii*: Pander, 1856, S. 56, Taf. 5, Abb. 5a-e.

?*Dasylepis keyserlingii*: Pander, 1856, S. 56, Taf. 5, Abb. 6i-m (pars).

Tremataspis mickwitzi: Rohon, 1892, S. 56, Abb. 1, Tab. 12, 17, 19, Abb. 2, Taf. 13 (pars).

Saaremaaspis mickwitzi: Robertson, 1938a, p. 287–288; 1938b, p. 486–489, pl. 60, fig. 7, 8; 1945, p. 174; Denison, 1951a, fig. 29C; 1951b, p. 212, fig. 37D; Janvier, 1985c, p. 31–37, fig. 14–17, Афанасьева, 1991, с. 53–56, рис. 8, табл. IV, IX, фиг. 1, 2.

Rotsiküllaspis obrutchevi: Robertson, 1938b, p. 489–493, fig. 2, 3; pl. 60, fig. 1–6.

Голотип – ПИН, № 3256/536, дорсальная сторона щита (вид с внутренней стороны); о. Сааремаа, Эстония; роотсикюлаский горизонт, верхний венлок, нижний силур.

Материал. Голотип и часть вентральной стороны щита ПИН № 3257/566, о. Сааремаа (по Шмидту: Insel Oesel). Сборы Ф.Б. Шмидта. При составлении диагноза также использованы фотографии экземпляров этого вида из коллекции У. Паттена из Американского музея естественной истории [Robertson, 1938b].

Диагноз. Длина и ширина головотуловищного щита около 3 см (L/S – около 1). Щит умеренной длины (L/A – 3, 5), относительно узкий (S/A – 3,4).

Максимальная ширина щита находится на уровне задних частей латеральных полей. Препинеальная часть щита очень короткая (B/A – 1), постпинеальная средней длины (C/A – 2,7). Задняя часть щита широкая (Sp/A – около 3), несет следы слабовыраженной сегментации (1–2 короткие бороздки). Назогипофизное отверстие имеет бобовидную форму, назогипофизарная ямка расположена на небольшом расстоянии от рострального края (Q/A – 0,65). Орбиты средней величины ($O1/A$ – 0,42; Os/A – 0,36; $L/O1$ – около 9), круглые или овальные, сближены ($Omin/A$ – 0,2). Дорсальное поле умеренной длины и ширины (Ld/A – около 0,7; Sd/A – 0,35), овальное, ограничено по бокам небольшими гребнями. Латеральные поля умеренной длины (G/A – 1,8), узкие в задних частях, постепенно расширяются в передних частях (Sl/A – 0,3), начинаются впереди назогипофизной ямки, кончаются несколько позади середины длины щита. Дорсальная и вентральная стороны щита покрыты мелкими тесно расположенными округлыми бугорками. По краю щита проходит ряд более крупных блестящих бугорков. На брюшном отделе вентральной стороны щита и на дорсомедиальном гребне бугорки местами сливаются, образуя поверхность, пронизанную крупными порами. Поверхностный слой, по-видимому, развит только в вершинах крупных бугорков. Костная ткань среднего слоя уплотнена, она разрыхлена лишь в центральной части каждого бугорка и уплотняется к его периферии. Между бугорками расположены многочисленные микроотверстия, часто в виде поровых полей. Базальный слой составляет незначительную часть толщины экзоскелета.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; вийтаские и везикусские слои роотсикюлаского горизонта, верхний венлок, нижний силур.

Saaremaaspis aff. S. mickwitzi (Rohon, 1892)

Табл. IV, фиг. 3–4

Экземпляр ПИН, № 4765/7, фрагмент головотуловищного щита; разрез по р. Ушакова, о. Октябрь-

ской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; слой а, обнажение 31, устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур [Afanassieva, 2000, p. S144, pl. 2, fig. 2].

Замечания. Микрофрагмент головотуловищного щита, размеры которого составляют $0,9 \times 0,6$ мм. Его поверхность покрыта очень мелкими округлыми или слегка ребристыми бугорками приблизительно одного размера (диаметром 25–60 мкм). На дне узких бороздок между бугорками имеются многочисленные микроотверстия (диаметром 2–4 мкм). Иногда эти отверстия сгруппированы в виде поровых полей, но чаще распределены относительно равномерно. Этими микроотверстиями открываются тонкие каналы, сообщающиеся с нижележащими полостями и каналами. Такие каналы (диаметром 20–30 мкм) соответствуют нижнему сосудистому сплетению у трематаспидных форм. Базальный слой имеется, но развит незначительно. Описанные выше детали строения типичны для экзоскелета *Saaremaaspis mickwitzii* (Rohon, 1892) с о. Сааремаа. Однако, у данного фрагмента размеры бугорков несколько меньше, чем у эстонской формы (*Saaremaaspis mickwitzii*: 60–80 мкм). Скорее всего, меньшие размеры бугорков можно объяснить топографической изменчивостью, но, поскольку к настоящему моменту обнаружен лишь единственный экземпляр, имеющий отмеченную особенность, он определен как *Saaremaaspis* aff. *S. mickwitzii*.

Подсемейство Oeselaspidinae Robertson, 1935

Oeselaspididae: Robertson, 1935c, p. 282.

Oeselaspinae: Denison, 1951a, p. 159, 182–184.

Oeselaspidinae: Обручев, 1964, с. 96–97; Афанасьева, 1991, с. 56.

Типовой род – *Oeselaspis* Robertson, 1935.

Диагноз. Головотуловищный щит очень длинный (L/A – более 5). Вентральная сторона щита слабовыпуклая. Латеральные поля представлены двумя парами, короткие, к ним подходят 5 пар каналов. В экзоскелете верхний слой представлен не на всей поверхности щита (только в вершинах крупных бугорков). Поверхность щита покрыта разноразмерными бугорками.

Состав. *Oeselaspis* Robertson, 1935.

Род *Oeselaspis* Robertson, 1935

?*Trachylepis*: Pander, 1856, S. 52.

Dydiaspis: Patten, 1931, p. 671–673 (pars).

Oeselaspis: Robertson, 1935b, p. 453–461; Denison, 1951a, p. 182–184; Обручев, 1964, с. 97.

Типовой вид – *Didymaspis pustulata* Patten, 1931.

Диагноз. Мелкие остеоотраки: длина головотуловищного щита составляет около 3 см. Ширина щита составляет около 2/3 его длины. Переднебоковые части щита образуют широкую кайму. Задний край щита образует небольшой срединный выступ. Орбиты средней величины. Латеральные по-

ля, представленные двумя парами, и дорсальное поле – короткие, овальные. Отверстия эндолимфатических протоков располагаются позади заднего края дорсального поля, на значительном расстоянии друг от друга. Поверхность щита покрыта мелкими бугорками звездчатой формы, среди которых размещены редкие крупные бугорки. Экзоскелет сложен, в основном, костной тканью среднего слоя. Радиальные каналы в среднем слое развиты. Их отверстия закрыты перфорированными септами в виде поровых полей.

Видовой состав. *O. pustulata* (Patten, 1931), *Oeselaspis* sp. [Gross; 1968b; Fredholm, 1990].

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; о. Готланд, Швеция; архипелаг Северная Земля, Россия; возможно, Рингерике, Норвегия; венлок–лудлов, силур.

Oeselaspis pustulata (Patten, 1931)

Рис. 14а; табл. IV, фиг. 5–8

?*Trachylepis formosus*: Pander, 1856, S. 52, Taf. 6, Abb. 22a-c.

Didymaspis pustulata: Patten, 1931, p. 672.

Oeselaspis pustulata: Robertson, 1935b, p. 453–461, fig. 1–4; Denison, 1951a, fig. 22B, 29B; 1951b, p. 206–209, fig. 35A, 37C; Gross, 1968b, S. 385–390, Abb. 9B, D, E, 10B-D, 11A-H; Janvier, 1985c, p. 38–44, fig. 18, 19B, 20B, 21; Афанасьева, 1991, с. 57–59, табл. V, фиг. 4–6, Afanassieva, 2000, p. S140–S142, pl. 1, fig. 1–4.

Голотип – не выделен. Синтипы (коллекция У. Паттена) хранятся в Американском музее естественной истории.

Материал. Мелкие фрагменты экзоскелета щита и туловищные чешуи, коллекция ПИН, № 4219, местонахождение Эльда, о. Сааремаа, Эстония; ротсикюлаский горизонт, венлок, нижний силур; коллекция ПИН, № 4765, местонахождение на р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, участок Соседний, пролив Юнгштурм, о. Пионер, архипелаг Северная Земля; ? верхняя часть самойловичской свиты – средняя часть устьспокойнинской свиты, ? верхний венлок – лудлов, силур. Помимо этого просмотрены фрагменты скелета из микропроб, хранящихся в Институте геологии Таллинского технического университета, использованы данные по экземплярам из коллекции У. Паттена [Robertson, 1935b; Denison, 1951a, b].

Диагноз. Длина головотуловищного щита около 3 см, ширина около 2 см. Щит очень длинный (L/A – 5,7), в области боковой каймы широкий (S/A – 4,4), позади нее сужается. Длина щита значительно превышает его ширину (L/S – 1,3). Максимальная ширина щита находится приблизительно на уровне половины его длины. Препинеальная и постпинеальная части щита – длинные (B/A – 1,7; C/A – 4,1). Передний край щита широко закруглен. Задняя часть щита узкая (Sp/A – 2,1), длинная. Назогипофизное отверстие овальное или слегка бобовидное,

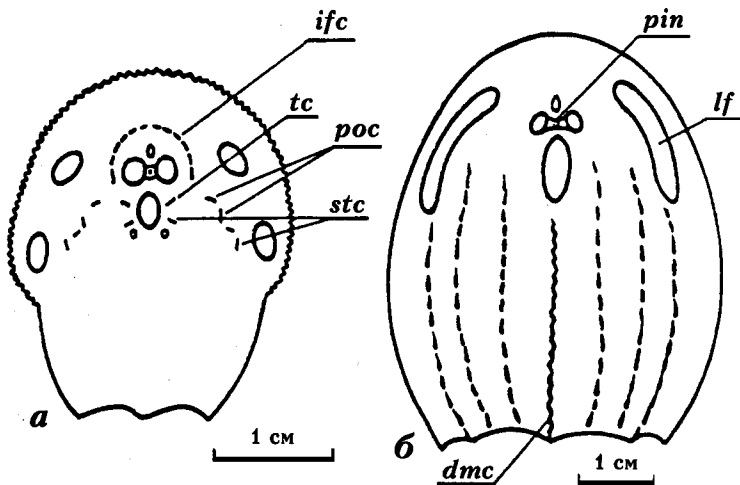


Рис. 14. а – *Oeselaspis pustulata* (Patten), схема расположения основных сенсорных линий [Denison, 1951a]; б – *Timanaspis kossovoii* Obruchev, схематическая реконструкция дорсальной стороны щита [Афанасьева, 1991]

расположено на значительном расстоянии от рострального края ($Q/A - 1,2$). Орбиты средней величины ($O1/A - 0,44$; $Os/A - 0,38$; $L/O1 - 12$), овальные, тесно сближены ($Omin/A - 0,16$). Дорсальное поле короткое ($Ld/A - 0,6$), умеренной ширины ($Sd/A - 0,39$). Латеральные поля расположены в передней, расширенной, части щита, короткие ($G/A - 1,5$), умеренной ширины ($Sl/A - 0,38$). Передняя пара полей расположена приблизительно на уровне орбит, задняя – позади дорсального поля. Дорсальная и вентральная стороны щита имеют сходное строение, покрыты многочисленными бугорками звездчатой формы (шипики) и редкими крупными бугорками. Поверхностный слой представлен, по видимому, только в вершинах бугорков. Остальная часть бугорков и шипики сложены относительно плотной костной тканью среднего слоя, в которой располагаются сосудистые сплетения. Полости остецитов относительно мелкие. Базальный слой составляет значительную часть экзоскелета.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; о. Октябрьской Революции, о. Пионер, архипелаг Северная Земля, Россия; вийтаские и везикусские слои роотскиюлаского горизонта, верхний венлок, нижний силур, саувереские и химмистеские слои паадлаского горизонта, нижний лудлов, верхний силур, ? верхняя часть самойловичской свиты – средняя часть устьспокойнинской свиты, ? верхний венлок – лудлов, силур.

Oeselaspis sp.

Экземпляр MB, Nr. G 960, мелкий фрагмент экзоскелета; о. Готланд, Швеция; слои Халла, венлок, нижний силур [Gross, 1968a, Abb. 9A].

Экземпляры LO 5866l, m, образец G75-8CB (Отдел исторической геологии и палеонтологии Университета в Лунде), мелкие фрагменты экзоскелета; о. Готланд, Швеция; самая верхняя часть слоев Слите, венлок, нижний силур [Fredholm, 1990, p. 78, fig. 8G].

Экземпляры LO 5867i, j, образец ES-105AM (Отдел исторической геологии и палеонтологии

Университета в Лунде), мелкие фрагменты экзоскелета; о. Готланд, Швеция; слои Халла, венлок, нижний силур [Fredholm, 1990, p. 78, fig. 8H].

Экземпляр LO 5867k, образец ES-105AM, мелкий фрагмент экзоскелета; о. Готланд, Швеция; слои Халла, венлок, нижний силур [Fredholm, 1990, p. 78, fig. 8I].

Подсемейство Timanaspidae Obruchev, 1962

Timanaspidae: Коссовой, Обручев, 1962, с. 1149; Обручев, 1964, с. 97; Афанасьева, 1991, с. 59.

Типовой род – *Timanaspis* Obruchev, 1962.

Диагноз. Головотуловищный щит очень длинный (L/A – более 5). Вентральная сторона щита слабовыпуклая. Латеральных полей одна пара, поля средней длины. В экзоскелете верхний слой развит не на всей поверхности щита. Поверхность щита покрыта продольными гребешками (= узкими ребрышками) или сглажена.

Состав. *Timanaspis* Obruchev, 1962.

Род *Timanaspis* Obruchev, 1962

Timanaspis: Коссовой, Обручев, 1962, с. 1160; Обручев, 1964, с. 97–98, Афанасьева, 1991, с. 59.

Типовой вид – *Timanaspis kossovoii* Obruchev, 1962.

Диагноз. Остеостраки средних размеров: длина головотуловищного щита около 6 см. Ширина щита значительно уступает его длине. Краевые (передний и боковые) отделы щита уплощены. Заднебоковые части щита образуют небольшие углы. Задняя часть щита несет следы слабовыраженной сегментации. Орбиты малого размера. Дорсальное поле длинное, латеральные поля – умеренной длины. На поверхности дорсальной стороны щита расположены узкие продольные гребешки. Дорсомедиальный гребень несет ряд удлиненных бугорков, по бокам от него размещены несколько рядов бугорков того же типа, но менее выраженных. Вентральная сторона щита относительно сглажена.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Северный Тиман, Россия; верхний пржидол, верхний силур.

Timanaspis kossovoii Obruchev, 1962

Рис. 14б; табл. V, фиг. 1–2

Timanaspis kossovoii: Коссовой, Обручев, 1962, с. 1150, рис. 3; Обручев, 1964, с. 97–98, табл. II, фиг. 2; Janvier, 1985с, р. 207–209, fig. 43; Афанасьева, 1991, с. 59–61, рис. 9а, табл. IX, фиг. 3, Afanassieva, Karatajūtė-Talimaa, 2002, p. 65.

Голотип – ПИН, № 1934/1; ядро головотуловищного щита с дорсальной стороны; левый берег р. Великая, в 3,8 км ниже устья р. Хариусовая Виска, Северный Тиман, Россия; ептарминская свита, гребенской горизонт, верхний пржидол, верхний силур.

Материал. Кроме голотипа, ядра и отпечатки головотуловищных щитов (дорсальные, реже вентральные стороны щита), иногда с фрагментами экзо- и эндоскелета – всего около 60 экземпляров различной степени сохранности. Коллекция ПИН, № 1934, местонахождение на р. Великая, Северный Тиман, Россия; ептарминская свита, гребенской горизонт, верхний пржидолоидий. Сборы Л.С. Коссового.

Диагноз. Длина головотуловищного щита – около 5,5 см, ширина – около 4 см. Щит относительно длинный ($L/A = 6,3$), умеренной ширины ($S/A = 4,2$). Ширина щита значительно уступает его длине ($L/S = 1,3$). Максимальная ширина щита находится несколько позади уровня половины его длины. Препинеальная часть щита короткая ($B/A = 1,2$), постпинеальная часть длинная ($C/A = 4$). Задняя часть щита несколько расширена за счет уплощенных боковых отделов ($Si_1/A = 2,8$), ее выпуклая составляющая – узкая ($Si_2/A = 2$). Задняя часть щита несет следы слабовыраженной сегментации (обычно 1 бороздка). Сегменты проходят по всей ширине щита, назогипофизное отверстие удлиненное, бобовидной формы. Назогипофизная ямка расположена на умеренном расстоянии от рострального края ($Q/A = 0,84$). Орбиты очень малого размера ($O1/A = 0,32$; $O2/A = 0,25$; $L/O1 = 16$), овальные, сближены ($Omin/A = 0,2$). Пинеальное отверстие круглое. Дорсальное поле длинное ($Ld/A = 0,92$), узкое ($Sd/A = 0,32$), овальное. Латеральные поля умеренной длины ($G/A = 1,9$), узкие ($Sl/A = 0,22$), неравномерной ширины (несколько сужаются в своих средних отделах). Латеральные поля впереди далеко вдаются в препинеальную часть щита, сзади оканчиваются приблизительно на уровне заднего края дорсального поля. Поверхностный слой экзоскелета хорошо развит в верхней части удлиненных бугорков и тонких гребешков дорсальной стороны щита и представлен на вентральной стороне щита.

Распространение. Северный Тиман, Россия; ептарминская свита гребенского горизонта, пржидол, верхний силур.

Подсемейство *Aestiaspidinae* Afanassieva, 1996

Типовой род – *Aestiaspis* Janvier et Lelievre, 1994.

Диагноз. Мелкие формы. Головотуловищный щит относительно длинный ($L/A =$ около 4,5). Вентральная сторона щита выпуклая. Латеральные поля представлены одной парой, средней длины. В экзоскелете верхний слой представлен не на всей поверхности щита. Поверхность щита покрыта узкими продольными гребешками (ребрышками).

Состав. *Aestiaspis* Janvier et Lelievre, 1994.

Род *Aestiaspis* Janvier et Lelievre, 1994

Aestiaspis: Janvier, Lelievre, 1994, p. 123; Афанасьева, 1996, с. 69–70.

Типовой вид – *Aestiaspis viitaensis* Janvier et Lelievre, 1994.

Диагноз. Остеостраки очень мелких размеров: длина головотуловищного щита составляет около 1 см. Ширина щита незначительно уступает его длине. Заднебоковые части щита образуют небольшие выступы. Грудная часть щита несет следы выраженной сегментации. Орбиты средней величины. Дорсальное поле относительно короткое. Выходы эндолимфатических протоков размещены позади него, не сближены. Латеральные поля умеренной длины, слегка расширены в передней части. Поверхность щита покрыта узкими продольными гребешками.

Видовой состав. *A. viitaensis* Janvier et Lelievre, 1994, *A. aff. A. viitaensis* Janvier et Lelievre, 1994, ?*A. viitaensis* Janvier et Lelievre, 1994, ?*Aestiaspis* sp. [Афанасьева, Мярсс, 1994].

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; архипелаг Северная Земля, Россия; верхний венлок – лудлов, силур.

Замечания. В диагнозе рода и вида Ф. Жанвье и Э. Лельевр отмечают наличие широких продольных желобков (“broad longitudinal grooves”), продолжающих третье и четвертое наружные бронхиальные отверстия на боковых выступах абдоминального отдела [Janvier, Lelievre, 1994, p. 123]. По нашим наблюдениям, подобное уплощение (наблюдаемое лишь на единственной сохранившейся стороне вентрального отдела) у голотипа *Aestiaspis viitaensis* могло появиться вследствие сильной деформации головотуловищного щита.

Aestiaspis viitaensis Janvier et Lelievre, 1994

Рис. 15; табл. V; фиг. 3–6; табл. VI, фиг. 1–3, 6, 7

Aestiaspis viitaensis: Janvier, Lelievre, 1994, p. 123–125, fig. 1–6; Афанасьева, 1996, с. 70–72, табл. XII; Афанасьева, Мярсс, 1997, с. 75–80, рис. 1–2, табл. V, VI, фиг. 1–7.

Голотип – GI (TAGI), Pi 7279, головотуловищный щит; местонахождение Вийта, о. Сааремаа,

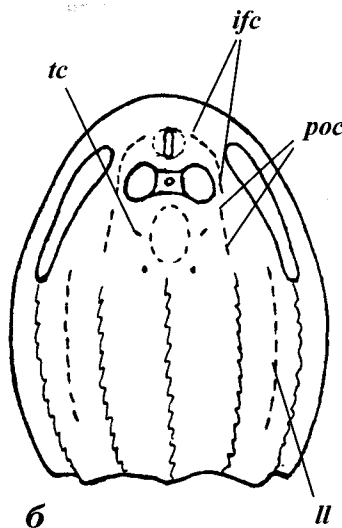
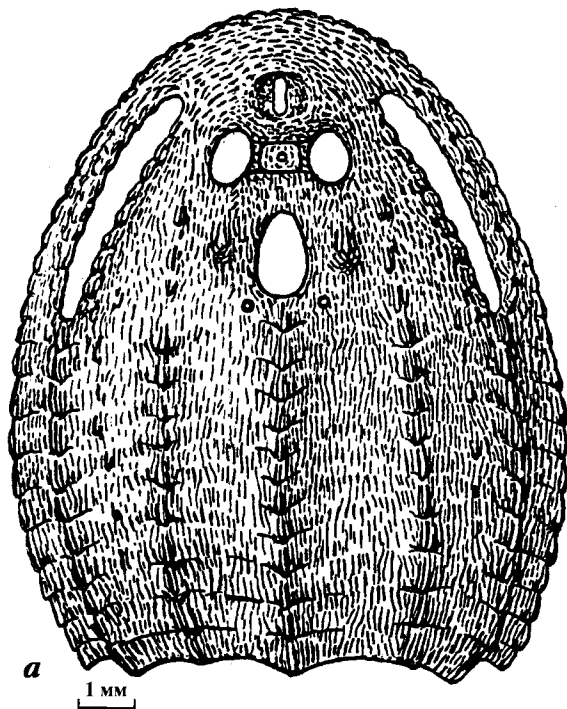


Рис. 15. *Aestiaspis viitaensis* Janvier et Lelievre: а – реконструкция дорсальной стороны щита, б – схема расположения основных сенсорных линий [Афанасьева, Мярсс, 1997]

Эстония; витаские слои роотсикюлаского горизонта, верхний венлок, нижний силур.

Материал. Голотип, хранящийся в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии; головутоловищный щит ПИН, № 3257/607а, б, о. Сааремаа (по Шмидту: Rotziküll auf Oesel), Эстония; вероятно, витаские или везикуские слои роотсикюлаского горизонта [Афанасьева, 1996]; туловищная чешуя Pi 7372, о. Сааремаа, Эстония; витаские слои роотсикюлаского горизонта [Афанасьева, Мярсс, 1997], верхний венлок, нижний силур.

Диагноз. Длина щита – около 1,2 см, ширина – около 0,9 см. Щит удлинённый (L/A – около 4,5), умеренной ширины (L/S – 1,3; S/A – около 3,5). Максимальная ширина щита находится позади уровня половины его длины. Препинеальная часть щита очень короткая (B/A – около 1), постпинеальная – относительно длинная (C/A – около 3,5). Задняя часть щита средней ширины (Si/A – около 2,6), несет следы выраженной сегментации на всей посткраниальной части головутоловищного щита. Сегментация проходит по всей ширине щита. Назогипофизное отверстие имеет слегка бобовидную форму. Назогипофизная ямка расположена очень близко к ростральному краю щита (Q/A – около 0,45). Орбиты средней величины (L/OI – около 10, OI/A – около 0,45, Os/A – около 0,38), овальные, сближены ($Omin/A$ – около 0,23). Дорсальное поле, по-видимому, короткое (Ld/A – около 0,65), средней ширины (Sd/A – около 0,42), овальное. Латеральные поля умеренной длины и ширины (G/A – около 1,7), слегка расширены в передней части. Дорсальная и вентральная стороны щита имеют сходное строение, покрыты узкими продольными

гребешками. На дорсальной стороне щита проходит низкий срединный гребень, состоящий из отдельных чешуй, по бокам от него – по два латеральных гребня. По краю щита проходит уплощенный гребень из ряда чешуй. На брюшном отделе вентральной стороны щита хорошо различимы сросшиеся чешуи.

Замечание. Следует отметить, что значения A и Ld , используемые в приведенных диагнозах, известны для *Aestiaspis viitaensis* лишь приблизительно. В связи с этим, все пропорции щита для диагнозов были проверены нами в соотношениях Xi/OI , где Xi – промеры щита по Р. Денисону и О.Б. Афанасьевой [Denison, 1951; Афанасьева, 1991].

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; витаские и, возможно, везикуские слои роотсикюлаского горизонта, верхний венлок, нижний силур. Вероятно, кууснымеские слои роотсикюлаского горизонта, верхний венлок, нижний силур и химмистеские слои паадлаского горизонта, нижний лудлов, верхний силур (по данным [Афанасьева, Мярсс, 1997]).

Aestiaspis aff. *A. viitaensis* Janvier et Lelievre, 1994

Табл. VI, фиг. 4–5

Экземпляр ПИН, № 4765/14, мелкий фрагмент экзоскелета; разрез по р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; обнажение 30, устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур [Afanassieva, 2000, p. S142–S144, pl. 2, fig. 1].

Замечания. Микрофрагмент экзоскелета, вероятно, головутоловищного щита, имеющий размеры

около $1,1 \times 0,6$ мм. На его поверхности размещены удлиненные бугорки двух типов: крупные и мелкие. Мелкие бугорки многочисленные, часто сливаются в узкие ребрышки (гребешки) толщиной 30–50 мкм. Среди них размещены более редкие удлиненные крупные бугорки (приблизительно 300×150 мкм). В своей передней части (по направлению к переднему краю щита) крупные бугорки сливаются с одним – двумя рядами мелких бугорков. При наблюдении в световом микроскопе видно, что бугорки блестящие. Это указывает на то, что поверхностный слой в экзоскелете этой формы хорошо развит. В СЭМ на дне узких бороздок, размещенных между ребрышками, можно наблюдать микроотверстия поровых полей, местами сливающиеся в сплошную поровую перегородку. Диаметр микроотверстий составляет 2–4 мкм. Описанные особенности экзоскелета и тип скульптуры характерны для эстонского *Aestiaspis viitaensis* Janvier et Lelievre, 1994. Вместе с тем, следует отметить, что отдельные бугорки встречаются в скульптуре *Aestiaspis viitaensis* относительно редко [Афанасьева, Мярсс, 1997]. Этот факт, а также то, что это единственный обнаруженный микрофрагмент с такой особенностью, вынуждает определить его как *Aestiaspis* aff. *A. viitaensis*.

? *Aestiaspis viitaensis* Janvier et Lelievre, 1994

Табл. VI; фиг. 8–13

Экземпляры GI, Pi 7399, 7398, 7401, туловищные чешуи; местонахождение Эльда, о. Сааремаа, Эстония; кууснымеские слои роотсикулаского горизонта, верхний венлок, нижний силур [Афанасьева, Мярсс, 1997, фиг. 8–10].

Экземпляры GI, Pi 7379, 7380, 7381, туловищные чешуи; местонахождение Везику, о. Сааремаа, Эстония; везикуские слои роотсикулаского горизонта, верхний венлок, нижний силур [Афанасьева, Мярсс, 1997, фиг. 11–13].

? *Aestiaspis* sp.

Табл. VI; фиг. 14

Экземпляр GI, Pi 7374, туловищная чешуя; местонахождение Сильма, о. Сааремаа, Эстония; химмистеские слои паадлаского горизонта, нижний лудлов, верхний силур [Афанасьева, Мярсс, 1997, фиг. 14].

Incertae subfamiliae

Род *Dobraspis* Mark-Kurik et Janvier, 1997

Dobraspis: Mark-Kurik, Janvier, 1997, p. 407.

Типовой вид – *Dobraspis uralensis* Mark-Kurik et Janvier, 1997.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье [Mark-Kurik, Janvier, 1997, p. 407]). Такой же, как для типового вида.

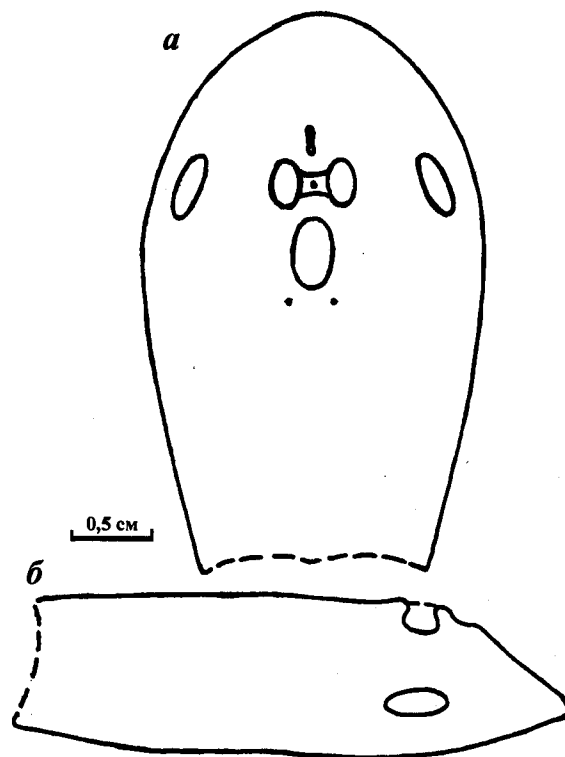


Рис. 16. *Dobraspis uralensis* Mark-Kurik et Janvier, реконструкция дорсальной стороны щита: а – вид сверху, б – вид сбоку. По [Mark-Kurik, Janvier, 1997], с изменениями

Видовой состав. Род монотипический.

Распространение. Северный Урал, Россия; эмс, нижний девон.

Dobraspis uralensis Mark-Kurik et Janvier, 1997

Рис. 16

Dobraspis uralensis: Mark-Kurik, Janvier, 1997, p. 407-411, fig. 2-4, 5H.

Голотип – GI, Pi 1273, неполный головной щит; восточная часть деревни Северный Колчим, р. Северный Колчим, приток р. Язьва, бассейн р. Кама, Северный Урал, Россия; обнажение № 68, такатская свита, эмс, нижний девон.

Материал. В коллекции Палеонтологического института не представлен. Голотип хранится в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье [Mark-Kurik, Janvier, 1997, p. 407]). Представитель трематаспидид с единственной парой укороченных латеральных полей, которые располагаются на уровне орбитопинеального района щита.

Распространение. Типовое местонахождение.

Семейство Thyestidae Berg, 1940

Типовой род – *Thyestes* Eichwald, 1854.

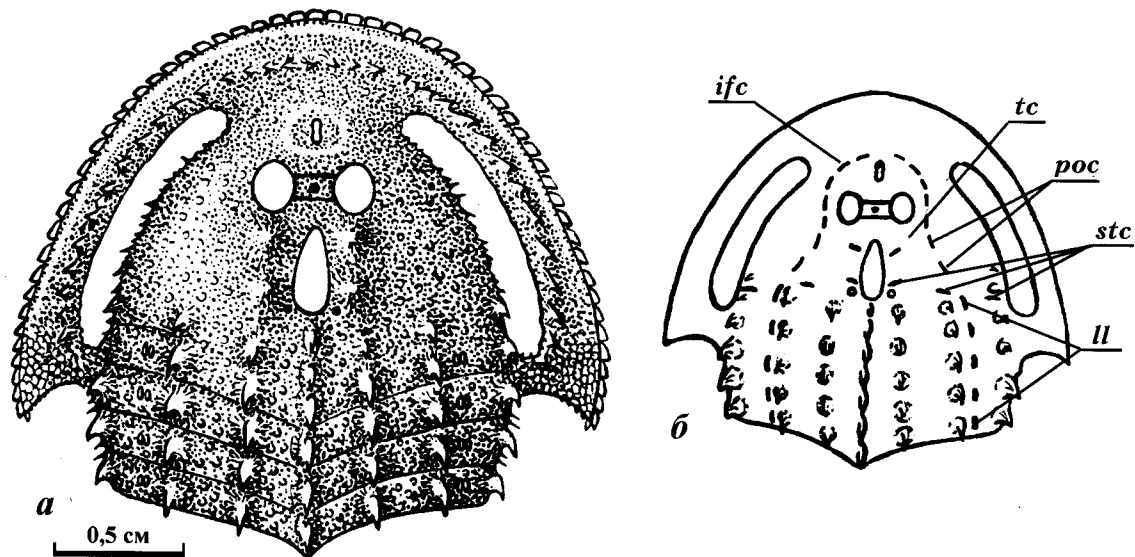


Рис. 17. *Thyestes verrucosus* Eichwald: а – реконструкция дорсальной стороны щита [Афанасьева, 1985, с изменениями]; б – схема расположения основных сенсорных линий [Афанасьева, 1991]

Диагноз. Остеостраки мелких размеров. Головотуловищный щит длинный (С/А – около 3), включает несколько сросшихся туловищных сегментов. Вентральная сторона щита уплощена. Имеются небольшие рога. Латеральные поля короткие – средней длины (G/A – около 2), ведущих к ним каналов – 4 или 5 пар. Экзоскелет относительно полно развит, незначительной толщины. Присутствуют все три слоя, однако поверхностный слой представлен лишь в вершинах относительно крупных бугорков. На поверхности щита размещены разноразмерные бугорки, наиболее крупные из которых расположены продольными рядами.

Состав. *Thyestes* Eichwald, 1854; возможно, *Auchenaspis* Egerton, 1857.

Род *Thyestes* Eichwald, 1854

Thyestes: Eichwald, 1854, p. 108–110; 1860, p. 1532; Обручев, 1964, с. 100, Афанасьева, 1991, с. 62.

Cephalaspis: Pander, 1856, S. 44–47 (pars).

Auchenaspis: Woodward, 1891, p. 195 (pars).

Типовой вид – *Thyestes verrucosus* Eichwald, 1854.

Диагноз. Мелкие остеостраки: длина головотуловищного щита около 2 см, ширина близка к длине. Рostrальный край закруглен. Рога короткие. Задний край интерзональной составляющей, включающей несколько сросшихся туловищных сегментов, образует тупой угол. Орбиты средней величины. Дорсальное и латеральные поля умеренной длины. Отверстия эндолимфатических протоков находятся снаружи от дорсального поля. Поверхность щита покрыта многочисленными заостренными бугорками. На передней и боковых краях щита имеются относительно крупные уплощенные зубчики. Экзоскелет сложен, в основном, костной тканью среднего слоя. Радиальные каналы в среднем

слое присутствуют. На поверхности экзоскелета расположено большое количество поровых полей.

Видовой состав. *T. verrucosus* Eichwald, 1854, возможно, *Thyestes* sp. [Gross, 1968b].

Распространение. О. Сааремаа, Эстония, о. Готланд, Швеция; венлок, нижний силур.

Замечание. *Auchenaspis* иногда объединяют с родом *Thyestes* [Stensiö, 1932, 1958; Denison, 1951a и др.]. Однако имеющиеся морфологические различия в существенных диагностических признаках (у *Auchenaspis* развит роstralный угол, длинные рога, отверстия эндолимфатических протоков открываются в задних углах дорсального поля, иная форма дорсального поля), указывают на то, что такое объединение искусственно.

Thyestes verrucosus Eichwald, 1854

Рис. 17; табл. I, фиг. 8; табл. VII

Thyestes verrucosus: Eichwald, 1854, p. 108–110, pl. 3, fig. 1; 1860, p. 1532; Schmidt, 1866, S. 225–233, Taf. 4, Abb. 1–11; Rohon, 1892, S. 15–37, 86–87, Taf. 1, Abb. 1–10; Taf. 2, Abb. 1–6; 1896, S. 224–234, Abb. 1–3, 5–8; Stensiö, 1927, pl. 48, fig. 1; Robertson, 1940, p. 469, pl. 1, fig. 1; 1945, p. 170–172; Denison, 1951a, fig. 22D, 30A; 1951b, p. 209–210, fig. 36; Janvier, 1985c, p. 21–24, fig. 9; Афанасьева, 1985, с. 70–75, рис. 1, 2, табл. VI; 1986, с. 67–74, рис. 2; 1991, с. 62–64, рис. 3, 10а, табл. VI, VII, фиг. 1, 2, табл. X, XI, XII.

Cephalaspis verrucosus: Pander, 1856, S. 44–47, Taf. 4, Abb. 1, 3–7.

Auchenaspis verrucosa: Woodward, 1891, p. 195–198.

Голотип – не выделен.

Материал. Ядра и отпечатки головотуловищных щитов, многие с хорошо сохранившимся экзо-

скелетом (около 40 экземпляров). Сборы Ф.Б. Шмидта, коллекция ПИН, № 1628, 3257, о. Сааремаа (по Шмидту: Rotziküll auf Oesel), Эстония. Кроме того, исследован образец с сохранившимися пластинками вентральной стороны щита из коллекции Института геологии Таллинского технического университета.

Диагноз. Длина и ширина головотуловищного щит – около 2 см. Щит удлинённый ($L/A = 4,4$), широкий ($S/A = 4,9$), ширина щита несколько превышает его длину ($L/S = 0,91$). Максимальная ширина щита находится приблизительно на уровне проксимальных частей рогов. Препинеальная и постпинеальная части щита средней длины ($B/A = 1,4$; $C/A = 3$). Рога очень короткие ($M/A = 0,3$). Интерзональная составляющая включает в себя 2–4 сросшихся туловищных сегмента. Назогипофизное отверстие бобовидной формы, расположено в ямке на умеренном расстоянии от рострального края щита ($Q/A = 0,8$). Орбиты средней величины ($OI/A = 0,46$; $Os/A = 0,4$; $L/OI = 9,4$), овальные, сближены ($O_{min} = 0,32$). Дорсальное поле умеренной длины, узкое ($Ld/A = 0,72$; $Sd/A = 0,38$), его задний край образует выпуклую линию. Латеральные поля умеренной длины, узкие ($G/A = 2,1$; $SI/A = 0,3$), начинаются на уровне назогипофизного отверстия, заканчиваются кзади от уровня половины длины щита, не заходя в проксимальные части рогов. Интерзональная составляющая несёт дорсомедиальный гребень, состоящий из продольно вытянутых крупных бугорков. По бокам от гребня расположено по три продольных ряда крупных бугорков. Между рядами таких бугорков размещены бугорки среднего и мелкого размера. На переднем и боковых краях щита проходит ряд уплощённых зубчиков, четырехугольных спереди и постепенно меняющих свою форму на треугольную на боковых краях щита. На внутреннем крае рогов имеются мелкие зубчики. Поверхностный слой представлен в апикальной части крупных и средних бугорков. Губчатая костная ткань среднего слоя хорошо развита, полости остеоцитов многочисленные и относительно крупные. Костная ткань разрыхлена во внутренней части бугорков и уплотняется к наружной поверхности экзоскелета. В ткани бугорков имеется большое число разноразмерных полостей и каналов с относительно неполными стенками. Базальный слой развит незначительно.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; вийтаские и везикуские слои роотсикюлаского горизонта, верхний венлок, нижний силур.

Семейство Procephalaspidae Stensiö, 1958

Типовой род – *Procephalaspis* Denison, 1951.

Диагноз. Остеофрагменты мелких размеров. Головотуловищный щит средней длины ($C/A =$ около 2), консолидированный. Вентральная сторона щита уплощена. Рога относительно хорошо развиты. Латеральные поля средней длины ($C/A =$ около 2), ведущих к ним каналов – 5 пар. Экзоскелет относи-

тельно полно развит, умеренной толщины. Присутствуют все три слоя, однако поверхностный слой представлен только в вершинах крупных бугорков. На поверхности щита размещены разноразмерные бугорки, не упорядоченные в продольные ряды.

Состав. *Procephalaspis* Denison, 1951.

Род *Procephalaspis* Denison, 1951

Cephalaspis: Robertson, 1939b, p. 359–360 (pars).

Procephalaspis: Denison, 1951a, p. 189; Обручев, 1964, с. 100–101.

Типовой вид – *Procephalaspis oeselensis* Robertson, 1939.

Диагноз. Остеофрагменты мелких размеров: длина головотуловищного щита составляет около 2,5 см. Ширина щита значительно превышает его длину. Рога хорошо развиты, умеренной длины, направлены каудально. Задний край щита образует небольшой медиальный выступ. Задняя часть щита может нести следы слабовыраженной сегментации. Орбиты средней величины, расположены на умеренном расстоянии друг от друга. Латеральные поля удлинены, дорсальное поле длинное. Отверстия эндолимфатических протоков открываются в задних углах дорсального поля. Поверхность щита покрыта многочисленными бугорками с округлой вершиной, многие из которых продольно удлинены. Экзоскелет сложен, в основном, костной тканью среднего и базального слоев. Радиальные каналы в среднем слое развиты. На поверхности экзоскелета поровые поля, по-видимому, присутствуют.

Видовой состав. *P. oeselensis* (Robertson, 1939), возможно, ? *P. oeselensis* (Robertson, 1939).

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; нижний лудлов, верхний силур, возможно, о. Готланд, Швеция; венлок, нижний силур.

Procephalaspis oeselensis (Robertson, 1939)

Рис. 18а

Cephalaspis oeselensis: Robertson, 1939b, p. 360–361, fig. 1–2.

Procephalaspis oeselensis: Denison, 1951a, fig. 20, 23A, 30C; Denison, 1951b, p. 210–211, fig. 35C, 37A; Stensiö, 1958, fig. 114B, 117B; Janvier, 1985b, p. 120–122; Janvier, 1985c, p. 9–17, fig. 3–6; Афанасьева, 1991, с. 66–67.

Голотип – AMNH, 38. 71. 12657, отпечаток дорсальной стороны щита с частично сохранившимся экзо- и эндоскелетом; о. Сааремаа, Эстония; паадлаский горизонт нижнего лудлова, верхний силур.

Материал. Мелкие фрагменты экзоскелета, коллекция ПИН, № 4219, местонахождение Эльда, о. Сааремаа, Эстония. Помимо этого, просмотрены фрагменты скелета из микропроб, хранящихся в Институте геологии Таллинского технического университета. При составлении диагноза использованы данные по экземплярам из коллекции У. Паттена [Robertson, 1939b; Denison, 1951a, b; Stensiö, 1958; Janvier, 1985c].

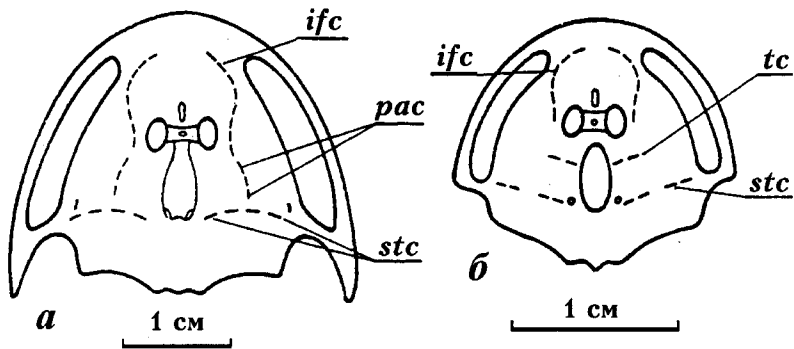


Рис. 18. Схемы расположения основных сенсорных линий: а – *Procephalaspis oeselensis* (Robertson) [Denison, 1951a]; б – *Witaaspis schrenkii* (Pander) [Афанасьева, 1991]

Диагноз. Длина щита около 2,5 см, ширина – около 3 см ($L/S - 0,77$). Головотуловищный щит умеренной длины ($L/A - 3,3$), широкий ($S/A - 4,3$). Максимальная ширина щита находится приблизительно на уровне задних частей рогов. Препинеальная часть щита – средней длины ($B/A - 1,4$), постпинеальная – короткая ($C/A - 1,9$). Рога умеренной длины ($M/A - 0,7$), узкие. Интерзональная составляющая неширокая ($Si/A - 2,5$), ее задний край образует в своей медиальной части короткий трехзубчатый выступ. Задняя часть интерзональной составляющей может иметь следы сегментации (одна короткая бороздка). Назогипофизное отверстие бобовидное, расположено на умеренном расстоянии от роstralного края ($Q/A - 1$). Орбиты средней величины ($OI/A - 0,42$; $Os/A - 0,29$; $L/OI -$ около 6), овальные, относительно сближены ($Omin/A - 0,32$). Дорсальное поле удлиненное ($Ld/A - 0,9$), широкое ($Sd/A - 0,44$), овальное, с вогнутым задним краем. Латеральные поля умеренной длины ($G/A - 2,3$), широкие ($SI/A - 0,41$), спереди начинаются далеко от препинеальной части щита, сзади не заходят в область рогов. Дорсальная и ventральная стороны щита имеют сходное строение, покрыты тесно расположенными мелкими бугорками, среди которых размещены более крупные бугорки. На боковом ободке щита, рогах и ventральной стороне бугорки более удлиненные, располагаются еще теснее. Поверхностный слой, по-видимому, развит лишь в вершинах крупных бугорков. Костная ткань среднего слоя, слагающего значительную часть экзоскелета, пронизана разноразмерными каналами. Базальный слой развит незначительно.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; химические слои палеозойского горизонта, нижний лудлов, верхний силур.

? *Procephalaspis oeselensis* (Robertson, 1939)

Экземпляры LO 5866j, k, образец G75-36CB; экземпляр без номера, образец G71-65LJ; экземпляр LO 5865x, экземпляр без номера, образец G73-32LJ; мелкие фрагменты экзоскелета; о. Готланд, Швеция; слои Слите и Халла, венлок, нижний силур [Fredholm, 1990, p. 78, fig. 8A-C, ? 8D, E].

Семейство Witaaspididae Afanassieva, 1991

Типовой род – *Witaaspis* Robertson, 1939.

Диагноз. Остеостраки мелких размеров. Головотуловищный щит средней длины ($C/A - 1,5-2$), консолидированный. Ventральная сторона щита уплощена. Рога отсутствуют. Латеральные поля средней длины ($G/A -$ около 2), ведущих к ним каналов – 4 или 5 пар. Экзоскелет слабо развитый, тонкий. Поверхностный слой практически не развит. Щит покрыт мелкими бугорками.

Состав. Типовой род.

Род *Witaaspis* Robertson, 1939

Cephalaspis: Pander, 1856, S. 44–46 (pars); Schmidt, 1893, S. 99 (pars).

Tremataspis: Schmidt, 1866, S. 217–250 (pars); Woodward, 1891, p. 201 (pars); Rohon, 1892, S. 61 (pars).

Thyestes: Schmidt, 1894, S. 206 (pars); Rohon, 1895, S. 61 (pars).

Witaaspis: Robertson, 1939a, p. 652–657; Denison, 1951a, p. 186–187; Обручев, 1964, с. 99; Афанасьева, 1991, с. 68.

Типовой вид – *Cephalaspis schrenkii* Pander, 1856.

Диагноз. Очень мелкие остеостраки: длина головотуловищного щита составляет около 1,5 см. Ширина щита значительно превышает его длину. Боковые части щита слабо развиты, образуют небольшие углы. Задний край интерзональной составляющей, включающей в себя несколько сросшихся туловищных сегментов, образует небольшой медиальный выступ. Орбиты средней величины. Дорсальное и латеральные поля умеренной длины. Выходы эндолимфатических протоков расположены по бокам от задних частей дорсального поля. Поверхность щита покрыта мелкими, почти однородными бугорками, разделенными узкими бороздками на полигональные поля. Экзоскелет сложен, в основном, костной тканью среднего слоя. Радиальные каналы и перфорированные септы в экзоскелете не обнаружены.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; венлок–лудлов, силур.

Witaaspis schrenkii (Pander, 1856)

Рис. 186, табл. VIII, фиг. 1–4

Cephalaspis schrenkii: Pander, 1856, S. 47, Taf. 4, Abb. 2.

Tremataspis schrenkii: Schmidt, 1866, S. 217–250 (pars); Woodward, 1891, p. 202; Rohon, 1892, S. 61, Taf. 11, Abb. 14, 15.

Cephalaspis schrenkii: Schmidt, 1893, S. 99.

Thyestes schrencki: Schmidt, 1894, S. 208–209, Taf. 1, Abb. 3–6, 9; Rohon, 1895, Abb. 1–5; 1896, Abb. 4.

Witaaspis schrenkii: Robertson, 1939a, p. 649–657; 1945, p. 173–174.

Witaaspis schrenkii: Denison, 1951a, fig. 30B; 1951b, p. 212–214, fig. 37B; Stensiö, 1958, fig. 114C; 1964, fig. 12C; Janvier, 1985b, p. 122; 1985c, p. 17–20, fig. 7, 8; Афанасьева, 1986, с. 67–74, табл. VI, фиг. 7–10; 1991, с. 68–70, табл. VII, фиг. 3–6, табл. XIII.

Голотип – не выделен.

Материал. Ядра и отпечатки дорсальной стороны головотуловищных щитов, некоторые с частично сохранившимся экзоскелетом (около 15 экземпляров). Сборы Ф.Б. Шмидта, коллекции ПИН, № 1628, 3256, о. Сааремаа (по Шмидту: Insel Oesel), Эстония; роотсикюлаский и паадлаский горизонты, верхний венлок – нижний лудлов, силур.

Диагноз. Длина щита – 1,5 см, ширина – 2 см. Щит короткий ($L/A = 2,8$), умеренной ширины ($L/S = 0,74$; $S/A = 3,7$). Максимальная ширина щита находится на уровне боковых углов. Препинеальная часть щита – короткая ($B/A = 1,2$), постпинеальная – очень короткая ($C/A =$ около 1,5). Боковые углы щита слабо выражены. Короткая интерзональная составляющая иногда несет следы сегментации (2–3 небольшие бороздки). Назогипофизное отверстие бобовидной формы, назогипофизная ямка расположена на умеренном расстоянии от рострального края ($Q/A = 0,84$). Орбиты средней величины ($OI/A = 0,4$; $Os/A = 0,36$; $L/OI = 7,2$), овальные, сближены ($Omin/A = 0,2$). Дорсальное поле умеренной длины ($Ld/A = 0,73$) и ширины ($Sd/A = 0,37$), овальное. Латеральные поля умеренной длины ($G/A = 1,9$; данные по Р. Денисону [Denison, 1951a]) и ширины ($Sl/A = 0,38$), в задней части несколько расширены. Начинаются далеко впереди назогипофизной ямки, кончаются вблизи заднего края боковых углов щита. На поверхности щита размещены многочисленные мелкие бугорки с округлыми вершинами. В задней части интерзональной составляющей щита, на туловищных сегментах, входящих в нее, расположены редкие, относительно крупные бугорки. На переднем и боковых краях щита проходит ряд бугорков. Поверхностный слой, по-видимому, развит лишь на бугорках, расположенных по краям щита. Костная ткань среднего слоя, слагающего основную часть экзоскелета, сильно разрыхлена. Базальный слой слабо развит.

Распространение. О. Сааремаа, Эстония; вийтаские и везикусские слои роотсикюлаского горизонта, верхний венлок, нижний силур; химмисте-

ские слои паадлаского горизонта, нижний лудлов, верхний силур.

Incertae familiae

Род *Septaspis* Afanassieva, 2000

Septaspis: Afanassieva, 2000, p. S144.

Типовой вид – *Septaspis pectinata* Afanassieva, 2000.

Диагноз. Поверхность панциря покрыта продольными гребешками. Гребешки состоят из тесно слившихся бугорков с загнутыми назад вершинами. Ширина гребешков около 200 мкм. На поверхности гребешков, вдоль боковых выступов бугорков и их вершин, развит тонкий микрорельеф, состоящий из очень узких ребрышек шириной около 5 мкм. Перфорированные септы тонкие, образуют поровые поля или сливаются в сплошную перфорированную перегородку на поверхности экзоскелета. Микроотверстия в септах многочисленные, разноразмерные, как круглой, так и овальной формы. В экзоскелете представлены все три слоя, в основном, он сложен относительно плотным средним слоем.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Архипелаг Северная Земля, Россия; лудлов, верхний силур.

Замечание. Род *Septaspis* с типовым видом *S. pectinata*, впервые учрежден и описан по изолированному мелкофрагментарному остатку экзоскелета.

Septaspis pectinata Afanassieva, 2000

Табл. VIII, фиг. 5–7

Septaspis pectinata: Afanassieva, 2000, p. S144–S145, pl. 2, fig. 3.

Голотип – ПИН, № 4765/45, фрагмент экзоскелета (0,5 x 0,65 мм); местонахождение на р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; слой 14, обнажение 47, усть-спокойнинская свита, лудлов, верхний силур.

Материал. Голотип.

Диагноз. Вдоль чешуи проходят относительно крупные гребешки шириной около 200 мкм. Расстояние между гребешками составляет: между вершинами бугорков – около 300 мкм, между основаниями бугорков – 60–100 мкм. Гребешки состоят из слившихся бугорков (одонтодов). Одноразмерные бугорки, составляющие гребешок, имеют широкое основание и резко сужаются к вершине. Вершина каждого бугорка загнута назад (в каудальном направлении) и тесно налегает на боковую поверхность следующего за ним бугорка, сливаясь с ней. Слившиеся бугорки образуют фестончатый гребень (его очертания при малых увеличениях воспринимаются глазом как ребристый узор “елочка” или “гребешок”). На средней–верхней части каждого бугорка пролегают узкие продольные ребрышки шириной около 5 мкм, образующие характерный микрорельеф. Боковые выступы гребешка, расположенного ближе к центру чешуи, бо-

лее широкие и сглаженные. Боковые выступы краевого гребешка более узкие и четко очерченные. Склоны бугорков сложены относительно плотной тканью. Дно широкого желобка между бугорками сложено более рыхлой тканью. На поверхности дна имеются многочисленные отверстия диаметром 10–20 мкм. Многие отверстия прикрыты перфорированными септами, которые закрывают устья каналов, открывающихся между гребешками. Септа относительно тонкая, ее толщина составляет около 2,5 мкм. Микроотверстия септы круглой или овальной формы распределены в ней относительно равномерно. Величина микроотверстий значительно варьирует (2–4 мкм). Бугорки сложены относительно плотной костной тканью, в которой на сломе просматривается множество мелких полостей. Таким образом, средний слой у этой формы хорошо развит и составляет основную массу экзоскелета. По направлению к вершине бугорка ткань еще более уплотняется, формируя хорошо развитый поверхностный слой. Базальный слой также хорошо развит и формирует значительную часть экзоскелета. В этом слое присутствуют базальные камеры, некоторые из которых открываются с внутренней стороны экзоскелета.

Распространение. Типовое местонахождение.

Подотряд *Tannuaspidoides*

Диагноз. Положение инфраорбитальной линии сенсорной системы (ifc) и место ветвления sel_1 неизвестны. Пинеальная пластинка не развита. Головотуловищный щит консолидированный. Рога и грудные плавники отсутствуют. Дорсомедиальный гребень слабо развит. Орбиты относительно удалены друг от друга. Назогипофизное отверстие далеко отстоит от орбит. Латеральные поля широкие. Тип строения оралобранхиальной камеры неизвестен. Поверхность щита покрыта бугорками различной величины.

Состав. Семейство *Tannuaspididae* Obruchev, 1964.

Распространение. Азия (Россия: Тува); нижний девон.

Семейство *Tannuaspididae* Obruchev, 1964

Типовой род – *Tannuaspid* Obruchev, 1956.

Диагноз. Головотуловищный щит относительно длинный (С/А около 3), относительно широкий (S/A – около 4). Вентральная сторона щита слабо-выпуклая. Латеральные поля короткие. Экзоскелет хорошо развит. Щит покрыт тесно расположенными одноразмерными бугорками.

Состав. *Tannuaspid* Obruchev 1956; возможно, *Tuvaspis* Obruchev, 1956.

Замечание. На основании немногочисленных признаков, известных для *Tuvaspis*, этот род отнесен к семейству *Tannuaspididae*, однако для окончательного решения вопроса необходимы дополнительные данные о его строении.

Tannuaspid: Обручев, 1956, с. 918; 1961, с. 560–561; 1964, с. 98; Afanassieva, Janvier, 1985, p. 493–506; Афанасьева, 1991, с. 71.

Типовой вид – *Tannuaspid levenkoi* Obruchev, 1956.

Диагноз. Остеостраки средних размеров: длина головотуловищного щита около 7 см. Ширина щита несколько уступает его длине. Передний край образует небольшой роstralный угол. Рога не развиты, заднебоковые углы щита, по-видимому, выражены. Имеется невысокий дорсомедиальный гребень. Назогипофизное отверстие круглое. Дорсальное и латеральные поля короткие, овальные, латеральные поля расположены на уровне дорсального поля. Щит орнаментирован относительно мелкими, ребристыми, тесно расположенными бугорками. На переднем и боковых краях щита имеются более уплощенные, ребристые бугорки сходных размеров.

Видовой состав. *T. levenkoi* Obruchev, 1956, *T. cf. T. levenkoi* Obruchev, 1956 [Афанасьева, 1991].

Распространение. Тува, Россия; лохков – прагиен, нижний девон.

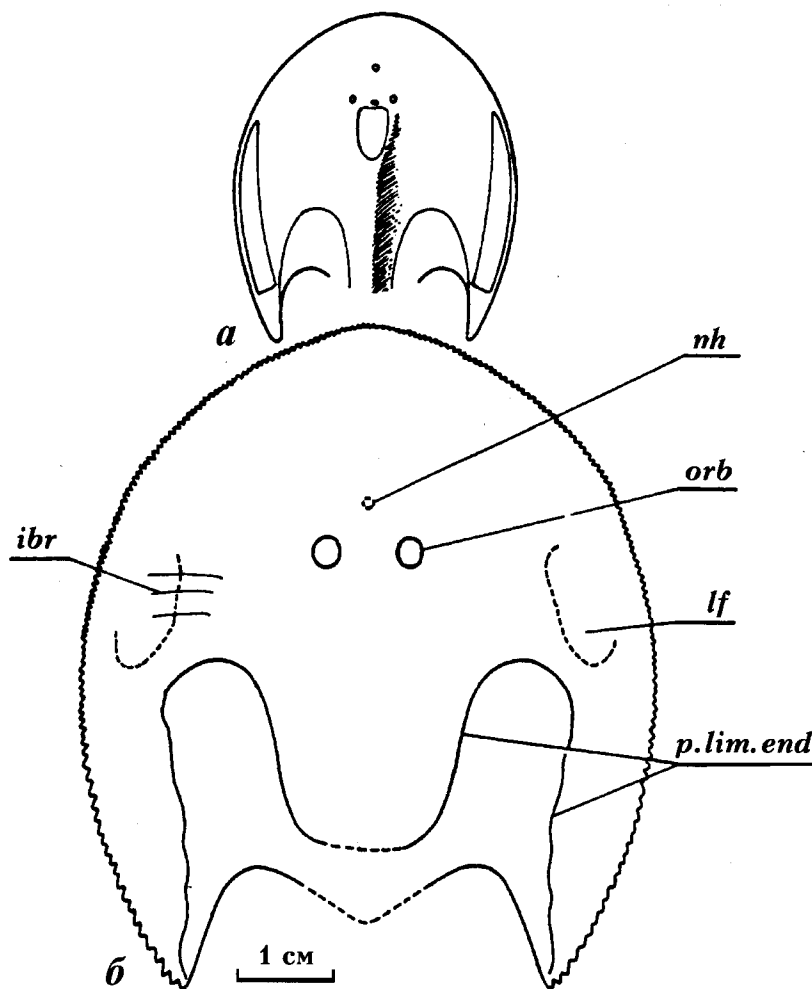
Замечания. При предварительном исследовании материала (два образца, один из которых – голотип), экземпляр ПИН, № 1013/2 был определен как *Tannuaspid cf. T. levenkoi*, так как отличался от голотипа большими размерами щита, более длинным преорбитальным расстоянием, менее выраженным роstralным углом [Афанасьева, Janvier, 1985]. Исследование дополнительного материала по *Tannuaspid* из коллекции Палеонтологического института, проведенное нами, выявило изменчивость таких признаков, как размеры щита, степень развития роstralного угла, величина орбит и расстояние между ними, уплощенность щита. Величина роstralного угла, уплощенность щита, по всей вероятности, связаны с тафономическими условиями, тогда как изменчивость других признаков носит прижизненный характер. Большой временной интервал, из которого известен *Tannuaspid levenkoi* [Обручев, 1956], может свидетельствовать, с нашей точки зрения, в пользу того, что эти различия имеют видовой ранг. Однако для решения этого вопроса требуется дополнительный материал. На современном этапе исследования мы описываем все изученные нами экземпляры как *Tannuaspid levenkoi*, выделяя экземпляр № 1013/2 как *Tannuaspid cf. T. levenkoi*.

Tannuaspid levenkoi Obruchev, 1956

Рис. 19; табл. IX, фиг. 1, 3–4

Tannuaspid levenkoi: Обручев, 1956, с. 919, рис. 1 (1, 2), 2; 1961, с. 560–561; Afanassieva, Janvier, 1985, p. 497–500, fig. 1–3, 4(A, B); Janvier, 1985b, p. 132; Афанасьева, 1991, с. 72–74, рис. 11, табл. XIV, фиг. 1–4.

Рис. 19. Схематическая реконструкция щита *Tannuaspis levenkoi* Ob-
gushev: а – дорсальная сторона щита
[Обручев, 1964]; б – дорсальная сто-
рона щита [Afanassieva, Janvier, 1985]



Голотип – ПИН, № 1013/1, ядро с дорсальной стороны с фрагментами эндоскелета и часть отпечатка вентральной стороны щита; Юргу-Даг, Тува (по данным Д.В. Обручева, см. Замечания).

Материал. Голотип, а также образцы ПИН, № 1013/3, 5, 6, 10–16 разной степени сохранности, из разреза р. Элегест, в долине Кутук к юго-востоку от д. Арыг-Бажи, Тува (по [Обручев, 1973]); хондерегейская, самагалтайская и кендейская свиты, лохков – прагиен, нижний девон.

Диагноз (даны абсолютные и относительные промеры голотипа). Длина головотуловищного щита – около 7 см, ширина – около 6,5 см. Щит умеренной ширины (L/S – около 1,1; S/A – 4,3). Максимальная ширина щита находится приблизительно на середине его длины. Препинеальная часть щита – длинная (B/A – 1,6), постпинеальная средней длины (C/A – 2,9). Передний край щита образует широкий и короткий, но четко выраженный ростральный угол. Щит резко сужается кзади. Назогипофизное отверстие круглое, находится на значительном расстоянии от края щита (Q/A – 1,1) и от орбит. Орбиты малого размера, почти круглые ($O/A = Os/A$ – 0,27; L/OI – 17), находятся на значительном расстоянии друг от друга ($Omin/A$ – 0,4).

Дорсальное поле небольшое, овальное (L/Ld – 5,2; Ld/A – 0,87; Ld/Sd – 1,3). Латеральные поля короткие (G/A – около 1,4), средней ширины (Sl/A – 0,6), овальные. Вентральный ободок и задняя часть вентральной стороны щита (кзади от оралобранхиальной области) покрыты небольшими низкими ребристыми бугорками. Между бугорками расположены бороздки, образующие мелкоячеистую сеть.

Замечания. На этикетке, относящейся к голотипу, не указан его точный геологический возраст. В работе Д.В. Обручева, посвященной цефаласпидам Тувы, отмечено, что все образцы *Tannuaspis* происходят из красноцветов “эффузивной свиты, залегающей над известняками с венлокской фауной и под отложениями эйфельского яруса” и встречаются во всей ее толще [Обручев, 1956, с. 917].

В коллекции Палеонтологического института имеется экземпляр № 1013/15, сходный с другими экземплярами *T. levenkoi* формой щита и некоторыми пропорциями, но резко отличающийся от них своими малыми абсолютными размерами (длина щита – 3,4 см, ширина – 3,2 см). Форма и пропорции щита позволяют предположить, что это был ювенильный экземпляр *T. levenkoi*. Такие признаки как относительно крупные орбиты (более крупные,

чем у дефинитивных экземпляров *T. levenkoi*), крупное дорсальное поле, короткое препинеальное расстояние могли быть обусловлены особенностями ранних стадий онтогенеза.

Распространение. Тува, Россия; хондергейская, самагалтайская и кендейская свиты, лохков – прагиен, нижний девон.

Tannuaspis cf. *T. levenkoi* Obruchev, 1956

Табл. IX, фиг. 2

Экземпляр ПИН, № 1013/2, часть отпечатка дорсальной стороны щита; местонахождение Юргу-Даг, ю. склон хр. Танну-Ола, Тува, Россия; хондергейская, самагалтайская или кендейская свиты, лохков – прагиен, нижний девон [Афанасьева, 1991, табл. XIV, фиг. 2].

Род *Tuvaspis* Obruchev, 1956

Tuvaspis: Обручев, 1956, с. 919; 1961, с. 561; 1964, с. 100; Afanassieva, Janvier, 1985, р. 493–506, Афанасьева, 1991, с. 74–75.

Типовой вид – *Tuvaspis margaritae* Obruchev, 1956.

Диагноз. Остеостраки мелких размеров: длина головотуловищного щита составляет около 2 см. Ширина щита близка к его длине. Ростральный край закруглен. Рога, по-видимому, отсутствуют (или слабо развиты). По краю щита проходит ряд мелких зубчиков. На поверхности щита расположены разноразмерные ребристые бугорки.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Род *Tuvaspis* в 1956 г. (и в 1964 г. со знаком вопроса) был отнесен Д.В. Обручевым к семейству Ateleaspididae (в 1964 г. – к семейству Ateleaspididae) на основании формы щита, не имеющего, по мнению этого автора, рогов и синусов, но обладающего скошенными заднебоковыми краями [Обручев, 1956, 1964]. Как полагал Обручев, такая форма этих участков щита свидетельствует о наличии у *Tuvaspis* грудных плавников [Обручев, 1956]. Дополнительное исследование голотипа, выполненное нами, показывает, что сильное уплощение щита по краям (отражающее его прижизненную форму), размещение зубчиков вдоль всего сохранившегося края щита делает невозможным присутствие плавников. С нашей точки зрения, удлиненная форма щита, отсутствие плавников и рогов, сходный тип ornamentации сближает этот род с родом *Tannuaspis*. На основании отмеченного сходства мы до получения новых данных по роду *Tuvaspis* помещаем оба указанных рода в одно семейство Tannuaspididae [Afanassieva, Janvier, 1985].

Распространение. Тува, Россия; лохков, возможно, прагиен, нижний девон.

Tuvaspis margaritae Obruchev, 1956

Табл. IX, фиг. 5

Tuvaspis margaritae: Обручев, 1956, с. 919, рис. 1 (3, 4); 1961, с. 561; 1964, табл. I, фиг. 1, 2; Afanassieva, Janvier, 1985, р. 501, fig. 4c; Афанасьева, 1991, с. 57, табл. XIV, фиг. 5.

Голотип – ПИН, № 1013/7, часть ядра щита с дорсальной стороны с фрагментами экзоскелета, туловищные чешуи; местонахождение к юго-западу от г. Кызыл в районе оз. Хадын, Тува; самагалтайская свита, лохков, нижний девон.

Материал. Голотип, а также многочисленные туловищные чешуи и мелкие фрагменты щитов, коллекция ПИН, № 1013; местонахождение к юго-западу от г. Кызыл в районе оз. Хадын, Тува; самагалтайская свита, лохков, нижний девон.

Диагноз. Длина и ширина головотуловищного щита составляют около 2 см. Щит относительно узкий (L/S – около 1). Максимальная ширина щита находится в его задней половине. Дорсальная сторона щита резко выпуклая в постеромедиальной области, ближе к краям щит уплощается. По краю щита проходит ряд очень мелких зубчиков. Щит орнаментирован относительно крупными бугорками (диаметром около 1,5 мм) с узкими, ветвящимися ребрышками, между которыми расположены более мелкие ребристые бугорки (около 0,5 мм). На поверхности туловищных чешуй различимы узкие продольные гребешки.

Распространение. Тува, Россия; самагалтайская свита, лохков, возможно, прагиен, нижний девон. По данным из “Решений...” [Решения..., 1982] известен из хондергейской и кендейской свит, жедин – зиген, нижний девон.

Замечание. Вид слабо изучен. Имеющийся мелкофрагментарный материал не позволяет дать описание более подробное, чем в диагнозе.

Отряд Cephalaspidiformes

Диагноз. Головотуловищный щит умеренной длины. Вентральная сторона щита уплощена. Пластинки, покрывающие оралобранхиальную область, мелкие. Имеются грудные плавники. Рога хорошо развиты. Латеральные поля представлены одной парой, очень длинные (часто достигают дистальных концов рогов), не заходят на поверхность интерзональной составляющей щита. Количество каналов, подходящих к латеральным полям, – около 5 пар. Экзоскелет хорошо развит. Щит гладкий или покрыт очень мелкими бугорками.

Состав. Подотряд Cephalaspidioidei.

Распространение. Европа, Северная Америка; нижний девон.

Подотряд Cephalaspidioidei

Диагноз. Инфраорбитальная линия сенсорной системы (ifc) огибает латерально орбиты (*Cephalaspis lyelli*). Первая пара каналов, подходящих к латеральным полям (sel₁), дихотомически ветвится ря-

дом с орбитами. Пинеальная пластинка отсутствует или развита слабо (*Pattenaspis*). Головотуловищный щит консолидированный. Рога не утолщены. Дорсомедиальный гребень обычно слабо развит. Орбиты расположены на умеренном расстоянии друг от друга. Латеральные поля узкие – средней ширины. Оралобранхиальная камера олигобранхиатного типа.

Состав. *Cephalaspididae* Agassiz, 1843; *Parame-teoraspidae* Afanassieva, 1991; возможно, *Pattenaspidae* Stensiö, 1958.

Распространение. Европа (Великобритания, Норвегия; Шпицберген, Украина: Подолия, Германия) и Северная Америка (Канада, США); лохков-прагиен, нижний девон.

Семейство *Cephalaspididae* Agassiz, 1843

Типовой род – *Cephalaspis* Agassiz, 1835.

Диагноз. Цефаласпиды мелких–средних размеров. Головотуловищный щит относительно короткий (C/A – менее 2) и узкий (S/A – около 3), треугольной или полуовальной формы. Рога обычно умеренной длины, направлены каудально. Дорсальное поле узкое (Ld/Sd – более 2).

Состав. *Cephalaspis* Agassiz, 1835, а также, вероятно, *Mimetaspis* Stensiö, 1958, *Pattenaspis*, Stensiö, 1958, *Hildenaspis* Janvier, 1976.

Замечания. По данным Э. Стенше [Stensiö, 1958] и Ф. Жанвье [Janvier, 1985a], *Mimetaspis* отличается от других цефаласпидид ортобранхиатным типом строения оралобранхиальной камеры. Виды родов *Pattenaspis* и *Hildenaspis* к настоящему моменту изучены недостаточно полно и поэтому отнесены к семейству условно.

Род *Mimetaspis* Stensiö, 1958

Cephalaspis: Stensiö, 1927, p. 247 (pars); Stensiö, 1932, p. 87–90 (pars); Wängsjö, 1952, p. 243–252 (pars).

Mimetaspis: Stensiö, 1958, p. 213; Обручев, 1964, с. 103; Janvier, 1985a, p. 327; Афанасьева, 1991, с. 76–77.

Типовой вид – *Cephalaspis hoeli* Stensiö, 1927.

Диагноз. Цефаласпиды мелких размеров: длина головотуловищного щита 2–5 см. Ширина щита несколько превышает его длину. Ростральный край закруглен. Рога умеренной длины, уплощенные, заходят за линию заднего края интерзональной составляющей. По их внутреннему краю проходит ряд зубчиков. Интерзональная составляющая узкая и очень короткая. Орбиты крупные, расположены приблизительно посередине щита между ростральным и задним краями. Пинеальная пластинка не развита. Дорсальное поле длинное и узкое, спереди сужено. Латеральные поля очень длинные, далеко продвинуты на поверхность рогов. Поверхность щита почти гладкая, орнаментирована очень мелкими бугорками.

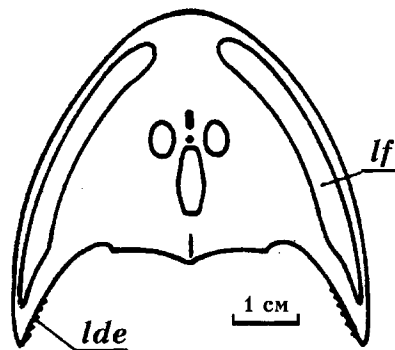


Рис. 20. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Mimetaspis glazewskii* Janvier [Афанасьева, 1991]

Видовой состав. *M. hoeli* (Stensiö, 1927), *M. exilis* (Wängsjö, 1952), *M. retusa* (Wängsjö, 1952), *M. glazewskii* Janvier, 1985; *M. concordis* Voichyshyn, 1994.

Распространение. Подолия, Украина; Шпицберген, Норвегия; лохков–прагиен, нижний девон.

Mimetaspis glazewskii Janvier, 1985

Рис. 20; табл. X, фиг. 1

Mimetaspis glazewskii: Janvier, 1985a, p. 328–329, fig. 17, 18; Афанасьева, 1991, с. 78–79, рис. 12a, табл. XV, фиг. 1.

Голотип – BMNH, P.20958-9, ядро и противоотпечаток дорсальной стороны щита; с. Устечко, Подолия, Украина; иваневский горизонт или устечковская свита днестровской серии, нижний – средний диттон (жедин), нижний девон [Janvier, 1985a].

Материал. Ядро дорсальной стороны щита LIG (ЛитНИГРИ), № 5-712; местонахождение в окрестностях с. Бураковка, р. Днестр, Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии, верхний лохков – ? нижний прагиен, нижний девон. При составлении диагноза использованы фотография и реконструкция голотипа из коллекции Британского музея естественной истории [Janvier, 1985a], а также данные по другим видам рода *Mimetaspis* из коллекции Палеонтологического музея в Осло [Wängsjö, 1952].

Диагноз. Относительно крупный *Mimetaspis*: длина щита около 4 см, ширина – около 6 см. Головотуловищный щит умеренной ширины (L/S – 0,7; S/A – 4,8). Максимальная ширина щита находится на уровне задней половины рогов. Препинеальная часть щита средней длины (B/A – 1,7), постпинеальная часть очень короткая (C/A – 1,5). Ростральный край щита плавно закруглен. Рога средней длины и ширины (M/A – около 1,5), направлены каудально. Пекторальные синусы выражены очень слабо. Интерзональная составляющая относительно неширокая (Si/A – 2) и очень короткая. Дорсомедиальный гребень выражен слабо. Назогипофизное отверстие бобовидное, находится на умеренном расстоянии от края щита (Q/A – 1,3). Орбиты овальные, крупные ($O1/A$ – 0,50; $O2/A$ – 0,35), не

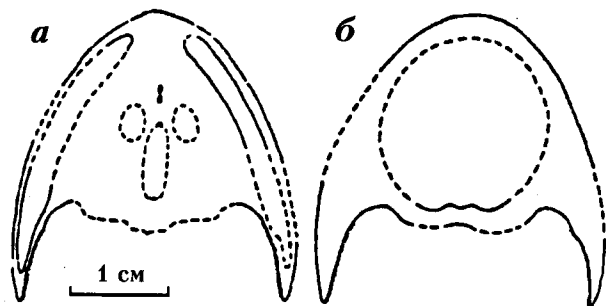


Рис. 21. Схематическая реконструкция щита *Mimetaspis concordis* Voichyshyn: а – дорсальная сторона щита; б – вентральная сторона щита [Voichyshyn, 1994]

сближены ($O_{min}/A = 0,4$). Продольные оси орбит почти параллельны. Дорсальное поле длинное ($L/Ld = 3,3$; $Ld/A = 0,96$), узкое ($Ld/Sd = 2,5$), спереди сужено нерезко. Латеральные поля очень длинные ($G/A = 4$), неширокие ($SI/A = 0,4$), равномерной ширины, в своей задней части (на поверхности рогов) сужаются, образуя заостренные концы. Поверхность щита почти гладкая, покрыта очень мелкими удлиненными бугорками. Сенсорные каналы, по-видимому, как и у других видов этого рода [Wängsjö, 1952], включены в экзоскелет и образуют мелкочаеистую сеть.

Распространение. С. Устечко, с. Бураковка, Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии (по данным Жанвье, также иваневский горизонт [Janvier, 1985a]), лохков – ? нижний прагиен, нижний девон.

Mimetaspis concordis Voichyshyn, 1994

Рис. 21

Mimetaspis concordis: Войчишин, 1994, с. 20–23, табл. I, фиг. 1, 2, 4, табл. II; рис. 1–3.

Голотип – ГПМ, № 35617, ядро дорсальной стороны щита и отпечаток части дорсального поля; с. Устечко, левый берег Днестра, верхняя часть обнажения напротив разрушенного моста, Залещицкий район (Подолия), Тернопольская область, Украина; нижняя часть хмелевской свиты днестровской серии; нижний девон. Рис. 1; табл. I, фиг. 2; табл. II, фиг. 1, 2 [Войчишин, 1994].

Материал. В коллекциях Палеонтологического института не представлен. При составлении диагноза использованы данные по экземплярам из коллекции Государственного природоохранительного музея (Львов) [Войчишин, 1994].

Диагноз. Относительно мелкий *Mimetaspis*: длина щита – около 2 см, ширина – около 3 см. Головотуловищный щит сравнительно неширокий ($L/S = 0,7$; $S/A = 3,5$). Максимальная ширина щита находится приблизительно на уровне половины длины рогов. Длина препинеальной части щита почти равна постпинеальной ($B/A = 1,2$; $C/A = 1,3$).

Передний край щита образует широкий угол или закруглен. Рога относительно узкие, средней длины ($M/A = 1,2$), направлены каудально. Пекторальные синусы мелкие, но четко выраженные. Интерзональная составляющая щита относительно узкая ($SI/A = 1,8$). Дорсомедиальный гребень выражен очень слабо. Назогипофизное отверстие бобовидное, относительно приближено к ростральному краю щита ($Q/A = \text{около } 0,9$). Орбиты овальные, относительно крупные ($OI/A = 0,5$; $Os/A = 0,3$), не сближены ($O_{min}/A = 0,4$). Продольные оси орбит направлены антеромедиально. Дорсальное поле относительно длинное ($L/Ld = 2,7$; $Ld/A = 0,9$) и узкое ($Ld/Sd = 3$; $Sd/A = 0,32$), спереди резко сужено. Латеральные поля длинные ($G/A = 3$) и узкие ($SI/A = 0,3$), заострены в задних частях.

Распространение. С. Устечко, с. Городница, Подолия, Украина; ? устечковская свита – нижняя часть хмелевской свиты, верхний? лохков – прагиен, нижний девон [Войчишин, 1994].

Род *Pattenaspis* Stensiö, 1958

Cephalaspis: Stensiö, 1927, p. 246 (pars); Stensiö, 1932, p. 87–88 (pars); Wängsjö, 1952, p. 243–244 (pars).

Pattenaspis: Stensiö, 1958, p. 216; Friman, Janvier, 1986, p. 106.

Типовой вид – *Cephalaspis whitei* Stensiö, 1932.

Диагноз. Цефаласпиды мелких – средних размеров: длина головного щита 2–7 см. Передний край щита у большинства видов образует угол или выступ. Рога длинные, по их внутреннему краю проходит ряд зубчиков. Интерзональная составляющая средней длины и ширины, несет хорошо развитый дорсальный гребень. Пинеальная пластинка хорошо развита. Дорсальное поле относительно узкое, обычно овальной формы. Латеральные поля распространяются на поверхность рогов не далее их середины, округлые или слегка заостренные в своих задних частях. Поверхность щита гладкая или покрыта очень мелкими бугорками.

Видовой состав. *P. whitei* (Stensiö, 1932); *P. eukeraspidoides* (Stensiö, 1927); *P. heintzi* (Stensiö, 1927); *P. acuminata* (Wängsjö, 1952); *P. deltoides* (Wängsjö, 1952); *P. foyini* (Wängsjö, 1952); *P. eurhynchus* (Wängsjö, 1952), *P. divaricata* (Wängsjö, 1952); *P. oreas* (Wängsjö, 1952); *P. pigmaea* (Wängsjö, 1952); *P. bardenheueri* Friman, 1986; *P. woschmidti* Friman, 1986; *P. rogalai* (Balabai, 1962).

Распространение. Великобритания; Шпицберген, Норвегия; Рейнская область, Германия; Подолия, Украина; лохков, нижний девон.

Pattenaspis rogalai (Balabai, 1962)

Рис. 22; табл. X, фиг. 2–3

Cephalaspis rogalai: Балабай, 1962, с. 3, рис. 1.

“*Cephalaspis*” *rogalai*: Janvier, 1985a, p. 329.

Pattenaspis rogalai: Афанасьева, Войчишин, 1991, с. 67–69, рис. 1–2, табл. IX, фиг. 1, 2.

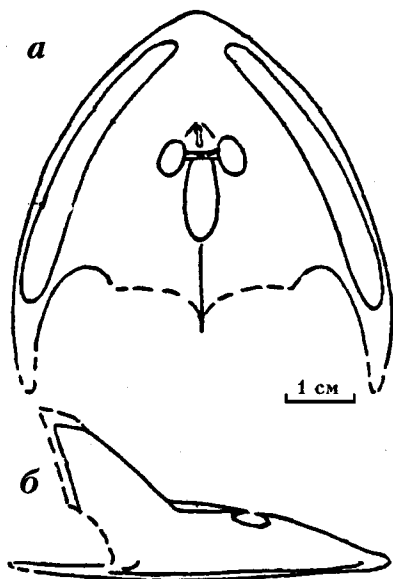


Рис. 22. Схематическая реконструкция щита *Patenaspis rogalai* (Balabai): а – вид сверху; б – вид сбоку [Афанасьева, Войчишин, 1991]

Лектотип – ГПМ, № 17311, ядро головутоловищного щита с дорсальной стороны; с. Городница, Городенковский р-н (Подолія), Ивано-Франковская область, Украина; иваневский горизонт или устечковская свита днестровской серии, нижний – средний жедин (лохков), нижний девон (на этикетке В. Зыха: О-Р.І, Horodnica W1). Табл. IX, фиг. 1, 2 [Афанасьева, Войчишин, 1991].

Материал. Кроме лектотипа, экземпляры из коллекции Государственного природоведческого музея (Львов): № 17310, ядро головутоловищного щита с дорсальной стороны; № 17411, часть отпечатка щита с дорсальной стороны; возможно, № 17305, № 17317; с. Городница, с. Островец, Подолія, Украина. Вероятно, хранящийся в Музее Земли (Варшава) экз. № VIII Vр-198, часть ядра щита с дорсальной стороны; с. Устечко, Подолія, Украина. Иваневский горизонт – устечковская свита днестровской серии, лохков, нижний девон.

Диагноз. Относительно крупный *Patenaspis*: длина щита – около 5 см, ширина – около 6 см. Головотуловищный щит умеренной ширины (L/S – около 0,8; S/A – около 4,5). Максимальная ширина щита находится на уровне половины длины рогов. Препинеальное расстояние – средней длины, постпинеальное – короткое ($B/A = C/A$ – около 1,8). Передняя часть щита узкая, образует роstralный угол. Рога относительно длинные и широкие в своих проксимальных частях, направлены латеро-каудально, их дистальные части слегка изогнуты к медиальной оси тела. Интерзональная составляющая относительно широкая (Si/A – 2) и короткая. Дорсальный гребень относительно высокий, наклонен кзади. Назогипофизное отверстие длинное, бобовидное, размеры назального и гипофизного отверстия приблизительно равны. Орбиты

овальные, крупные (L/Ol – около 8; Ol/A – 0,5; Os/A – 0,33). Пинеальная пластинка узкая. Дорсальное поле длинное (L/Ld – около 4) и узкое (Ld/Sd – около 2,4), овальной формы. Латеральные поля длинные (G/A – около 4), неширокие (Sl/A – около 0,4), спереди слегка сужаются, закруглены на концах.

Распространение. С. Городница, с. Островец (Zuch: Ostrowczyk, Балабай: Острівчик), по данным Балабая [Балабай, 1962], с. Устечко, с. Свитанок (бывш. Риздвяны, Балабай: Різдяний), устье р. Джуринки; иваневский горизонт – устечковская свита днестровской серии, лохков, нижний девон [Афанасьева, Войчишин, 1991].

Семейство Parameteoraspididae Afanassieva, 1991

Типовой род – *Parameteoraspis* (Janvier, 1981).

Диагноз. Цефаласпиды средних – крупных размеров. Головотуловищный щит умеренно длинный (C/A – более 2) и очень широкий (S/A – >4), полукруглой формы. Рога длинные, обычно направлены латеро-каудально. Дорсальное поле широкое (Ld/Sd – <2).

Состав. Типовой вид.

Род *Parameteoraspis* (Janvier, 1981)

Cephalaspis: Stensiö, 1927 (pars); Wängsjö, 1952, p. 243–252 (pars).

Meteoraspis: Janvier, 1981a, p. 119; 1985b, p. 200.

Parameteoraspis: Blicek, Goujet, Janvier, 1987, p. 201; Афанасьева, 1991, с. 79–80.

Типовой вид – *Cephalaspis gigas* Wängsjö, 1952.

Диагноз. Цефаласпиды от мелких до крупных размеров: длина головутоловищного щита 4–20 см. Ширина щита намного превышает его длину. Роstralный край обычно широко закруглен. Рога длинные и широкие проксимально. Интерзональная составляющая неширокая. Орбиты расположены немного ближе к роstralному краю щита, чем к заднему. Пинеальная пластинка не развита. Латеральные поля очень длинные, распространяются на поверхность рогов почти до их задних краев. Поверхность щита обычно гладкая, реже – покрыта мелкими бугорками.

Видовой состав. *P. gigas* (Wängsjö, 1952), *P. oblonga* (Stensiö, 1927); *P. lata* (Stensiö, 1927), *P. laticornis* (Stensiö, 1927), *P. lanternaria* (Wängsjö, 1952), *P. moythomasi* (Wängsjö, 1952), *P. semicircularis* (Wängsjö, 1952), *P. menoides* (Wängsjö, 1952), *P. caroli* (Wängsjö, 1952), *P. oberon* (Janvier, 1985b), *P. dobrovlensis* Afanassieva, 1991, а также, по данным Жанвье [Janvier, 1985b], *Parameteoraspis* sp. 1, *P. sp. 2*, *P. sp. 3* и *P. sp. 4*.

Распространение. Шпицберген, Норвегия; Подолія, Украина; лохков–прагиен, нижний девон.

Parameteoraspis dobrovlensis Afanassieva, 1991

Рис. 23; табл. X, фиг. 4–5

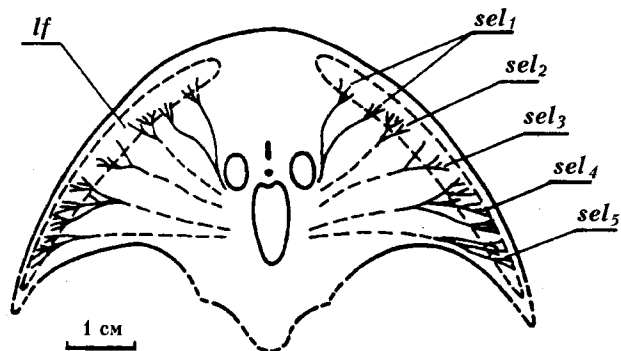


Рис. 23. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Parameteoraspis dobrovlensis* Afanassieva, показано расположение каналов, подходящих к латеральным полям [Афанасьева, 1991]

Parameteoraspis dobrovlensis: Афанасьева, 1991, с. 80–82, рис. 126, табл. XV, фиг. 2, 3.

Голотип – LIG (ЛитНИГРИ), № 5-538, дорсальная часть ядра с фрагментами экзоскелета; окрестности с. Добровляны, Подолия, Украина; вероятно, иваневский горизонт (см. Замечание), лохков, нижний девон. Рис. 126, табл. XV, фиг. 2, 3 [Афанасьева, 1991].

Материал. Голотип.

Диагноз. *Parameteoraspis* небольших размеров: длина щита – 4,5 см, ширина – около 8 см. Головотуловищный щит очень широкий ($L/S = 0,56$; $S/A =$ около 6). Максимальная ширина щита находится на уровне задних концов рогов. Препинеальная часть щита средней длины ($V/A = 1,5$), постпинеальная – короткая ($C/A = 1,95$). Ростральный край щита широко закруглен. Рога широкие в своих проксимальных частях, направлены латерокаудально, в дистальных частях слегка изогнуты к медиальной оси тела. Интерзональная составляющая узкая ($Si/A =$ около 1,3). Дорсомедиальный гребень присутствует, низкий. Орбиты овальные, умеренной величины ($O1/A = 0,4$; $Os/A = 0,3$), не сближены ($Omin/A = 0,4$). Дорсальное поле относительно длинное ($L/Ld = 3,7$; $Ld/A = 0,9$) и узкое ($Ld/Sd = 2,7$; $Sd/A = 0,34$). Латеральные поля очень длинные ($G/A =$ около 3,3), умеренной ширины ($Sl/A =$ около 0,4).

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечание. Отложения в окрестностях с. Добровляны отнесены Г.Н. Бровковым к переходному горизонту, соответствующему, по В.В. Нарбутасу, в основном, иваневскому горизонту [Бровков, 1954; Нарбутас, 1984].

Отряд *Benneviaspiformes*

Диагноз. Головотуловищный щит короткий – средней длины. Вентральная сторона щита уплощена. Имеются грудные плавники. Рога обычно хорошо развиты. Латеральные поля представлены одной – двумя парами, длинные, часто расширены в задней части, иногда заходят на поверхность интерзональной

составляющей щита. Количество каналов, подходящих к латеральным полям, – 5 пар. Экзоскелет хорошо развит. Щит гладкий или покрыт разноразмерными бугорками (обычно средних – крупных размеров).

Состав. Два подотряда: *Benneviaspidoidei* и *Scolenaspidoidei*.

Распространение. Россия, Украина, Норвегия, Великобритания; нижний девон.

Подотряд *Benneviaspidoidei*

Диагноз. Инфраорбитальная линия сенсорной системы (*ifc*) проходит латеральнее орбит, не огибая их, и расходится от медиальной оси тела к латеральным полям. Первая пара каналов, подходящих к латеральным полям (*sel*₁), дихотомически ветвится на половине пути от орбиты к латеральному полю или рядом с латеральным полем. Пинеальная пластинка обычно отсутствует. Головотуловищный щит консолидированный, сильно уплощен дорсовентрально. Рога не утолщены. Дорсомедиальный гребень не развит. Гипофизная часть назогипофизного отверстия равна по величине назальной. Латеральные поля различной формы, часто заходят на поверхность интерзональной составляющей щита. Оралобранхиальная камера ортобранхиатного типа. Поверхность щита без бугорков.

Состав. *Benneviaspidae* Denison, 1951; *Boreaspidae* Stensiö, 1958; *Hoelaspidae* Stensiö, 1958.

Семейство *Benneviaspidae* Denison, 1951

Типовой род – *Benneviaspis* Stensiö, 1927.

Диагноз. Остеостраки от мелких до крупных размеров. Головотуловищный щит относительно короткий ($C/A =$ менее 2), обычно очень широкий ($S/A = 4,5–9$). Передний край щита без рострума. Рога обычно хорошо развиты, редко – отсутствуют. Дорсальное поле широкое ($Ld/Sd =$ около 1). Латеральные поля распространяются на поверхность рогов. Перихондральное окостенение эндоскелета развито несильно (по сравнению с *Boreaspidae*).

Состав. *Benneviaspis* Stensiö, 1927, *Citharaspis* Afanassieva, 1989, возможно, также "*Benneviaspis*" *lankesteri* Stensiö, 1932 и "*Benneviaspis*" *anglica* Stensiö, 1932, "*Benneviaspis*" *platessa* Wängsjö, 1952 и "*Benneviaspis*" sp. 1 Wängsjö, 1952 (см. Замечание).

Замечание. Название рода для указанных видов поставлено в кавычки согласно Ф. Жанвье (Janvier, 1985b), не включающего эти виды в род *Benneviaspis* прежде всего из-за характерного для них более узкого дорсального поля.

Род *Benneviaspis* Stensiö, 1927

Benneviaspis: Stensiö, 1927, p. 289 (pars); 1932, p. 152–153 (pars); Wängsjö, 1952, p. 446–447 (pars); Janvier, 1985b, p. 158 (pars); Афанасьева, 1989, с. 52; 1991, с. 83.

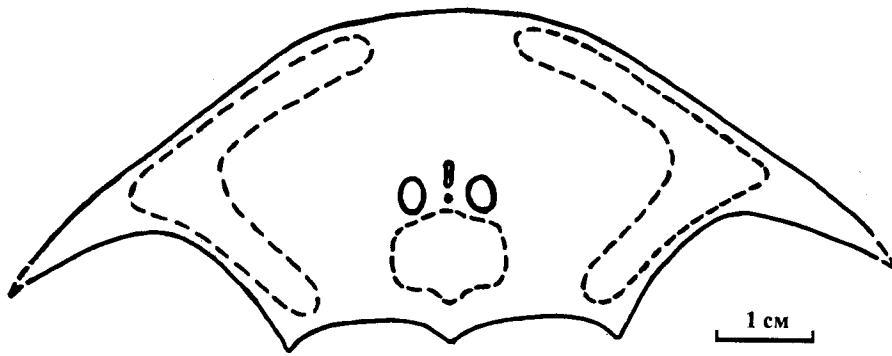


Рис. 24. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Benneviaspis whitei* Belles-Isles et Janvier. По [Belles-Isles, Janvier, 1984]

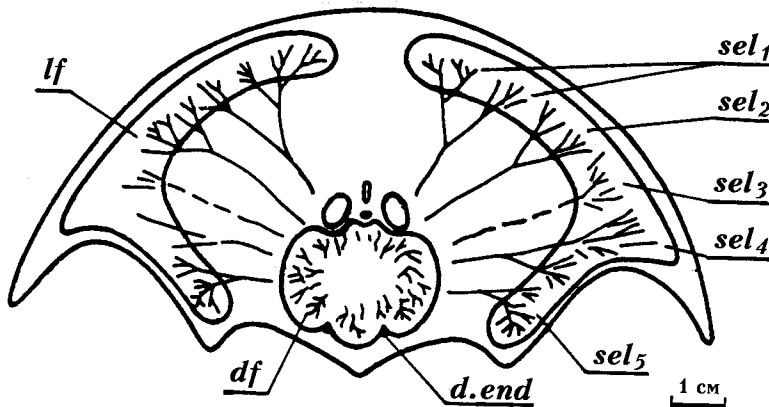


Рис. 25. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Benneviaspis zuchi* Afanassieva, показано расположение каналов, подходящих к латеральным полям [Афанасьева, 1989]

Типовой вид – *Benneviaspis holtedahli* Stensiö, 1927.

Диагноз. Остеостраки от мелких до крупных размеров: длина головуловищного щита 3–13 см. Ширина щита значительно превышает его длину. Ростральный край щита очень широко закруглен, иногда спрямлен. Рога хорошо развиты, расходятся в латеральном или в латерокаудальном направлении. Интерзональная составляющая щита относительно широкая. Дорсальное поле и латеральные поля хорошо развиты. Дорсальное поле широкое, трехлопастное. Латеральные поля распространяются на проксимальные части рогов и образуют заднемедиальный выступ или заднемедиальную лопасть, заходящую на поверхность интерзональной составляющей. Поверхность щита гладкая, пронизана большим количеством пор.

Видовой состав. *B. holtedahli* Stensiö, 1927, *B. maxima* Wängsjö, 1952, *B. whitei* Belles-Isles et Janvier, 1984, *B. zuchi* Afanassieva, 1989, *B. talimaae* Afanassieva, 1990, *B. urvantsevi* Mark-Kurik et Janvier, 1995, а также, возможно, *B. loevgreeni* Wängsjö, 1952 и *B. grandis* Wängsjö, 1952.

Распространение. Шпицберген, Норвегия; Подолия, Украина; архипелаг Северная Земля, Россия; лохков-прагиен, нижний девон.

Замечания. *B. loevgreeni* и *B. grandis* включены в состав рода условно, так как они отличаются от других видов рода *Benneviaspis* рядом существенных диагностических признаков: первый имеет относительно более крупные орбиты, узкие рога и вогнутые боковые края щита, второй – широко рас-

ставленные орбиты, размещенные ближе к переднему краю щита. Кроме того, орбиты у *B. loevgreeni* и *B. grandis* расположены впереди от уровня пинеального отверстия, тогда как у других видов рода *Benneviaspis* уровни пинеального отверстия и середины длины орбит приблизительно совпадают.

Помимо перечисленных выше видов, в состав рода до недавнего времени [Janvier, 1985b] включали ряд форм: английские виды "*B.*" *lankesteri* и "*B.*" *anglica* Stensiö, 1927, а также "*B.*" *longicornis* Wängsjö, 1937, "*B.*" *platessa*, "*Benneviaspis*" sp. 1 и "*B.*" sp. 2 Wängsjö, 1952. Все названные формы отличаются от включенных в состав рода форм узким и овальным дорсальным полем. Кроме того, "*B.*" *longicornis* отличается слабо развитыми в задней части латеральными полями, английские виды – наличием радиальных каналов в среднем слое экзоскелета центральной части головуловищного щита, "*B.*" *lankesteri* – наличием независимой пинеальной пластинки. Сохранность экземпляра, определенного Г. Венгше [Wängsjö, 1952] как *Benneviaspis* sp. 2, не позволяет отнести его к той или иной подгруппе бенневиаспид.

Benneviaspis whitei Belles-Isles et Janvier, 1984

Рис. 24

Benneviaspis whitei: Belles-Isles, Janvier, 1984, p. 199–200, fig. 1, pl. 27: 1; Афанасьева, 1991, с. 86–87.

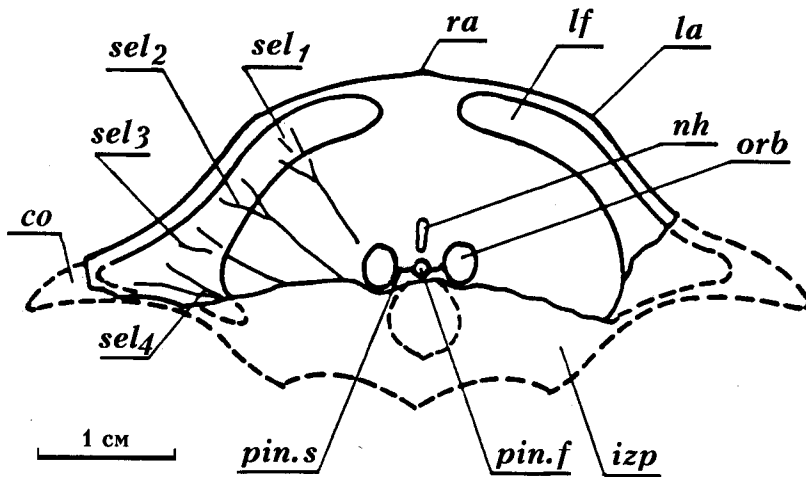


Рис. 26. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Benneviaspis talimaae* Afanassieva, показано расположение каналов, подходящих к латеральным полям [Афанасьева, 1990]

Голотип – NHRM, No C2, дорсальная сторона щита; с. Устечко, Подолия, Украина; песчаники Babin (“Олд Ред”), верхний жедин, нижний девон. Pl. 27: 1; fig. 1 [Belles-Isles, Janvier, 1984].

Материал. В коллекции Палеонтологического музея не представлен. При составлении диагноза использованы фотографии и рисунки голотипа [Belles-Isles, Janvier, 1984].

Диагноз. *Benneviaspis* мелких – средних размеров: длина щита – 3,6 см, ширина – 9,6 см. Головотуловищный щит чрезвычайно широкий ($L/S = 0,38$; $S/A = 8,9$). Максимальная ширина щита находится на уровне задних концов рогов. Препинеальная часть щита длинная ($B/A = 1,9$), постпинеальная – очень короткая ($C/A = 1,5$). Ростральный край щита спрямлен. Рога хорошо развиты, расходятся далеко в стороны, не изогнуты к медиальной оси тела. Интерзональная составляющая широкая ($Si/A = 3,2$). Назогипофизное отверстие бобовидное, находится на значительном расстоянии от переднего края щита ($Q/A = 1,5$). Орбиты овальные, малого размера ($Oi/A = 0,34$; $Os/A = 0,24$), находятся на умеренном расстоянии друг от друга ($Omin/A = 0,4$). Форма и величина дорсального и латеральных полей известны лишь предположительно. Дорсальное поле длинное и широкое. Расположение отверстий эндолимфатических протоков неизвестно. Латеральные поля очень длинные, образуют сильно развитые заднемедиальные лопасти, заходящие на поверхность интерзональной составляющей.

Распространение. Типовое местонахождение; возможно, устечковская свита днестровской серии, верхний лохков (верхний жедин), нижний девон.

Benneviaspis zychi Afanassieva, 1989

Рис. 25; табл. XI, фиг. 1–3

Benneviaspis zychi: Афанасьева, 1989, с. 53–64, табл. IV, фиг. 1; 1991, с. 85–86, рис. 13 а, табл. XVI.

Голотип – ПИН, № 3692/88а, б, ядро и противоотпечаток дорсальной стороны щита; села Киданов-Сапова, Подолия, Украина; слои с *Althaspis*

elongata, хмелевская свита днестровской серии, верхний диттон (нижний прагиен), нижний девон. Рис. 13а, табл. XVI [Афанасьева, 1989].

Материал. Кроме голотипа, часть ядра с фрагментами экзоскелета ПИН, № 3592/92, вентральная часть ядра с фрагментами эндоскелета ПИН, № 3592/91; правый берег р. Стрыпа, села Киданов-Сапова, Подолия, Украина; хмелевская свита днестровской серии, нижний прагиен, нижний девон.

Диагноз. *Benneviaspis* средних размеров: длина щита около 7 см, ширина около 12,5 см. Головотуловищный щит очень широкий ($L/S = 0,54$; $S/A = 6,3$). Максимальная ширина щита находится на уровне задних концов рогов. Препинеальная часть щита длинная ($B/A = 1,9$), постпинеальная – очень короткая ($C/A = 1,5$). Ростральный край щита плавно закруглен, без спрямления. Рога хорошо развиты, умеренной длины ($M/A = 0,7$), изогнуты к медиальной оси тела. Интерзональная составляющая средней ширины ($Si/A = 2,6$). Назогипофизное отверстие бобовидное, находится на значительном расстоянии от переднего края щита ($Q/A = 1,5$). Орбиты овальные, средней величины ($Oi/A = 0,4$; $Os/A = 0,25$), находятся на небольшом расстоянии друг от друга ($Omin/A = 0,3$). Дорсальное поле очень длинное ($L/Ld = 2,8$; $Ld/A = 1,2$) и очень широкое ($Ld/Sd = 0,8$; $Sd/A = 1,45$), имеет хорошо выраженную трехлопастную форму. Отверстия эндолимфатических протоков расположены на его задней границе на значительном расстоянии друг от друга ($(d1-d2)/A = 0,5$). Латеральные поля очень длинные ($G/A = 5$), широкие, заходят в проксимальные части рогов, образуют очень длинные заднемедиальные лопасти, распространяющиеся на поверхность интерзональной составляющей и доходящие почти до ее заднебоковых углов.

Распространение. Села Киданов-Сапова, Подолия, Украина; хмелевская свита днестровской серии, нижний прагиен, нижний девон.

Benneviaspis talimaae Afanassieva, 1990

Рис. 26; табл. XI, фиг. 4.

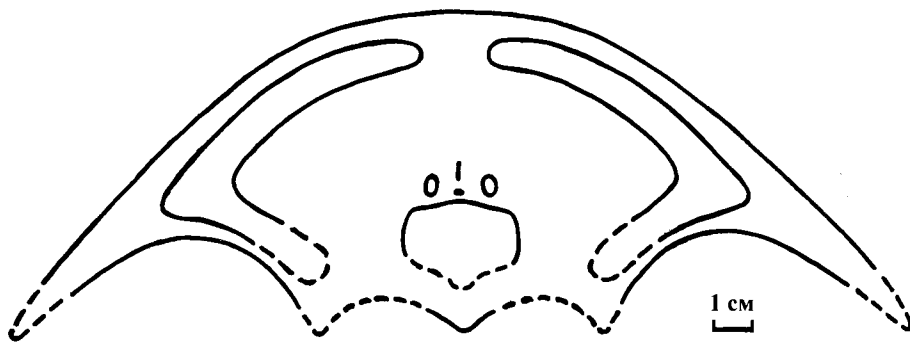


Рис. 27. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Benneviaspis urvantsevi* Mark-Kurik et Janvier. Из [Mark-Kurik, Janvier, 1995]

Benneviaspis talimaae: Афанасьева, 1990, с. 128–131; 1991, с. 87–89, рис. 14; табл. XVII, фиг. 1.

Голотип – LIG (ЛитНИГРИ), № 5-711, передняя часть ядра головуловищного щита с дорсальной стороны; карьер к югу от с. Городница на левом берегу Днестра, Подолия, Украина; верхняя часть устечковской свиты днестровской серии, средний диттон (верхний лохков), нижний девон. Рис. 1 [Афанасьева, 1990].

Материал. Голотип.

Диагноз. *Benneviaspis* мелких размеров: длина головуловищного щита около 2,5 см, длина пре-пинеальной части щита 1,5 см (В/Оmin – около 4,5). Максимальная ширина щита находится, по-видимому, на уровне концов рогов. Ростральный край щита образует очень небольшие ростральный и латеральные углы. Боковые края щита между латеральными углами и рогами образуют четкую вогнутую линию. Рога в проксимальных частях направлены латерально, в дистальных частях не сохранились. Интерзональная составляющая, по-видимому, широкая. Назогипофизное отверстие слегка бобовидной формы, находится на значительном расстоянии (около 1 см) от переднего края щита. Орбиты почти круглые, умеренной величины (В/Оl – около 5). Независимая пинеальная пластинка отсутствует, между орбитами имеется узкая бороздка. Латеральные поля в передней части хорошо развиты, далеко продвинуты в ростральную часть щита.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечания. Относительно мелкими размерами и некоторыми чертами строения (наличие небольших рострального и латеральных углов, вогнутые боковые части щита) *B. talimaae* несколько напоминает “*B. longicornis*” и английские виды “*B. lankesteri*” (наличие пинеальной борозды) и “*B. anglica*” – относительно ранних бенневиаспид, в настоящее время не включаемых в состав рода *Benneviaspis*. Однако он четко отличается от них более развитой пре-пинеальной частью щита и развитыми (более широкими и ближе расположенными друг к другу) передними частями латеральных полей, чем сходен с *B. holtedahli* и некоторыми другими более поздними бенневиасписами (*B. maxima*, *B. zuchi*).

Benneviaspis urvantsevi Mark-Kurik et Janvier, 1995

Рис. 27

Benneviaspis urvantsevi: Mark-Kurik, Janvier, 1995, p. 459–460, fig. 8A, 13.

Голотип – GI, Pi 1285, неполный головной щит (экзоскелет); местонахождение к северу от ледника Альбанова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; обнажение 41, нижняя часть спокойнинской свиты, прагиен, нижний девон. Fig. 8A, 13 [Mark-Kurik, Janvier, 1995].

Материал. В коллекции Палеонтологического института не представлен. Голотип хранится в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье [Mark-Kurik, Janvier, 1995, p. 459]). Умеренно крупный вид рода *Benneviaspis* с коротким головным щитом и сильно расходящимися корнуальными отростками. Латеральные поля распространяются на абдоминальный отдел щита.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Citharaspis* Afanassieva, 1989

Benneviaspis: Belles-Isles, Janvier, 1984, p. 197 (pars). *Citharaspis*: Афанасьева, 1989, с. 54; 1991, с. 89.

Типовой вид – *Benneviaspis polonica* Belles-Isles et Janvier, 1984.

Диагноз. Остеостраки мелких – средних размеров: длина головуловищного щита около 5 см. Ширина щита несколько превышает его длину. Ростральный край широко закруглен. Рога не развиты, щит образует более или менее выраженные боковые углы. Интерзональная составляющая средней ширины. Дорсальное и латеральные поля хорошо развиты, относительно широкие. Латеральные поля образуют заднемедиальные выступы. Поверхность щита гладкая.

Видовой состав. *C. polonica* (Belles-Isles et Janvier, 1984), *C. junia* Afanassieva, 1989 и, возможно, *C. salopiensis* (White, 1961).

Распространение. Подолия, Украина; возможно, Великобритания; лохков–прагиен, нижний девон.

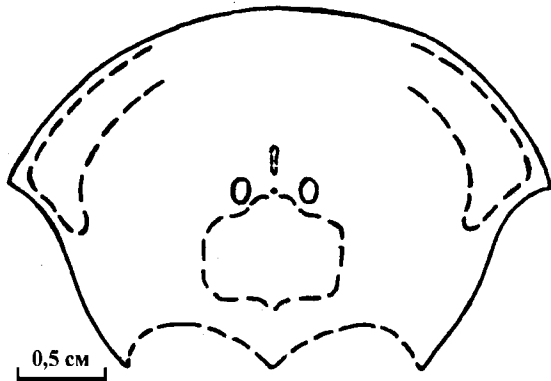


Рис. 28. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Citharaspis polonica* (Belles-Isles et Janvier). По [Belles-Isles, Janvier, 1984]

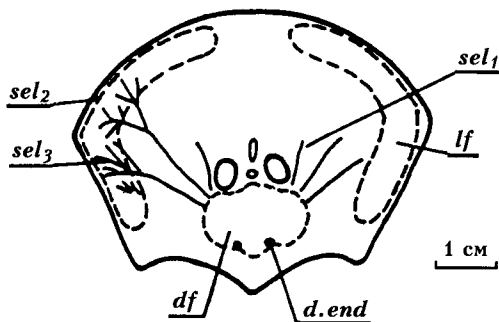


Рис. 29. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Citharaspis junia* Afanassieva, показано расположение каналов, подходящих к латеральным полям [Афанасьева, 1989]

Citharaspis polonica (Belles-Isles et Janvier, 1984)

Рис. 28

Benneviaspis polonica: Belles-Isles, Janvier, 1984, p. 200–202, pl. 27: 1; fig. 2.

Citharaspis polonica: Афанасьева, 1991, с. 89–90.

Голотип – NHRM, № С3а, ядро с дорсальной стороны; г. Бучач, Подолия, Украина; песчаники Babin (“Олд Ред” III ?), верхний жедин, нижний девон. Pl. 27: 2; fig. 2 [Belles-Isles, Janvier, 1984].

Материал. В коллекции Палеонтологического института не представлен. При составлении диагноза использованы рисунки и фотографии голотипа [Belles-Isles, Janvier, 1984].

Диагноз. *Citharaspis* мелких – средних размеров: длина щита – около 4 см, ширина – 6 см. Головотуловищный щит относительно широкий ($L/S = 0,66$; $S/A = 5$). Максимальная ширина щита находится на уровне его боковых углов. Боковые углы располагаются приблизительно на уровне пинеального отверстия. Препинеальная часть щита длинная ($V/A = 1,7$), постпинеальная – очень короткая ($C/A = 1,6$). Форма и положение назогипофизного отверстия не известны. Орбиты овальные, малого размера ($O/A = 0,2$; $Os/A = 0,21$), находятся на умеренном расстоянии друг от друга ($Omin/A = 0,42$).

Форма и величина дорсального и латеральных полей известны лишь предположительно.

Распространение. Типовое местонахождение; возможно, стрыпская свита днестровской серии, прагиен, нижний девон.

Citharaspis junia Afanassieva, 1989

Рис. 29; табл. XII, фиг. 1

Citharaspis junia: Афанасьева, 1989, с. 55, табл. IV, фиг. 2; Афанасьева, 1991, рис. 136, табл. XVII, фиг. 2, 3.

Голотип – ПИН, № 3592/93а, б, ядро и противотпечаток дорсальной стороны щита; правый берег р. Стырпа, села Киданов-Сапова, Подолия, Украина; слой с *Althaspis elongata*, хмелевская свита днестровской серии, нижний прагиен, нижний девон. Рис. 136, табл. XVII, фиг. 2, 3 [Афанасьева, 1989].

Материал. Кроме голотипа, часть ядра с элементами экзо- и эндоскелета ПИН, № 3592/94 из того же местонахождения.

Диагноз. *Citharaspis* средних размеров. Длина щита – около 5 см, ширина – около 6 см. Головотуловищный щит умеренной ширины ($L/S = 0,81$; $S/A = 4,5$). Максимальная ширина щита находится на уровне его боковых углов. Препинеальная часть щита очень длинная ($V/A = 2,1$), постпинеальная – очень короткая ($C/A = 1,6$). Роstralный край щита широко закруглен. Боковые углы находятся спереди от уровня пинеального отверстия ($E/A = 0,6$). Интерзональная составляющая короткая, средней ширины ($Si/A = 2,8$). Назогипофизное отверстие щелевидное, короткое. Находится на очень большом расстоянии от переднего края щита ($Q/A = 1,7$). Орбиты овальные, средней величины ($O/A = 0,4$; $Os/A = 0,3$), относительно сближены ($Omin/A = 0,36$). Дорсальное поле длинное ($L/Ld = 3,3$; $Ld/A = 1,1$), широкое ($Ld/Sd = 0,9$; $Sd/A = 1,2$). Латеральные поля очень длинные ($G/A = 4$), по-видимому, образуют относительно длинные заднемедиальные лопасти, распространяющиеся на поверхность интерзональной составляющей.

Распространение. Типовое местонахождение.

Incertae familiae

Род *Tauraspis* Mark-Kurik et Janvier, 1995

Tauraspis: Mark-Kurik, Janvier, 1995, p. 451.

Типовой вид – *Tauraspis rara* Mark-Kurik et Janvier, 1995.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье [Mark-Kurik, Janvier, 1995]). Такой же, как для типового вида.

Видовой состав. Род монотипический.

Распространение. Архипелаг Северная Земля, Россия; прагиен, нижний девон.

Tauraspis rara Mark-Kurik et Janvier, 1995

Рис. 30

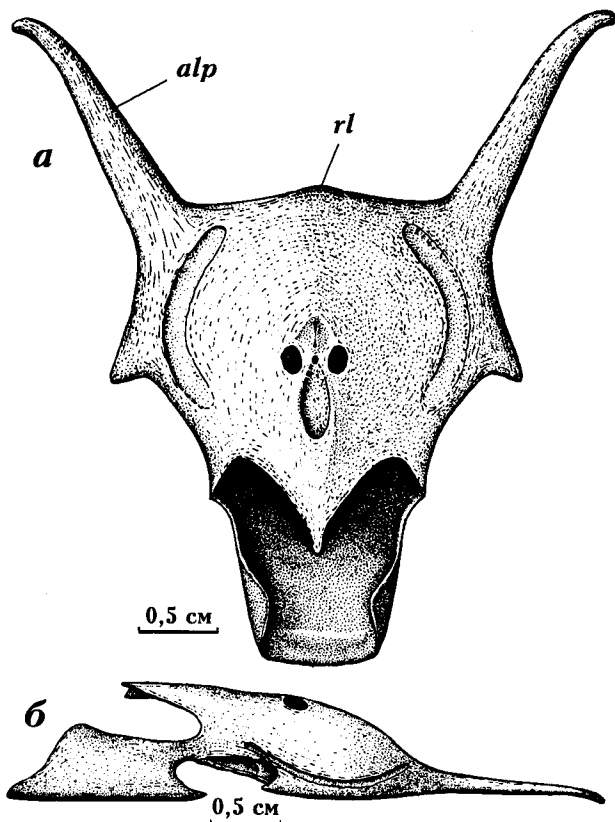


Рис. 30. Реконструкция щита *Tauraspis rara* Mark-Kurik et Janvier: а – вид сверху; б – вид сбоку [Mark-Kurik, Janvier, 1995]

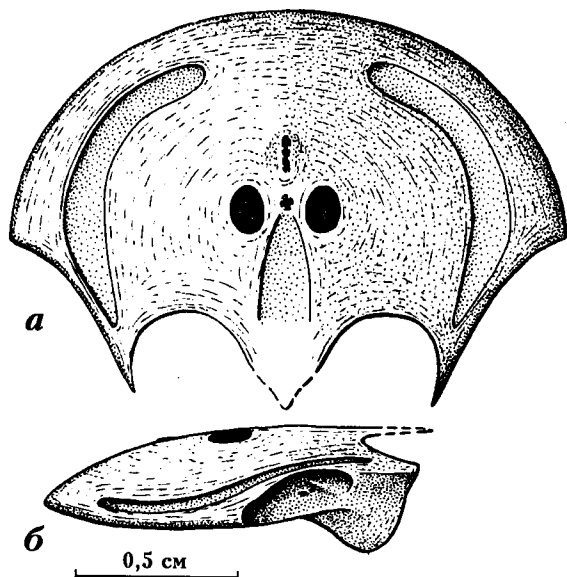


Рис. 31. Реконструкция щита *Napilaspis apheles* Mark-Kurik et Janvier: а – вид сверху; б – вид сбоку [Mark-Kurik, Janvier, 1995]

Tauraspis rara: Mark-Kurik, Janvier, 1995, p. 451–457, fig. 2–6.

Голотип – GI, Pi 1277, головной щит (ядро и противоотпечаток); местонахождение на р. Подъемная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; слой 3, обнажение 54, нижняя часть спокойнинской свиты, прагиен, нижний девон. Fig. 2D [Mark-Kurik, Janvier, 1995].

Материал. В коллекции Палеонтологического института не представлен. Голотип и неполно сохранившиеся головные щиты Pi 1274–1276 из типового местонахождения хранятся в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье [Mark-Kurik, Janvier, 1995, p. 451]). Представитель бенневиаспидид с длинными, тонкими, сигмоидными переднебоковыми выростами головного щита. Корнуальные отростки короткие, направлены постеролатерально. Абдоминальный отдел дермального покрова щита в своих латеральных и вентральной частях сзади очень длинный, заходит за уровень дермального покрова щита на дорсальной стороне.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечание. Рис. 30, 31, 32 представляют собой авторские рисунки Ф. Жанвье и печатаются с его разрешения и разрешения SVP.

Род *Napilaspis* Mark-Kurik et Janvier, 1995

Napilaspis: Mark-Kurik, Janvier, 1995, p. 457.

Типовой вид – *Napilaspis apheles* Mark-Kurik et Janvier, 1995.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье [Mark-Kurik, Janvier, 1995]). Такой же, как для типового вида.

Видовой состав. Род монотипический.

Распространение. Архипелаг Северная Земля, Россия; прагиен, нижний девон.

Napilaspis apheles Mark-Kurik et Janvier, 1995

Рис. 31

Napilaspis apheles: Mark-Kurik, Janvier, 1995, p. 457–458, fig. 8B, 9–10.

Голотип – GI, Pi 1281, неполный головной щит с дорсальной стороны; местонахождение на р. Подъемная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; слой 3, обнажение 54, нижняя часть спокойнинской свиты, прагиен, нижний девон. Fig. 8B [Mark-Kurik, Janvier, 1995].

Материал. В коллекции Палеонтологического института не представлен. Голотип хранится в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье [Mark-Kurik, Janvier, 1995, p. 457]). Очень мелкий представитель бенневиаспидид, лишенный корнуальных отростков, у которого высота головного щита увеличивается кзади.

Распространение. Типовое местонахождение.

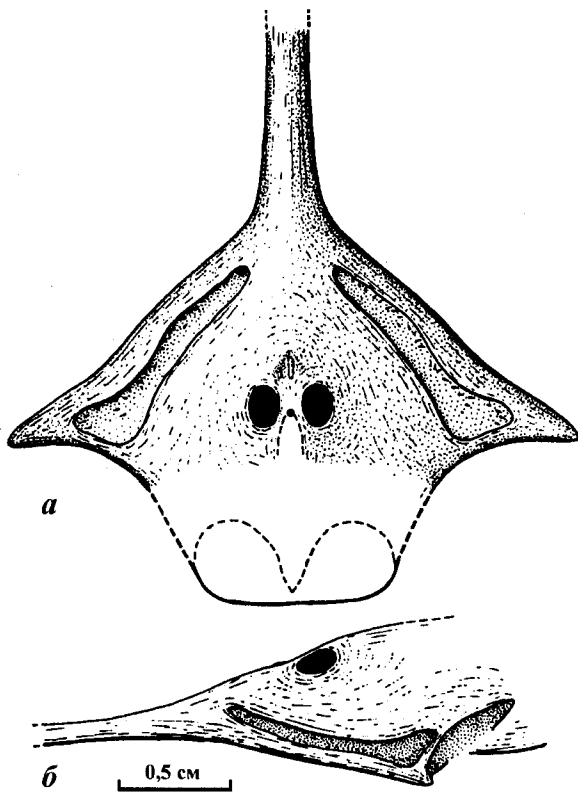


Рис. 32. Реконструкция щита *Severaspis rostralis* Mark-Kurik et Janvier: а – вид сверху; б – вид сбоку [Mark-Kurik, Janvier, 1995]

Род *Severaspis* Mark-Kurik et Janvier, 1995

Severaspis: Mark-Kurik, Janvier, 1995, p. 458.

Типовой вид – *Severaspis rostralis* Mark-Kurik et Janvier, 1995.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье [Mark-Kurik, Janvier, 1995]). Такой же, как для типового вида.

Видовой состав. Род монотипический.

Распространение. Архипелаг Северная Земля, Россия; прагиен, нижний девон.

Severaspis rostralis Mark-Kurik et Janvier, 1995

Рис. 32

Severaspis rostralis: Mark-Kurik, Janvier, 1995, p. 458–459, fig. 8C, D, 11–12.

Голотип – GI, Pi 1278, неполный головной щит с дорсальной стороны; местонахождение на р. Подъемная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; слой 3, обнажение 54, нижняя часть спокойнинской свиты, прагиен, нижний девон. Fig. 8C [Mark-Kurik, Janvier, 1995].

Материал. В коллекции Палеонтологического института не представлен. Голотип хранится в Институте геологии Таллинского технического университета в Эстонии.

Диагноз (по Марк-Курик и Жанвье [Mark-Kurik, Janvier, 1995, p. 459]). Очень мелкий представитель

бенневиаспидид с длинным роstralным отростком головного щита и короткими корнуальными отростками, на которые заходят задние части латеральных полей. Орбиты расположены на середине расстояния между основанием роstralного отростка и задней вентральной границей щита.

Распространение. Типовое местонахождение.

Подотряд *Scolenaspidoidei*

Диагноз. Инфраорбитальная линия сенсорной системы (ifc) огibaet латерально орбиты и расходуется от медиальной оси тела к латеральным полям. Первая пара каналов, подходящих к латеральным полям (sel_1), дихотомически ветвится на половине пути от орбиты к латеральному полю. Пинеальная пластинка обычно имеется. Головотуловищный щит консолидированный, выпуклый дорсально и уплощенный вентрально. Рога утолщенные, обычно неширокие. Дорсомедиальный гребень хорошо развит. Гипофизная часть назогипофизного отверстия обычно превышает по величине назальную. Латеральные поля не заходят на поверхность интерзональной составляющей щита, несколько расширены спереди и сзади. Оралобранхиальная камера олигобранхиатного типа строения. Поверхность щита покрыта бугорками.

Состав. *Scolenaspidae* Afanassieva, 1991, *Zenaspidae* Stensiö, 1958.

Распространение. Европа (Норвегия, Великобритания, Украина); нижний девон.

Семейство *Scolenaspidae* Afanassieva, 1991

Типовой род – *Scolenaspis* Jarvik, 1954.

Диагноз. Остеостраки мелких – средних размеров. Головотуловищный щит умеренной длины (C/A – 2–3), широкий (S/A – около 6). Рога различной длины, узкие. Дорсомедиальный гребень обычно высокий, иногда имеет вид шипа. Пинеальная пластинка обычно хорошо развита. Гипофизная часть назогипофизного отверстия равна по величине назальной части или слегка превышает ее. Дорсальное поле обычно небольших размеров (S/Sd – около 9).

Состав. *Scolenaspis* Jarvik, 1954; *Stensiopelta* Denison; 1951, *Zychaspis* Janvier, 1985; *Machairaspis* Janvier, 1985; *Heraspis* Afanassieva, 1991; а также, возможно, “*Cephalaspis*” *verruculosa* Wängsjö, 1952 и “*Cephalaspis*” *aarhusi* Wängsjö, 1952.

Замечания. “*C.*” *verruculosa* и “*C.*” *aarhusi* включены здесь в состав семейства, поскольку для них характерны указанные в диагнозе признаки. Название рода поставлено в кавычки, поскольку эти виды резко отличаются от других видов рода *Cephalaspis* (и других цефаласпид) таксономически весомыми признаками (резко выпуклая дорсальная сторона щита, наличие развитого дорсомедиального гребня и другими) и, возможно, представляют собой

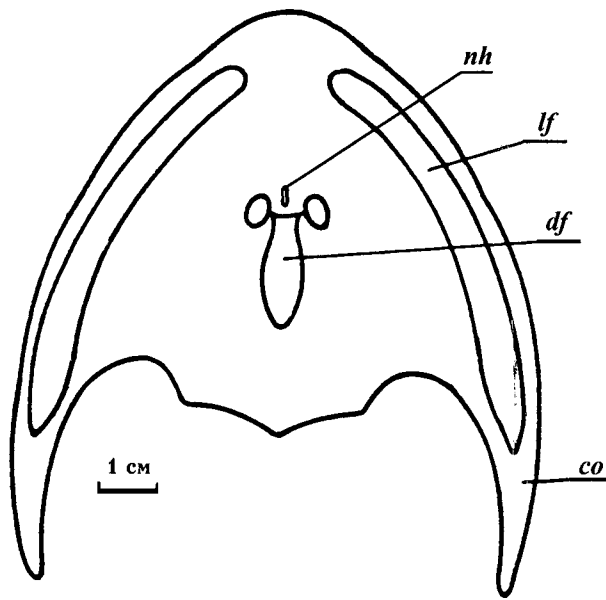


Рис. 33. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Zychaspis siemiradzki* Janvier [Афанасьева, 1991]

самостоятельные роды, принадлежащие к семейству Scolenaspidae.

Род *Zychaspis* Janvier, 1985

Zychaspis: Janvier, 1985a, p. 315–316; Афанасьева, 1991, с. 96–97.

Типовой вид – *Zychaspis siemiradzki* Janvier, 1985.

Диагноз. Остеоотраки средних размеров: длина головуловищного щита – около 7 см. Ширина щита несколько превышает его длину. Передняя часть щита образует небольшой ростральный выступ. Рога длинные и узкие. Интерзональная составляющая короткая и узкая. Имеется низкий дорсомедиальный гребень. Гипофизная часть назогипофизного отверстия равна по величине назальной части или немного больше ее. Орбиты малого размера. Пинеальная пластинка очень узкая. Дорсальное поле узкое. Латеральные поля длинные, узкие, заходят в проксимальные части рогов, не образуют медиальных выступов. Поверхность щита покрыта мелкими бугорками. Среди них, в центральной и интерзональной частях щита, размещены более крупные и редкие бугорки.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечание. Мы не включаем в состав рода *Z. elegans* (Balabai, 1962) и ? *Z. djurinensis* (Balabai, 1962), включенных в него Ф. Жанвье [Janvier, 1985a], до изучения дополнительного материала (коллекция остеотраков Государственного природоохранного музея, Львов).

Распространение. Подолия, Украина; лохков, нижний девон.

Zychaspis siemiradzki: Janvier, 1985a, p. 316–317, fig. 5, 6; Афанасьева, 1991, с. 97–98, рис. 16а, табл. XX.

Голотип – ВМ(НН), Р. 17714, дорсальная сторона щита; с. Хомяковка или с. Белый Поток, Подолия, Украина; “Олд Ред”, возможно, иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Fig. 2, 3 [Janvier, 1985a].

Материал. Фрагменты отпечатков дорсальной стороны щита ПИН, № 3592/98, LIG (ЛитНИГРИ), № 5-597, № 5-716; окрестности сел Хомяковка (или Белый Поток), Городница, Устечко, Червоноград, Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии и, возможно, иваневский горизонт, лохков, нижний девон. При составлении диагноза использованы данные по голотипу [Janvier, 1985a].

Диагноз. Длина головуловищного щита составляет около 7 см, ширина около 9 см. Щит умеренной ширины ($L/A = 3,7$; $S/A = 4,4$). Длина щита уступает его ширине ($L/S = 0,76$). Максимальная ширина щита находится на уровне проксимальных частей рогов. Препинеальная часть щита длинная ($V/A = 1,8$), постпинеальная – короткая ($C/A = 1,8$). Ростральная часть щита образует короткий неширокий закругленный выступ. Рога несколько расширены в проксимальных частях, быстро сужаются кзади, изогнуты к медиальной оси тела. Интерзональная составляющая узкая ($Si/A = 1,7$), короткая. Назогипофизное отверстие узкое, расположено на значительном расстоянии от рострального края ($Q/A = 1,6$). Орбиты малого размера ($OI/A = 0,3$; $Os/A = 0,23$; $L/OI = 12,4$), овальные, сближены. Дорсальное поле длинное ($L/Ld = 3,6$; $Ld/A =$ около 1), узкое ($Ld/Sd = 2,9$; $Sd/A = 0,34$). Латеральные поля очень длинные ($G/A = 3,7$) и узкие ($Sl/A = 0,32$), начинаются за ростральным выступом, кзади заходят в проксимальные части рогов. На поверхности щита размещены многочисленные мелкие бугорки, несколько удлиненные в интерзональной части. Между ними расположены редкие относительно крупные бугорки. На ростральном выступе, на рогах, вдоль боковых краев щита присутствуют только мелкие, тесно расположенные бугорки.

Распространение. Окрестности сел Хомяковка (или Белый Поток), Городница, Устечко, Червоноград, Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии и, возможно, иваневский горизонт, лохков, нижний девон.

Род *Heraspis* Afanassieva, 1991

Cephalaspis: Zych, 1937, p. 62–94; Janvier, 1985b, p. 133.

“*Cephalaspis*”: Janvier, 1985a, p. 331.

Heraspis: Афанасьева, 1991, с. 92–93.

Типовой вид – *Cephalaspis kozlowski* Zych, 1937.

Диагноз. Остеоотраки средних размеров: длина головуловищного щита около 10 см. Ширина

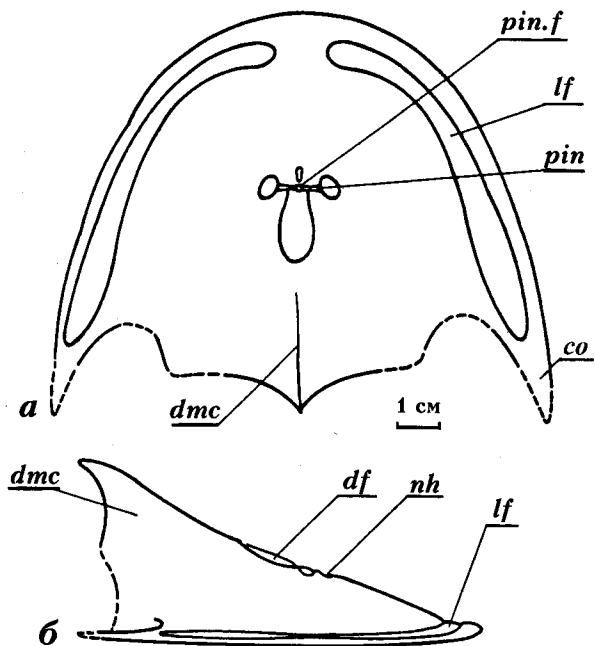


Рис. 34. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Heraspis kozlowskii* (Zych) [Афанасьева, 1991]

щита превышает его длину. Ростральный край закруглен. Рога умеренной длины, достигают уровня заднего конца интерзональной части щита или слегка заходят за него. Интерзональная составляющая хорошо выражена, несет полого поднимающийся, заостренный кзади дорсомедиальный гребень. Орбиты малого размера. Пинеальная пластинка очень узкая. Дорсальное поле относительно узкое. Латеральные поля очень длинные, расширяются кзади, не образуя медиальных выступов, заходят в проксимальные части рогов. Поверхность щита покрыта относительно мелкими невысокими бугорками. Каждый бугорок размещен в центре полигональной ячейки, образованной бороздками, проходящими между бугорками.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Подолия, Украина; лохков, нижний девон.

Heraspis kozlowskii (Zych, 1937)

Рис. 34; табл. XIII, фиг. 1–4

Cephalaspis kozlowskii: Zych, 1937, p. 62–94, pl. 1–4; Janvier, 1985b, p. 133.

"*Cephalaspis*" *kozlowskii*: Janvier, 1985a, p. 331.

Heraspis kozlowskii: Афанасьева, 1991, с. 93–96, рис. 15, табл. XVIII, XIX.

Голотип – NHRM, С. 131, головотуловищный щит; с. Залещики, Подолия, Украина; иваневский горизонт или днестровская серия, лохков, нижний девон. Pl. I, II [Zych, 1937].

Материал. Отпечатки дорсальной стороны щита, ПИН, № 3592/103, 104; ядро с дорсальной сто-

роны с противоотпечатком (неполное), LIG (ЛитНИГРИ), № 5-718а, б; часть ядра с дорсальной стороны, LIG (ЛитНИГРИ), № 5-719; отпечаток рога и части интерзональной составляющей с фрагментами экзо- и эндоскелета, ПИН, № 3592/105; с. Устечко, Подолия, Украина; днестровская серия, лохков, нижний девон. При составлении диагноза и описания использованы фотографии и данные по голотипу [Zych, 1937].

Диагноз (второе значение в интервале величин приведено для голотипа, описанного В. Зыхом: [Zych, 1937]). Длина щита около 10 см, ширина – около 13 см. Головотуловищный щит довольно широкий ($L/S - 0,75$; $S/A - 7,2-7,5$). Максимальная ширина щита находится на уровне задних концов рогов. Препинеальная часть щита – очень длинная ($V/A - 2,4-2,8$), постпинеальная – средней длины ($C/A - 2,9$). Ростральный край широко закруглен. Рога умеренной длины и ширины, сужаются постепенно, направлены латерокаудально, почти не загибаются к срединной оси тела. Интерзональная составляющая сравнительно широкая ($Si/A - 3,7$). Дорсомедиальный гребень длинный с широким основанием и острым верхним краем, начинается позади дорсального поля, набирает высоту постепенно. Сзади оканчивается направленным каудально заострением. Назогипофизное отверстие бобовидное, иногда с чуть расширенной гипофизной частью, сильно удалено от рострального края щита ($Q/A - 2,2-2,4$). Орбиты овальные, очень малого размера ($Oi/A - 0,31-0,37$; $Os/A - 0,25$), широко расставлены ($Omin/A - 0,55$). Пинеальная пластинка очень узкая, возможно, разделена на две части крупным пинеальным отверстием. Дорсальное поле небольшое ($L/Ld - 5,8$; $Ld/A - 0,94-0,97$), относительно узкое ($Ld/Sd - 2$), овальное с зауженным передним концом. Латеральные поля очень длинные ($G/A - 4,9$), спереди сильно продвинуты в ростральную часть щита, сзади в проксимальные части рогов. Они постепенно расширяются кзади, не образуя медиальных выступов. Поверхность дорсальной стороны щита покрыта мелкими, низкими, округлыми бугорками. Бугорки разделены узкими бороздками, образующими полигональные ячейки.

Распространение. По данным В. Зыха [Zych, 1937], материал по типовому виду известен из местонахождений Залещики (голотип и фрагменты дорсального щита Ср. 92) и Ворволинцы (фрагмент рога Ср. 2), Подолия, Украина. В разрезе местонахождения Залещики представлены отложения иваневского горизонта и днестровской серии, местонахождение Ворволинцы отнесено к иваневскому горизонту [Бровков, 1954; Нарбутас, 1984], лохков, нижний девон. По данным М. Бель-Иля и Ф. Жанвье [Belles-Isles, Janvier, 1984], этот вид известен также из верхней части чортковского горизонта.

Род *Stensiopelta* Denison, 1951

Cephalaspis: Denison, 1951a, p. 87–90 (pars); Wängsjö, 1952, p. 243–252 (pars).

Stensiopelta: Denison, 1951a, p. 159, 191; Обручев, 1964, с. 103; Janvier, 1985a, p. 318, Афанасьева, 1991, с. 98–99.

Типовой вид – *Cephalaspis woodwardi* Stensiö, 1932.

Диагноз. Остеостраки мелких – средних размеров: длина головотуловищного щита 4–7 см. Ширина щита значительно превышает его длину. Передний край образует ростральный угол или небольшую ростральную лопасть. Рога очень длинные, расходятся далеко в стороны. Интерзональная составляющая длинная и узкая, несет короткий и низкий дорсомедиальный выступ. Орбиты средней величины. Пинеальная пластинка узкая. Дорсальное поле узкое. Латеральные поля длинные, неширокие, заходят в проксимальные части рогов. На поверхности щита расположены группы разновысотных бугорков так, что каждый крупный бугорок окружен более мелкими.

Видовой состав. *S. woodwardi* (Stensiö, 1932), *S. pustulata* Janvier, 1985.

Распространение. Подолия, Украина; Великобритания; лохков, нижний девон.

Stensiopelta pustulata Janvier, 1985

Рис. 35; табл. XIV, фиг. 1–4

Stensiopelta pustulata: Janvier, 1985a, p. 318–322, fig. 8–11; Афанасьева, 1991, с. 99–101, Рис. 16б; табл. XXI.

Голотип – BM(NH), P. 17703-4, ядро и противотпечаток дорсальной стороны щита; с. Устечко, Подолия, Украина; “Олд Ред” I, днестровская серия, лохков, нижний девон. Fig. 8–11 [Janvier, 1985a].

Материал. Ядра и отпечатки дорсальной стороны щита различной степени сохранности, ПИН, № 3592/101, 102а, б; LIG (ЛитНИГРИ), № 5-600, 706, 707, 708, 710, 715; дорсальный щит с фрагментами чешуй туловища, LIG (ЛитНИГРИ), № 5-636а, б; вентральный щит LIG (ЛитНИГРИ), № 5-709; окрестности сел Устечко, Иване-Золотое, Городница, Червоноград, Бураковка, Белый Поток, Подолия, Украина; устечковская свита, днестровская серия, лохков, нижний девон. При составлении диагноза также использованы фотографии и рисунки экземпляров этого вида из коллекции Британского музея естественной истории [Stensiö, 1932; Janvier, 1985a].

Диагноз. *Stensiopelta* относительно крупных размеров: длина щита около 6 см, ширина – около 12 см. Головотуловищный щит очень широкий за счет расходящихся латерокаудально рогов (L/S – около 0,5; S/A – около 9). Максимальная ширина щита находится на уровне концов рогов. Препинеальная и постпинеальная части щита умеренной длины (B/A – 1,7; C/A – 2,7). Ростральный край щита закруглен и образует небольшую ростральную лопасть. Рога очень длинные (M/A – 2), средней ширины, сужаются постепенно, направлены латерокаудально, почти не загибаются к срединной оси тела, не имеют зубчиков по внутреннему краю.

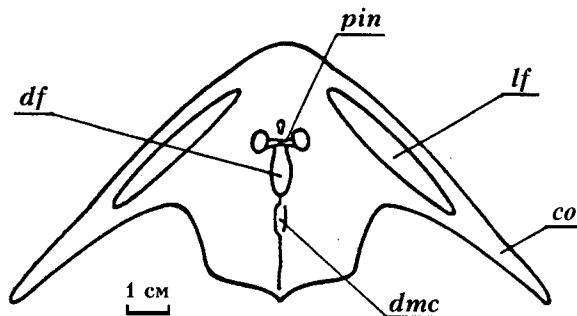


Рис. 35. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Stensiopelta pustulata* Janvier [Афанасьева, 1991]

Интерзональная составляющая узкая (Si/A – около 2,5), очень длинная, постепенно сужающаяся кзади. Дорсомедиальный выступ с узким основанием, короткий, низкий, начинается на незначительном расстоянии позади дорсального поля. Назогипофизное отверстие бобовидное, иногда с чуть расширенной гипофизной частью, находится на небольшом расстоянии от рострального края (Q/A – около 1). Орбиты овальные, средней величины ($O1/A$ – 0,45; $O2/A$ – 0,36), расставлены нешироко ($Omin/A$ – 0,4). Пинеальная пластинка узкая. Дорсальное поле довольно длинное (Ld/A – около 1), узкое (Ld/Sd – 2,5), с выпуклым задним краем. Латеральные поля длинные (G/A – 3,6), неширокие (Sl/A – 0,4), неравномерной ширины, в задней части не образуют расширения. Поверхность дорсального щита покрыта бугорками, расположенными группами. Полигональные поля выражены. На каждом поле размещен крупный бугорок, окруженный мелкими. Все бугорки с округлой вершиной. Вдоль боковых краев дорсальной стороны щита, на рогах, на вентральной стороне щита крупные бугорки отсутствуют.

Замечания. Описываемый вид установлен Ф. Жанвье для формы, обнаруженной в Подолии [Janvier, 1985a]. В отличие от материала хорошей сохранности, исследованного этим автором, материал, изученный нами, имеет различную степень сохранности, так что детали строения, указанные как характерные, не всегда представлены. Сравнения промеров, сделанных нами по разработанной системе параметров, показали некоторое отличие имеющегося у нас материала как от *S. pustulata*, так и от *S. woodwardi*, причем от последнего в большей степени. На основании того, что все исследованные нами экземпляры были сравнительно крупные, ни один из них не имел следов зубчиков на внутреннем крае рогов или укороченную интерзональную составляющую (как у *S. woodwardi*), мы отнесли исследованные экземпляры к виду *S. pustulata*. Следует отметить, что *S. woodwardi* и *S. pustulata* крайне сходны по многим пропорциям щита и, как отметил Ф. Жанвье [Janvier, 1985a], очень близки друг к другу. Кроме того, необходимо учесть, что вид *S. woodwardi* известен лишь по двум экземплярам (один из которых неполный).

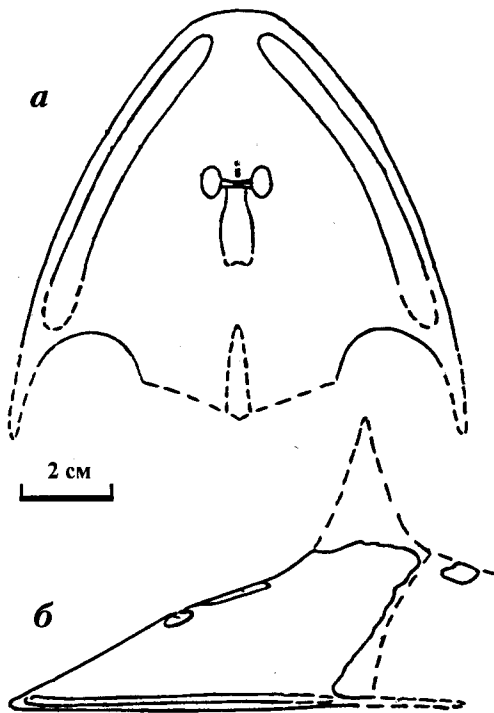


Рис. 36. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита "*Cephalaspis*" *microlepidota* Balabai, а – вид сверху; б – вид сбоку [Афанасьева, Войчишин, 1991]

Распространение. Окрестности сел Устечко, Иване-Золотое, Городница, Червоноград, Бураковка, Белый Поток, Подолия, Украина; устечковская свита, днестровская серия, лохков, нижний девон.

Incertae genus

"*Cephalaspis*" *microlepidota* Balabai, 1962

Рис. 36; табл. XIV, фиг. 5

Cephalaspis mikrolepidota: Балабай, 1962, с. 6.

Cephalaspis mikrolepidota: Балабай, 1962, с. 6, 8, рис. 8.

Scolenaspis mikrolepidota: Janvier, 1985а, р. 327.

"*Cephalaspis*" *microlepidota*: Афанасьева, Войчишин, 1991, с. 69–71, рис. 3.

Лектотип – ГПМ, № 25564, ядро головотуловищного щита с дорсальной стороны (без правого рога); с. Городница, Городенковский р-н (Подолия), Ивано-Франковская область, Украина; иваневский горизонт или устечковская свита днестровской серии, лохков, нижний девон. Табл. IX, фиг. 3, 4 [Афанасьева, Войчишин, 1991].

Материал. Лектотип.

Диагноз. Длина головотуловищного щита составляет около 8 см, ширина – около 10 см. Щит длинный ($L/S = 0,8$; $S/A =$ около 6,5), его форма приближается к треугольной. Максимальная ширина щита находится на уровне дистальных частей рогов. Препинеальная часть щита длинная ($B/A =$

2,2), постпинеальная – средней длины ($C/A =$ около 3). Передняя часть щита образует слабо выраженную широкую рогральную долю. Рога уплощенные, в проксимальной части широкие, кзади резко сужаются. Интерзональная составляющая щита относительно узкая ($Si/A = 2,5$), несет хорошо развитый дорсомедиальный гребень, который начинается сразу за дорсальным полем. Назогипофизная ямка небольшая, удалена от рогрального края на значительное расстояние ($Q/A =$ около 2). Назальный отдел назогипофизного отверстия узкий, очертания гипофизного отдела неизвестны. Орбиты овальные, относительно малого размера ($Oi/A = 0,38$; $Os/A = 0,28$; $L/Oi = 14$). Пинеальная пластинка развитая, узкая. Дорсальное поле умеренной длины ($L/Ld = 5,5$), узкое ($Ld/Sd = 2,4$), спереди сужено, в задней части, вероятно, образует два симметричных выступа. Латеральные поля длинные ($G/A > 3$) и узкие ($Sl/A =$ около 0,3), спереди закруглены и продвинуты в рогральную часть щита, кзади слегка расширены; очертания их заднего края неизвестны. В экзоскелете в среднем слое хорошо развиты мелкие разноразмерные полигональные поля неправильной формы (диаметром около 0,05–0,25 см).

Замечания. У лектотипа часть гребня не сохранилась, строение оставшейся части дает возможность предполагать наличие развитого дорсомедиального шипа. Таким образом, "*C.*" *microlepidota* сходен с представителями рода *Machairaspis* Janvier, 1985 размерами щита, формой рогов и латеральных полей, величиной орбит и, вероятно, сильно развитым спинным гребнем (возможно, шипом). Отсутствие сохранившегося дорсального шипа у лектотипа не позволяет, с нашей точки зрения [Афанасьева, Войчишин, 1991], включить "*C.*" *microlepidota* в состав рода *Machairaspis*.

Распространение. Типовое местонахождение.

Семейство Zenaspidae Stensiö, 1958

Типовой род – *Zenaspis* Lankester, 1870.

Диагноз. Остеостраки средних – крупных размеров. Головотуловищный щит умеренной длины ($C/A =$ около 2), относительно широкий ($S/A = 4–5$). Рога различной длины, обычно узкие. Дорсомедиальный гребень умеренной высоты, пологий. Пинеальная пластинка слабо развита или отсутствует. Гипофизная часть назогипофизного отверстия обычно значительно превышает по величине его назальную часть. Дорсальное поле обычно больших размеров ($S/Sd =$ около 6).

Состав. *Zenaspis* Lankester, 1870; *Diademaspis* Janvier, 1985. Возможно, к этому же семейству принадлежит род *Tegaspis* Wängsjö, 1952 (см. Замечание).

Замечание. *Tegaspis* отличается от других родов данного семейства малыми размерами гипофизной части назогипофизного отверстия.

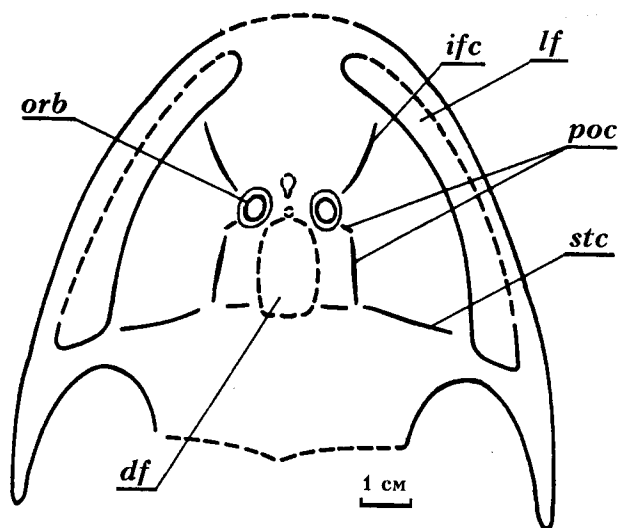


Рис. 37. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Diademaspis stensioei* Afanassieva [Афанасьева, 1989]

Род *Diademaspis* Janvier, 1985

Diademaspis: Janvier, 1985a, p. 325; 1985b, p. 183; Афанасьева, 1991, с. 101–102.

Типовой вид – *Diademaspis poplinae* Janvier, 1985.

Диагноз. Остеостраки средних – крупных размеров: длина головотуловищного щита – до 25 см. Ширина щита близка к его длине или превышает ее. Ростральный край обычно закруглен. Рога хорошо развиты, различной длины, утолщены. Интерзональная составляющая сужается кзади, несет относительно высокий, заостренный кзади дорсомедиальный гребень. Гипофизная часть назогипофизного отверстия значительно превышает по величине назальную (данные по назогипофизному отверстию приведены по Ф. Жанвье [Janvier, 1985a, b]). Орбиты окружены циркуморбитальным валиком. Пинеальная пластинка очень слабо развита или отсутствует. Дорсальное поле широкое. Латеральные поля длинные, заходят в проксимальные части рогов, образуют небольшой заднемедиальный выступ, обычно приближены к краям щита. На поверхности щита расположены группы разноразмерных бугорков с округлой вершиной.

Видовой состав. *D. poplinae* Janvier, 1985, *D. jarviki* Wängsjö, 1952; *D. stensioei* Afanassieva, 1991.

Замечание. В 1985 г. Ф. Жанвье выделил род *Diademaspis*, включив в него *D. poplinae* Janvier, 1985, *D. jarviki* (= *Cephalaspis jarviki* Wängsjö, 1952) и ряд форм, определяемых им как *Diademaspis* sp. [Janvier, 1985b]. Однако диагноз рода, предложенный этим автором [Janvier, 1985b, p. 183], основан по существу только на признаках типового вида – *D. poplinae*, т. е. он не отвечает значительно более разнообразной морфологии видов, объединенных Ф. Жанвье внутри рода. В связи с этим, нами дан дополненный и уточненный диагноз рода *Diademaspis* [Афанасьева, 1991].

Распространение. Подолия, Украина; Шпицберген, Норвегия; лохков, нижний девон.

Diademaspis stensioei Afanassieva, 1989

Рис. 37; табл. XV, фиг. 1–2

Diademaspis stensioei: Афанасьева, 1989, с. 56–58, рис. 2–3; 1991, с. 102–104, рис. 17; табл. XXII.

Голотип – ПИН, № 3592/95, часть отпечатка дорсальной стороны щита (правая сторона) с фрагментами экзо- и эндоскелета; с. Устечко, Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии, верхний лохков, нижний девон. Рис. 2–3 [Афанасьева, 1989].

Материал. Кроме голотипа, часть отпечатка дорсальной стороны щита с фрагментами эндоскелета ПИН, № 3592/96; с. Устечко, Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии, верхний лохков, нижний девон.

Диагноз. *Diademaspis* средних размеров: длина щита около 9 см, ширина – около 11 см. Ширина головотуловищного щита несколько превышает его длину ($L/S = 0,8$). Максимальная ширина щита находится на уровне половины длины рогов. Рога относительно длинные, узкие, довольно массивные (толстые), овальные в сечении. Рога направлены каудально, в дистальных частях несколько изогнуты к медиальной оси тела. Интерзональная составляющая средней ширины ($Si/A = \text{около } 2,4$). Орбиты овальные, малого размера ($Oi/A = \text{около } 0,3$; $Os/A = \text{около } 0,2$), окружены широким циркуморбитальным валиком. Латеральные поля длинные, слегка заходят в проксимальные части рогов, образуют небольшой заднемедиальный угол, сравнительно далеко отодвинуты от края щита (по крайней мере, в своей задней части). На поверхности щита размещены группы относительно крупных бугорков, между которыми располагаются мелкие бугорки. На интерзональной составляющей и на рогах бугорки имеют удлинненную форму. Циркуморбитальный валик покрыт очень мелкими бугорками.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Tegaspis* Wängsjö, 1952

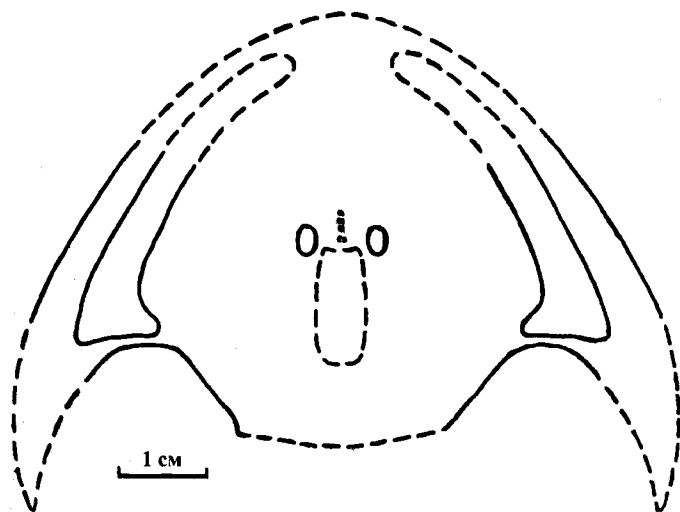
Cephalaspis: Stensjö, 1927, p. 278–279 (pars).

Tegaspis: Wängsjö, 1952, p. 437–438; Belles-Isles, Janvier, 1984, p. 202; Janvier, 1985b, p. 130; Афанасьева, 1991, с. 104–105.

Типовой вид – *Tegaspis kolleri* Stensjö, 1927.

Диагноз. Остеостраки средних – крупных размеров: длина головотуловищного щита 9–15 см. Ширина щита значительно превышает его длину. Ростральный край обычно образует широкий ростральный угол. Рога хорошо развиты, длинные, уплощенные. Интерзональная составляющая резко сужается кзади, несет низкий дорсомедиальный гребень. Назогипофизное отверстие узкое, его гипофизная часть приблизительно равна по величине назальной части. Имеется циркуморбитальный ва-

Рис. 38. Схематическая реконструкция дорсальной стороны щита *Tegaspis waengsjoei* Belles-Isles et Janvier. По [Belles-Isles, Janvier, 1984]



лик. Пинеальная пластинка не развита. Дорсальное поле неширокое. Латеральные поля длинные, не заходят на поверхность рогов, образуют заднемедиальную лопасть, далеко удалены от края щита. На поверхности щита расположены низкие, обычно удлиненные продольно бугорки.

Видовой состав. *T. kollerii* (Stensiö, 1927); *T. waengsjoei* Belles-Isles et Janvier, 1984; а также, возможно, *T. pedata* (Wängsjö, 1952).

Распространение. Подолия, Украина; Шпицберген, Норвегия; лохков, нижний девон.

Tegaspis waengsjoei Belles-Isles et Janvier, 1984

Рис. 38

Tegaspis waengsjoei: Belles-Isles, Janvier, 1984, p. 202–205, pl. 27: 3a, b; fig. 3, 4; Афанасьева, 1991, с. 105.

Голотип – NHRM, No C1a, b; с. Застиньчье, Подолия, Украина; горизонт не определен, песчаники Babin (“Олд Ред”), жедин, нижний девон. Pl. 27: 3a, b; fig. 3, 4 [Belles-Isles, Janvier, 1984].

Материал. В коллекциях Палеонтологического института не представлен. При составлении диагноза использованы данные по голотипу по работе Бель-Иля и Жанвье [Belles-Isles, Janvier, 1984].

Диагноз. *Tegaspis* средних размеров: длина щита – 9,4 см, ширина – около 14 см. Головотуловищный щит умеренной ширины (L/S – 0,63; S/A – около 5,4). Максимальная ширина находится на уровне половины длины рогов. Препинеальная часть щита длинная (B/A – около 1,8), постпинеальная – короткая (C/A – около 1,6). Роstralный край щита известен лишь предположительно, по-видимому, образует широкий роstralный угол. Дистальные части рогов не сохранились, проксимальные части рогов широкие и утолщенные. Интерзональная составляющая узкая (Si/A – около 1,7; S/Si – 3,3). Назогипофизная ямка короткая. Орбиты овальные, малого размера (Ol/A – около 0,3; Os/A – около 0,2; L/Ol – 12,5), находятся на умеренном расстоянии друг от друга (Q/A – около 0,4). Размеры и форма дорсального по-

ля известны лишь предположительно. По-видимому, поле длинное и узкое (L/Ld – около 3,4; Ld/Sd – около 2,3). Латеральные поля длинные (G/A – около 3), расширяются кзади, образуют хорошо выраженную заднемедиальную лопасть, расположены относительно близко к краям щита (особенно спереди). На поверхности щита расположены группы удлиненных бугорков. Бугорки более крупные в центральной части щита и более мелкие и тесно расположенные на его краевых частях.

Распространение. Типовое местонахождение.

Incertae sedis

Род *Pemoraspis* Obruchev, 1961

Pemoraspis: Обручев, 1961, с. 561; 1964, с. 105; Afanassieva, Janvier, 1985, p. 493–506, Афанасьева, 1991, с. 106.

Типовой вид – *Pemoraspis kirinskayae* Obruchev, 1961.

Диагноз. Остеостраки, по-видимому, мелких размеров: длина головного щита около 3 см (см. Замечания). Ширина щита намного превышает его длину. Роstralный край широко закруглен. Заднебоковые углы щита выражены слабо или отсутствуют. Небольшие рога, возможно, имелись. Интерзональная составляющая несет невысокий дорсомедиальный гребень. Назогипофизное отверстие круглое. Орбиты широко расставленные. Пинеальная пластинка в виде тессеры. Дорсальное и латеральные поля небольшие, овальные, латеральные поля расположены на уровне дорсального поля. Щит покрыт крупными полигональными пластинками (тессерами), дорсальное и латеральные поля – более мелкими пластинками. На поверхности тессер размещены относительно крупные, иногда разветвляющиеся гребни, образующие пучки. На поверхности туловищных чешуй имеются тонкие продольные бугорки (ребрышки).

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Хакасия, Россия; живет, эмс (данные из "Решений..." [Решения..., 1982]), девон.

Замечания. В коллекции Палеонтологического института имеется образец № 1642/2, представляющий собой заднюю часть ядра с дорсальной стороны и часть туловищного отдела остеоострака, очень сходного с *I. kirkinskayae* характером ornamentации, но значительно превосходящего его по абсолютным размерам. Чрезвычайное сходство орнамента, формы тессер и чешуй наводят на мысль о возможной принадлежности этого фрагмента крупному дефинитивному экземпляру того же вида (*I. kirkinskayae*). Однако до появления дополнительных материалов вопрос о таксономической принадлежности этого экземпляра мы оставляем открытым.

Pemoraspis kirkinskayae Obruchev, 1961

Табл. XV, фиг. 3–5

Pemoraspis kirkinskayae: Обручев, 1961, с. 561, 1964, табл. II, фиг. 1; Afanassieva, Janvier, 1985, p. 501–504, fig. 5–7; Jan-vier, 1985b, p. 133, Афанасьева, 1991, с. 106–108, табл. XXIII.

Голотип – ПИН, № 1642/1, отпечаток дорсальной стороны щита и части туловищного отдела с фрагментами экзоскелета; Чазы-Койза, Южно-Минусинская впадина, Хакасия, Россия; илеморовская свита, живет, средний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Остеострак мелких размеров. Длина головотуловищного щита около 3 см, ширина – около 5 см. Щит широкий ($L/S = 0,58$; $S/A = 6,6$; $H/A = 4,6$). Максимальная ширина щита находится на уровне его заднего края. Препинеальная часть щита относительно длинная ($B/A =$ около 1,7), постпинеальная – короткая ($C/A =$ около 2,3). Ростральный край щита очень широкий. Боковые части щита хорошо развиты и, по-видимому, в своих заднебоковых отделах оканчиваются небольшими рогами, направленными латерокаудально. Интерзональная составляющая широкая и очень короткая, несет низкий дорсомедиальный гребень. Назогипофизное отверстие круглое, находится на значительном расстоянии от края щита ($Q/A =$ около 1,3). Орбиты овальные, относительно крупные ($OI/A = 0,42$; $Os/A = 0,35$; $L/OI = 9,1$), очень широко расставлены ($Omin/A = 1,3$). Между орбитами имеются несколько полигональных пластин. Пинеальное отверстие находится на небольшой срединной тессере, отделенной от орбит другими тессерами. Дорсальное поле небольшое ($L/Ld = 4,4$; $Ld/A = 0,87$; $Ld/Sd = 1,6$), овальное. Латеральные поля короткие ($G/A = 1,3$), умеренной ширины ($Sl/A = 0,5$), овальные. На поверхности щита хорошо различимы крупные пяти-шестиугольные тессеры. По ним проходят направленные в одну сторону (чаще продольно) гребни, многие из которых ветвятся. Дорсальное и латеральные поля покрыты мелкими пластинками, орнаментированными короткими гре-

бешками. Туловищные чешуи относительно широкие, орнаментированы очень узкими продольными ветвящимися гребешками. Переход между тессерами щита и туловищными чешуями – постепенный, однако он довольно четко определяется сменой типа орнамента (на тессерах – пучки гребней, на чешуях – узкие продольные гребешки).

Распространение. Чазы-Койза, Хакасия, Россия; илеморовская свита, живет, средний девон. По данным из "Решений..." [Решения..., 1982], известен из согархайнской свиты, эмс.

Род *Ungulaspis* Afanassieva et Karatajütè-Talimaa, 1998

Ungulaspis: Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998, с. 62–63.

Типовой вид – *Ungulaspis arctoa* Afanassieva et Karatajütè-Talimaa, 1998.

Диагноз. Остеостраки крупных размеров: длина головотуловищного щита около 11 см. Ширина щита превышает его длину. Ростральный край закруглен. Орбиты относительно малого размера. Пинеальная пластинка, вероятно, в виде бороздки. Гипофизная часть назогипофизного отверстия слегка превышает по величине назальную. Дорсальное и латеральные поля хорошо развиты, длинные. Имеется хорошо развитый дорсомедиальный гребень. Поверхность головотуловищного щита покрыта мелкими округлыми бугорками, иногда сливающимися друг с другом, поверхность туловищных чешуй – удлинёнными гребешками. Развиты плавники, покрытые мелкими чешуями.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Архипелаг Северная Земля, Россия; прагиен, нижний девон.

Ungulaspis arctoa Afanassieva et Karatajütè-Talimaa, 1998

Табл. I, фиг. 1–2; табл. XVI

Ungulaspis arctoa: Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998, с. 62–63, табл. VI, Afanassieva, 1999, p. 119–123, pl. I, fig. 1–6.

Голотип – ЛIG (ЛитНИГРИ) № 35-670, отпечаток головотуловищного щита с сохранившимся экзоскелетом и фрагментами эндоскелета, с частью туловищных чешуй; слой 12, местонахождение 67, р. Подъемная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля; североземельская свита, прагиен, нижний девон. Табл. VI [Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998].

Материал. Голотип.

Диагноз. Длина головотуловищного щита – около 12 см, ширина, вероятно, – около 15 см (см. Замечание). Препинеальная часть щита средней длины ($B/Ld =$ около 1,4), постпинеальная – короткая ($C/Ld =$ около 1,8). Задний край щита обозначен нечетко. Интерзональная составляющая сужается

кзади, со слабо выраженными заднебоковыми углами. Дорсомедиальный гребень относительно длинный (более 3 см), начинается сразу за дорсальным полем. Назогипофизная ямка треугольная, размещена на значительном расстоянии от края щита (Q/Ld – около 1,3). Назогипофизное отверстие удлиненное, гипофизная его часть четко крупнее назальной части. Орбиты овальные, относительно малого размера (длина – 8 мм, ширина – 6 мм, L/Ol – около 14). Независимая пинеальная пластинка не обнаружена, между орбитами имеется узкая бороздка. Дорсальное поле длинное и узкое (длина – около 3,5 см; L/Ld – около 3,4; Ld/Sd – около 2,5), вероятно, с выпуклым задним краем. Латеральные поля длинные (длина – не менее 7,5 см; G/Ld – более 2), покрыты крупными тессерами. Количество подходящих к ним каналов, вероятно, составляло 5 пар. Спереди их границы очерчены нечетко, возможно, они сравнительно далеко продвинуты в ростральную часть щита. Сзади поля относительно далеко отодвинуты от края щита, по-видимому, образуют небольшие заднемедиальный и заднелатеральный углы. На поверхности щита, на относительно крупных тессерах (2–3 мм) расположены мелкие округлые бугорки. На интерзональной составляющей бугорки имеют удлиненную форму. Вдоль края щита проходит ряд (возможно, несколько рядов) относительно крупных, блестящих, уплощенных дорсовентрально бугорков (зубчиков). Туловищные сегменты покрыты узкими разветвляющимися валиками. Все три слоя экзоскелета хорошо развиты. Бугорки на поверхности тессер сложены дентином (весь бугорок или его верхняя часть). Некоторые бугорки соединяются в своих верхних частях, образуя “мостики” из следующей генерации дентина. В среднем слое экзоскелета хорошо развиты радиальные каналы.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечание. Из-за сильной поперечной деформации щита известны лишь приблизительные значения ширины щита и дорсального поля. Кроме того, для расчета более точных значений пропорций щита вместо значения A взято значение Ld .

Род *Balticaspis* Lyarskaya, 1981

Balticaspis: Лярская, 1981, с. 437–438, Афанасьева, 1991, с. 108.

Типовой вид – *Balticaspis latvica* Lyarskaya, 1981.

Диагноз. Остеостраки, по-видимому, мелких размеров: ширина головотуловищного щита – около 4 см. Щит широкий, его длина намного уступает ширине. Рога длинные и широкие, вдоль их внутреннего края расположены серповидные пластинки с зубчиками по внутреннему краю рогов. Вентральная сторона щита покрыта полигональными пластинками (тессерами) размером около 1,5 мм. Ротожаберное отверстие округлое, умеренной величины (S/Sor – около 2,3), по его заднему краю проходит ряд крупных, утолщенных тессер. На по-

верхности тессер размещены бугорки и короткие ребрышки.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Латвия; эйфель, средний девон.

Balticaspis latvica Lyarskaya, 1981

Табл. XVII, фиг. 1–2

Balticaspis latvica: Лярская, 1981, с. 438–440, рис. 76–77; Афанасьева, 1991, с. 108–109, табл. XXIV.

Голотип – LDM, № 58-5, отпечаток и противотпечаток вентральной стороны щита (без переднего края); глубина 379,4 м, скважина Талсы-55, Латвия; пярнуский горизонт, эйфель, средний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Остеострак мелких размеров: ширина головотуловищного щита 4,2 см. Щит очень широкий (L/S – гораздо меньше 1). Максимальная ширина щита находится на уровне задних концов рогов. Ростральный край щита, по-видимому, широко закруглен. Боковые части щита хорошо развиты, переходят в длинные и широкие (M – 1,2 см) рога, направленные латерокаудально. Вдоль внутреннего края рогов расположена относительно широкая (0,18 см) серповидная пластинка. По свободному краю пластинки размещены крупные, направленные вперед зубчики (около 18 штук на каждой пластинке). На боковых краях щита и внешней стороне рогов расположены крупные, загнутые назад зубчики. Интерзональная составляющая относительно широкая на уровне основания рогов (Si – более 2 см), резко сужается кзади, ее длина неизвестна. Ротожаберное отверстие относительно некрупное (продольный диаметр около 1,4 см, поперечный диаметр – 1,8 см). На вентральной стороне щита хорошо различимы пяти-шестиугольные тессеры размером до 2 мм. Вдоль заднебоковых краев ротожаберного отверстия расположены относительно крупные, утолщенные пятиугольные тессеры. Поверхность тессер покрыта мелкими высокими бугорками и короткими ребрышками. На поверхности серповидных пластинок имеются длинные тонкие ребрышки.

Распространение. Типовое местонахождение.

Род *Afanassiaspis* Otto et Laurin, 2001

Afanassiaspis: Otto, Laurin, 2001, p. 142.

Типовой вид – *Afanassiaspis porata* Otto et Laurin, 2001.

Диагноз (по Отто и Лорену [Otto, Laurin, 2001]). Как у типового вида.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Tori Põrgu, Эстония; нижний эйфель, средний девон.

Замечание. Род *Afanassiaspis* с типовым видом *A. porata* учрежден по изолированному остатку экзоскелета (тессеры).

“Type 1”: Otto, Laurin, 1999, fig. 1A–D, fig. 3.

Afanassiaspis porata: Otto, Laurin, 2001, p. 142–143.

Голотип – МВ, f. 3785, отдельная тессера; местонахождение Tori Rõngu, южная Эстония; пярнусский горизонт, самая нижняя часть эйфеля, средний девон [Otto, Laurin, 1999: fig. 1A, B; Otto, Laurin, 2001].

Материал. В коллекции Палеонтологического института не представлен. Голотип, две тессеры МВ. f. 3786, МВ. f. 3839 и шлифы тессер МВ. f. 3837 и МВ. f. 3840, хранятся в Музее естествознания Университета Гумбольдта (Берлин); местонахождение Tori Rõngu, южная Эстония; пярнусский горизонт, самая нижняя часть эйфеля, средний девон.

Диагноз (по Отто и Лорену [Otto, Laurin, 2001, p. 143]). Остеострак с развитыми рогами, имевший

дермальный панцирь, слагающийся из отдельных тессер, которые соединялись друг с другом при помощи шарпеевых волокон. Эти волокна проникают в базальный слой радиально, образуя пучки и нарушая четкую слоистость изопедина. В базальном слое имеются лакуны остеоцитов. Радиальные каналы и субэпидермальное сосудистое сплетение представлены, но плохо дифференцированы друг от друга. Субэпидермальное сосудистое сплетение открывается наружу многочисленными крупными поровыми каналами. Они располагаются вокруг плоских бугорков, лишенных слоя эмалеподобной ткани.

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечание. Указанные тессеры были впервые описаны М. Отто и М. Лореном в 1999 году как тессеры остеострака “Type 1” [Otto, Laurin, 1999]. В 2001 году на этом материале ими был учрежден новый род *Afanassiaspis* с типовым видом *A. porata* [Otto, Laurin, 2001].

Литература

- Афанасьева О.Б. Особенности наружного скелета тиестин (*Agnatha*) // Палеонтологический журнал. 1985. № 4. С. 70–75.
- Афанасьева О.Б. Строение экзоскелета цефаласпид из силура Эстонии // Палеонтологический журнал. 1986. № 2. С. 67–74.
- Афанасьева О.Б. Новые цефаласпиды (*Agnatha*) из нижнего девона Подолии // Палеонтологический журнал. 1989. № 3. С. 51–59.
- Афанасьева О.Б. Новый бенневиаспис (*Agnatha*) из нижнедевонских отложений Подолии // Палеонтологический журнал. 1990. № 4. С. 128–131.
- Афанасьева О.Б. Цефаласпиды Советского Союза (*Agnatha*). Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 248. М.: Наука, 1991. 144 с.
- Афанасьева О.Б. К морфологии и систематическому положению трематаспидного остеострака *Aestiaspis viitaensis* (*Agnatha*) // Палеонтологический журнал. 1996. № 4. С. 68–72.
- Афанасьева О.Б. Особенности ротожаберного аппарата остеострака (*Agnatha*) из нижнего девона архипелага Северная Земля // Палеонтологический журнал. 1998. № 2. С. 77–81.
- Афанасьева О.Б., Войчишин В.К. К ревизии подольских остеостраков (*Agnatha*) // Палеонтологический журнал. 1991. № 2. С. 65–72.
- Афанасьева О.Б., Каратаюте-Талимаа В.Н. Новые остеостраки (*Agnatha*) из силура и нижнего девона архипелага Северная Земля (Россия) // Палеонтологический журнал. 1998. № 6. С. 60–64.
- Афанасьева О.Б., Мярсс Т. Строение экзоскелета и распространение *Aestiaspis viitaensis* (*Agnatha*) из силура Эстонии // Палеонтологический журнал. 1997. № 6. С. 75–80.
- Балабай П.П. До фауны цефаласпид Подільської плити // Наукові записки Науково-Природознавчого музею АН УРСР. 1962. Т. 10. С. 3–8.
- Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, нынеживущих и ископаемых. Труды Зоологического института АН СССР. 1940. Т. 5. Вып. 2. С. 87–517.
- Бровков Г.Н. Об условиях накопления красноцветной толщи нижнего девона Приднестровья // Доклады Академии Наук СССР. 1954. Т. 94. № 1. С. 121–124.
- Быстров А.П. Микроструктура панциря бесчелюстных позвоночных силура и девона. В кн.: Памяти академика Л.С. Берга. Под ред. Меннера В.В. М.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 472–523.
- Войчишин В.К. Новый представитель рода *Mimeta-spis* (*Agnatha*) з нижнього девону Поділля // Палеонтологічний збірник. № 30. 1994. С. 19–24.
- Каратаюте-Талимаа В.Н., Марк-Курик Э.Ю., Курис В.М., Матухин Р.Г., Меннер В.Вл. Фаціальна приуроченість і типи захоронення позвоночних в верхньому силурі і нижньому девоні Північної Землі. В кн.: Теорія і досвід екостратиграфії. Под ред. Кальо Д.Л., Клааманна Э.Р. Таллін: Валгус, 1986. С. 251–258.
- Клубов Б.А., Качанов Е.И., Каратаюте-Талимаа В.Н. Стратиграфия силура и девона о. Пионер (Северная Земля) // Известия АН СССР. Сер. геол. 1980. № 11. С. 50–56.
- Коссовой Л.С., Обручев Д.В. О нижнем девоне Северного Тимана // Доклады Академии Наук СССР. 1962. Т. 147. № 5. С. 1147–1150.
- Лярская Л.А. Цефаласпиды. В кн.: Девон и карбон Прибалтики. Под ред. Меннера В.В. Рига: Зинатне, 1981. С. 437–440.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Матухин Р.Г., Меннер В.Вл., Курис В.М. Строение разрезов. В кн.: Стратиграфия силура и девона архипелага Северная Земля. Под ред. Матухина Р.Г., Меннера В.Вл. Новосибирск, 1999. С. 7–82.
- Мейен С.В., Макридин В.П., Степанов Д.Л. и др. Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение: Справочное пособие. Под ред. Меннера В.В., Макридина В.П. 1988. Т. 1. 540 с.
- Мярсс Т.И. Позвоночные силура Эстонии и Западной Латвии. Таллин: Валгус, 1986. 104 с.
- Нарбутас В.В. Красноцветная формация нижнего девона Прибалтики и Подолии. Вильнюс: Мокслас, 1984. 135 с.
- Николевский Г.В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1963. 368 с.
- Новицкая Л.И. О диагностической оценке орнамента бесчелюстных и рыб // Палеонтологический журнал. 1971. № 4. С. 82–96.
- Новицкая Л.И. Морфология древних бесчелюстных. Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 196. М.: Наука, 1983. 183 с.
- Новицкая Л.И. Древнейшие бесчелюстные СССР. Гетеростраки: циатаспиды, амфиаспиды, птераспиды. Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 219. М.: Наука, 1986. 160 с.
- Новицкая Л.И. Висцеральная система палеозойских бесчелюстных (*Heterostraci*, *Thelodonti*) и возможные пути перехода к жаберному аппарату челюстноротых позвоночных // Палеонтологический журнал. 1998. № 3. С. 54–63.
- Новицкая Л.И., Каратаюте-Талимаа В.Н. Замечания о кластическом анализе в связи с гипотезой миоптеригий и проблемой происхождения гнатостом. В кн.: Морфология и эволюция животных. М.: Наука, 1986. С. 102–125.
- Обручев Д.В. Цефаласпиды из нижнего девона Тувы // Доклады Академии Наук СССР. 1956. Т. 106, № 5. С. 917–919.
- Обручев Д.В. Класс *Ostracodermi*. Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области // Труды СНИИГ-ГИМС. 1961. Т. 20. С. 560–561.
- Обручев Д.В. Подкласс *Osteostraci* (*Cephalaspides*). Костнопанцирные (цефаласпиды). В кн.: Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. Под ред. Обручева Д.В. М.: Наука, 1964. С. 84–107.
- Обручев Д.В. Значение позвоночных для корреляции силурийских и нижне-среднедевонских отложений СССР. Труды III Международного симпозиума по границе силура и девона и стратиграфии нижнего и среднего девона (Ленинград, 1968). Л.: Наука, 1973. Т. 2. С. 189–197.
- Решения Всесоюзного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем докембрия, палеозоя и четвертичной системы Средней Сибири (1979 г.). Ч. 2. Средний и верхний палеозой. Новосибирск, 1982. 130 с.
- Румянцев А.В. Опыт исследования эволюции хрящевой и костной ткани. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 375 с.
- Савельев С.В. Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных. М.: ГЕОТАР-МЕД, 2001. 272 с.

- Яковлев В.Н.* О функциональном значении гетероцеркии. Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. М.: Наука, 1968. С. 10–20.
- Afanassieva O.B.* Some peculiarities of osteostracan ecology. In: Fossil fishes as living animals. Mark-Kurik E., ed. Tallinn: Academia, 1992. Vol. 1. P. 61–69.
- Afanassieva O.B.* The structure of the exoskeleton of the Tremataspidoidei and its significance in the taxonomy of osteostracans (Agnatha) // *Geobios, Mémoire spécial*. Lyon, 1995. N 19. P. 13–18.
- Afanassieva O.B.* The exoskeleton of *Ungulaspis* and *Ateleaspis* (Osteostraci, Agnatha) from the Lower Devonian of the Severnaya Zemlya, Russia // *Acta Geologica Polonica*. 1999. Vol. 49. N 2. P. 119–123.
- Afanassieva O.B.* New osteostracans from the Silurian of Severnaya Zemlya Archipelago (Russia) and some problems relating to the parataxonomy of armored agnathans // *Paleontological Journal*. 2000. Vol. 34. Suppl. 2. P. S138–S146.
- Afanassieva O., Janvier P.* *Tannuaspsis*, *Tuvaspsis* and *Ilemoraspsis*, endemic osteostracan genera from the Silurian and Devonian of Tuva and Khakassia (USSR) // *Geobios*. 1985. Vol. 18. P. 493–500.
- Afanassieva O.B., Karatajūtė-Talimaa V.N.* The structure of the exoskeleton of *Timanaspis kossovooi* (Osteostraci, Agnatha) from the Upper Silurian of the Northern Timan. In: *Geology of the Devonian system*. Yushkin N.P., Tsyganko V.S., Männik P., eds. Syktyvkar: Geoprint, 2002. P. 64–65.
- Belles-Isles M., Janvier P.* Nouveaux osteostraci du devonien inférieur de Podolie (R.S.S. d'Ukraine) // *Acta Paleontologica polonica*. 1984. Vol. 4. P. 157–166.
- Börlau E.* Das Sinnesliniensystem der Tremataspiden und dessen Beziehungen zu anderen Gefäßsystemen des Exoskelettes // *Acta Zoologica*. 1951. Vol. 32. P. 31–40.
- Blicek A., Goujet D., Janvier P.* The vertebrate stratigraphy of the Lower Devonian (Red Bay Group and Wood Bay Formation) of the Spitsbergen // *Modern Geology*. 1987. Vol. 11. P. 197–217.
- Dineley D.L., Loeffler E.J.* Ostracoderm faunas of the Delorme and associated Siluro-Devonian formations N.W.T., Canada // *Special Papers in Palaeontology*. 1976. N 18. P. 1–214.
- Denison R.H.* The exoskeleton of *Tremataspis* // *American Journal of Science*. 1947. Vol. 245. N 6. P. 337–365.
- Denison R.H.* Evolution and classification of the Osteostraci // *Fieldiana: Geology*. 1951a. Vol. 11. N 3. P. 155–196.
- Denison R.H.* The exoskeleton of early Osteostraci // *Fieldiana: Geology*. 1951b. Vol. 11. N 4. P. 197–218.
- Denison R.H.* A review of the habitat of the earliest vertebrates // *Fieldiana: Geology*. 1956. Vol. 11. N 8. P. 359–457.
- Denison R.H.* The early history of the vertebrate calcified skeleton // *Clinical Orthopaedics*. 1963. N 31. P. 141–152.
- Denison R.H.* Ordovician vertebrates from Western United States // *Fieldiana: Geology*. 1967. Vol. 16. P. 131–192.
- Egerton P.M.G.* Palichthyologic notes. 9. On some fish remains from the neighbourhood of Ludlow // *Quart. J. Geol. Soc. London*. 1857. Vol. 13. P. 282–291.
- Eichwald E.* Die Grauwackenschichten von Liv- und Esthland // *Bull. Soc. Imper. Natural. Moscow*. 1854. Vol. 27. N 1. P. 1–111.
- Eichwald E.* Lethaea Rossica on paléontologie de la Russie descrite et figurée. Stuttgart, 1860. Vol. 1. P. 1532.
- Fredholm D.* Agnathan vertebrates in the Lower Silurian of Gotland, Sweden // *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar*. 1990. Vol. 112, part 1. P. 61–84.
- Friman L., Janvier P.* The Osteostraci (Vertebrata, Agnatha) from the Lower Devonian of the Rhenish State Mountains, with special reference to their anatomy and phylogenetic position // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. 1986. Bd. 173. N 1. S. 99–116.
- Gross W.* Histologische Studien am Aussenskelett fossiler Agnathen und Fische // *Palaeontographica A*. 1935. Bd. 83. S. 1–60.
- Gross W.* Über Crossopterigier und Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon im Zusammenhang einiger vergleichenden Untersuchung des Porenkanalsystem paläozoischer Agnathen und Fische // *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*. 1956. Bd. 5. N 6. S. 1–140.
- Gross W.* Aufbau des Panzers obersilurischer Heterostraci und Osteostraci Norddeutschlands (Geschiebe) und Oesels // *Acta Zoologica*. 1961. Bd. 42. S. 73–150.
- Gross W.* Beobachtungen mit dem Elektronenraster-Auflichtmikroskop an den Siebplatten und Isopodin von *Dartmouthia* (Osteostraci) // *Paläontologische Zeitschrift*. 1968a. Bd. 42. N ½. S. 73–82.
- Gross W.* Die Agnathen-Fauna der silurischen Halla-Schichten Gotlands // *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar*. 1968b. Bd. 90. S. 369–400.
- Heintz A.* Cephalaspida from Downtonian of Norway // *Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo*. 1939. P. 1–119.
- Heintz A.* Some remarks about the structure of the tail in cephalaspids // *Colloques intern. Centre Natn. Rech. Scient.*, Paris, 1966. N 163. P. 21–35.
- Heintz A.* A new tremataspidid from Ringerike, South Norway // *Journal of Linnean Society (Zoology)*. 1967. Vol. 47. N 311. P. 55–68.
- Janvier P.* Les yeux des Cyclostomes fossiles et le problème de l'origine des Myxinoïdes // *Acta Zoologica*. 1975. Bd. 56. H. 1. P. 9.
- Janvier P.* Contribution à la connaissance de la systématique et de l'anatomie du genre *Boreaspis* (Agnatha, Cephalaspido-morphi, Osteostraci) du Dévonien inférieur du Spitsberg // *Annales de Paléontologie*. 1977. Vol. 63. N 1. P. 1–32.
- Janvier P.* *Norselaspis gracialis* n.g., n.sp. et les relations phylogénétiques entre les Kiaeraspidiens (Osteostraci) du Dévonien inférieur du Spitsberg // *Palaeovertebrata*. 1981. Vol. 11. N 2/3. P. 19–131.
- Janvier P.* The relationships of the Osteostraci and Galeaspida // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1984. Vol. 4. P. 344–358.
- Janvier P.* Preliminary description of the Lower Devonian Osteostraci from Podolia (Ukrainian S.S.R.) // *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*. 1985a. Vol. 38. P. 309–334.
- Janvier P.* Les Céphalaspides du Spitsberg. Anatomie, phylogénie et systématique des Ostéostracés siluro-dévo-niens. Révision des Ostéostracés de la Formation de Wood Bay (Dévonien inférieur du Spitsberg). *Cahiers de Paléontologie*. Paris: Centre national de la Recherche scientifique, 1985b. 244 p.
- Janvier P.* Les Thyestidiens (Osteostraci) du Silurien de Saaremaa (Estonie). Première partie: Morphologie et anatomie. Deuxième partie: Analyse phylogénétique, répartition stratigraphique, remarques sur les genres *Auchenaspis*, *Timanaspis*, *Tyriaspis*, *Didymaspis*, *Sclerodus* et *Tannuaspsis* // *Annales de Paléontologie*. 1985c. Vol. 71, N 2/3. P. 83–147, 187–216.
- Janvier P.* Environmental framework of the diversification of the Osteostraci during the Silurian and Devonian // *Phil. Transactions R. Soc. Lond. B*. 1985d. N 309. P. 259–272.
- Janvier P.* Early vertebrates. *Oxford Monographs on Geology and Geophysics*. Oxford: Clarendon Press, 1996. 364 p.
- Janvier P., Lelievre H.* A new tremataspid osteostracan, *Aestiaspis viitaensis* n.g., n. sp., from the Silurian of Saaremaa, Estonia // *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Geology*. 1994. Vol. 43. N 3. P. 122–128.

- Karatajūtė-Talimaa V.* Determination methods for the exoskeletal remains of early vertebrates // *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin. Geowissenschaftliche Reihe*, 1998. Bd. 1. S. 21–52.
- Lankester E.R.* A monograph of the fishes of the Old Red sandstone of Britain. Pt. 1. The Cephalaspidae. London: Palaeontographical Society, 1870. P. 1–62.
- Mallat J.* The suspension feeding mechanism of the larval lamprey *Petromyzon marinus* // *Journal of Zoology*. 1981. Vol. 194. P. 103–142.
- Mark-Kurik E., Janvier P.* Early Devonian osteostracans from Severnaya Zemlya, Russia // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1995. Vol. 15. N 3. P. 449–462.
- Mark-Kurik E., Janvier P.* A new tremataspidid (Vertebrata, Osteostraci, Thyestiida) from the Devonian of northern Urals, with remarks on tannuaspidids // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. 1997. Bd. 206. N 3. S. 405–421.
- Märss T.* Vertebrate zones in the East Baltic Silurian. Ecstratigraphy of the East Baltic Silurian. Tallinn: Valgus, 1982. P. 97–106.
- Novitskaya L.I.* Definitive morphology of palaeozoic agnathans (Heterostraci, Osteostraci) as information on their ontogenetic type and phylogenetic relationships // *Modern Geology*. 1993. Vol. 18. P. 115–124.
- Otto M., Laurin M.* Osteostracan tesserac from the Baltic Middle Devonian: morphology and microanatomy // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*. 1999. Vol. 8. P. 464–476.
- Otto M., Laurin M.* Taxonomic note on osteostracan tesserac from the Baltic Middle Devonian // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*. 2001. Vol. 3. P. 142–144.
- Ørvig T.* Histologic studies of placoderm and fossil elasmobranchs 1. The exoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general // *Arkiv för Zoologi*. 1951. Vol. 2. P. 321–454.
- Ørvig T.* Phylogeny of tooth tissues: Evolution of some calcified tissues in early vertebrates. In: *Structural and chemical organization of teeth*. Vol. 1. Miles A.E.W., ed. New York: Academic Press, 1967. P. 45–110.
- Ørvig T.* The dermal skeleton; general considerations // *Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny. Nobel Symposium 4*. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1968. P. 373–397.
- Pander C.H.* Monographie der fossilen Fische des Silurischen System der Russisch-Baltischen Gouvernements. St.-Petersburg, 1856. 91 p.
- Patten W.* On the structure and classification of the Tremataspidae // *Bull Acad. Sci. St. Pétersbourg. Classe Physico-Mathématique*. 1903. Vol. 13. N 5. P. 1–33.
- Patten W.* New ostracoderms from Oesel // *Science*. 1931. Vol. 73. P. 671–673.
- Reif W.E.* Evolution of dermal skeleton and dentition in vertebrates. The odontode-regulation theory // *Evolutionary Biology*. 1982. Vol. 15. P. 287–368.
- Ritchie A.* *Ateleaspis tessellata* Traquair, a non-cornuate cephalaspid from the Upper Silurian of Scotland // *J. Linn. Soc. (Zool.)*. 1967. Vol. 47. N 311. P. 69–81.
- Robertson G.M.* The ostracoderm genus *Dartmuthia* Patten // *American Journal of Science*. 1935a. Vol. 5. N 29. P. 323–335.
- Robertson G.M.* *Oeselaspis*, a new genus of ostracoderm // *American Journal of Science*. 1935b. Vol. 5. N 29. P. 453–461.
- Robertson G.M.* The Tremataspidae // *American Journal of Science*. 1938a. Vol. 5. N 35. P. 172–206, 273–295.
- Robertson G.M.* New genera of ostracoderms from the Upper Silurian of Oesel // *Journal of Paleontology*. 1938b. Vol. 12. P. 486–493.
- Robertson G.M.* The status of *Cephalaspis schrenckii* Pander from the Upper Silurian of Oesel // *Journal of Geology*. 1939a. Vol. 47. N 6. P. 649–657.
- Robertson G.M.* An Upper Silurian vertebrate horizon, with description of a new species *Cephalaspis oeselensis* // *Transactions of Kansas Acad. Sci.* 1939b. Vol. 42. P. 357–363.
- Robertson G.M.* The sensory canal system in some early vertebrates // *Transactions of Kansas Acad. Sci.* 1940. Vol. 43. P. 467–470.
- Robertson G.M.* *Cephalaspis* from the Upper Silurian of Oesel with a discussion of *Cephalaspis* genera // *American Journal of Science*. 1945. Vol. 243, N 4. P. 169–191.
- Rohon J.V.* Der Obersilurischen Fische von Oesel. 1. Thyestidae und Tremataspidae // *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg*. 1892. 7 ser. Bd. 38. N 13. S. 1–88.
- Rohon J.V.* Die Obersilurischen Fische von Oesel // *Mémoires de l'Académie des Sciences de St.-Pétersbourg*. 1893. Bd. 41. S. 1–124.
- Rohon J.V.* Zur Kenntniss der Tremataspiden // *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg*. 1894. 4 ser. Bd. 36. S. 201–225.
- Rohon J.V.* Die Segmentirung am Primordialcranium der ober-silurischen Thyestiden // *Verhandlungen der Kaiserlichen Russischen Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg*. 1895. 2 ser. Bd. 33. S. 17–64.
- Rohon J.V.* Weitere Mittheilungen uder die Gattung *Thyestes* // *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersburg*. 1896. 5 ser. Bd. 4. N 2. S. 223–235.
- Sansom I.J., Smith M.P., Smith M.M., Turner P.* The Harding Sandstone revisited – a new look at some old bones // *Geobios, Mémoire special*. Lyon. 1995. N 19. P. 57–60.
- Schmidt F.* Über *Thyestes verrucosus* Eichwald und *Cephalaspis schrenckii* Pander, nebst einer Einleitung über das vorkommen silurischen Fischereste auf der Insel Oesel // *Verhandlungen der Kaiserlichen Russischen Mineralogischen Gesellschaft zu St.-Pétersburg*. 1866. 2 ser. Bd. 1. S. 217–250.
- Schmidt F.* Ueber neue Silurische Fischfunde auf Oesel // *Neues Jahrb. Mineral*. 1893. S. 98–102.
- Schmidt F.* Ueber *Cephalaspis (Thyestes) schrenckii* Pander aus dem Obersilur von Rotsiküll auf Oesel // *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de St.-Pétersbourg*. 1894. Ser. Geol. pal. Bd. 1. S. 383–390.
- Smith M.M.* Putative skeletal neural crest cells in early Late Ordovician vertebrates from Colorado // *Science*. 1991. Vol. 251. P. 301–303.
- Smith M.M., Sansom I.J., Smith M.P.* Diversity of the dermal skeleton in Ordovician to Silurian vertebrate taxa from North America: histology, skeletogenesis and relationships // *Geobios, Mémoire special*. Lyon. 1995. N 19. P. 65–70.
- Stensiö E.* The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. 1. Family Cephalaspidae // *Skrifter om Svalbard og Ishavet*. 1927. Vol. 12. P. 1–391.
- Stensiö E.* The cephalaspids of Great Britain. London: British Museum (Natural History), 1932. 220 p.
- Stensiö E.* Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. In: *Traité de zoologie*. Grassé P.P., ed. Vol. 13, N 1. Paris: Masson, 1958. P. 173–426.
- Stensiö E.A.* Les Cyclostomes fossiles ou Ostracodermes. In: *Traité de paléontologie*. Piveteau J., ed. Vol. 4 (1). Paris: Masson, 1964. P. 96–385.
- Traquair R.H.* Report on fossil fishes collected by the Geological Survey of Scotland in the Silurian rocks of the South of Scotland // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 1899. Vol. 39. Pt 3. N 32. P. 827–864.

- Wängsjö G. On a new species of *Benneviaspis* from the Red Bay Series in Spitsbergen // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. 1937. Vol. 27. P. 209–211.
- Wängsjö G. On the genus *Dartmuthia* Patten with special reference to the minute structure of the exoskeleton // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. 1944. Vol. 31. P. 349–362.
- Wängsjö G. The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. 9. Morphologic and systematic studies of the Spitsbergen cephalaspids. Results of Th. Vogt's Expedition 1928 and the English-Norwegian-Swedish Expedition 1939 // Norsk Polarinstittutt Skrifter. 1952. N 97. P. 1–657.
- Woodward A.S. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History), vol. 2. London: British Museum (Natural History), 1891. 576 p.
- Zych W. *Cephalaspis kozlowskii* n. sp., from the Downtonian of Podole (Poland) // Archiwum Towarzystwa Naukowego we Lwowie. 1937. Section 3. Vol. 9. N 1. P. 49–96.

Условные обозначения к разделу *Osteostraci*

A – расстояние между пинеальным отверстием и линией, соединяющей центры отверстий эндолимфатических протоков

ac – вертикальный канал, отходящий от канала, образующего полигон

alp – переднебоковой отросток

avc – восходящие сосудистые каналы

B – препинеальная длина (без роострума)

bl – базальный слой

C – постпинеальная длина

ci – круговой канал под бугорком

co – рога

cs – соединение сенсорной и сосудистой систем

D – постпинеальная длина, измеряемая до уровня заднебоковых углов щита

dc – дорсальная линия сенсорной системы

d. end – отверстия эндолимфатических протоков

df – дорсальное поле

dmc – дорсомедиальный гребень или дорсомедиальный выступ

E – расстояние между пинеальным отверстием и линией, соединяющей передние концы грудных синусов

F – глубина грудного синуса

$G=G_1+G_2$ – длина латерального поля

H – максимальное расстояние между наружными границами латеральных полей

I – минимальное расстояние между латеральными полями

ibr – межбранхиальный гребень или его следы

ifc – инфраорбитальный канал боковой линии

izr – интерзональная составляющая щита

L – длина щита

la – латеральный угол

Ld – длина дорсального поля

lde – зубчики на внутреннем крае рога

lf – латеральное поле

lf₁ – переднее латеральное поле

ll – основная боковая линия сенсорной системы

Lrc – расстояние между передним краем щита (без роострума) и концом рога

M – длина рога

mc – краевая линия сенсорной системы

ml – средний слой

mp – микроотверстия перфорированной септы или порового поля

ms – мезодентин

nh – назогипофизное отверстие

Ol – длина орбиты

Omin – расстояние между орбитами

or – оралобранхиальная (ротожаберная) область

orb – орбиты

Os – ширина орбиты

p – пора сенсорной системы каналов на поверхности панциря

pec – грудной плавник

pin – пинеальная пластинка или место, где она располагалась

pin. f – пинеальное отверстие

pin. s – пинеальная бороздка

p. lim. end – задняя граница эндоскелета

pos – посторбитальная линия сенсорной системы

ppic – постпинеальная линия сенсорной системы

ps – поровое поле, перфорированная септа

ptc – задняя поперечная линия сенсорной системы

Q – расстояние между передним краем щита (без роострума) и назогипофизным отверстием

ra – роостральный угол

rc – радиальные каналы

rl – роостральная доля

S – ширина щита

sc – сенсорный канал

Sd – ширина дорсального поля

sel₁-sel₃ – каналы, подходящие к латеральным полям

Si – ширина интерзональной составляющей щита

sl – поверхностный слой

Sl – ширина латерального поля

Sor – ширина ротожаберного отверстия

Sp – ширина задней части щита

stc – супратемпоральная линия сенсорной системы

svp – субэпидермальное сосудистое сплетение

t – бугорок на поверхности щита

tc – поперечная линия сенсорной системы

tes – тессеры

T. inc – парные бугорки, отмечающие положение инфраорбитального канала боковой линии

T. pos – парные бугорки, отмечающие положение посторбитального канала боковой линии

ts – туловищные сегменты

vc – сосудистые каналы

vs – полость сосудистого синуса

ТАБЛИЦЫ I-XVII
К ПОДКЛАССУ OSTEOSTRACI

Табл. I. Фиг. 1–2. *Ungulaspis arctoa* Afanassieva et Karatajütè-Talimaa, 1998. Экз. ПИН, № 4766/5, микрофрагмент экзоскелета голотипа LIG, № 35-670. Местонахождение на р. Подъемная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; североземельская свита, лохков, нижний девон. 1 – вертикальный слом бугорка, расположенного на боковом крае щита (масштаб – 100 мкм); 2 – то же, поверхностный слой (масштаб – 30 мкм) [Afanassieva, 2000: pl. 1, fig. 4, 5].

Фиг. 3, 7. *Tremataspis milleri* Patten, 1931. Экз. ПИН, № 4219/3. Местонахождение Эльда, о. Сааре-маа, Эстония; кууснымеские слои, роотсикюлаский горизонт, верхний венлок, нижний силур. 3 – вертикальный разлом верхней части экзоскелета; 7 – перфорированная септа в канале, образующем полигон (вид сверху). Масштаб – 30 мкм [Афанасьева, 1991: табл. I, фиг. 3; табл. II, фиг. 5].

Фиг. 4. *Tremataspis* sp. Экз. ПИН, № 3257/606. О. Сааремаа, Эстония; венлок или лудлов, силур. Средний (губчатый) слой экзоскелета (вид сверху). Масштаб – 30 мкм [Афанасьева, 1991: табл. II, фиг. 3].

Фиг. 5, 6. *Dartmuthia gemmifera* Patten, 1931. Экз. ПИН, № 3256/520. О. Сааремаа, Эстония; паад-лаский горизонт, нижний лудлов, верхний силур. 5 – базальный слой (вид сверху), масштаб – 10 мкм; 6 – борозда на поверхности базального слоя, огибающая основание бугорка (вид сверху), масштаб – 30 мкм [Афанасьева, 1991: табл. III, фиг. 4, 6].

Фиг. 8. *Thyestes verrucosus* Eichwald, 1854. Экз. ПИН, № 1628/31. О. Сааремаа, Эстония; роотсикю-лаский горизонт, верхний венлок, нижний силур. Поровое поле, расположенное на скате крупного бугорка на дорсальной стороне головуловищного щита. Масштаб – 10 мкм [Афанасьева, 1991: табл. VI, фиг. 5].

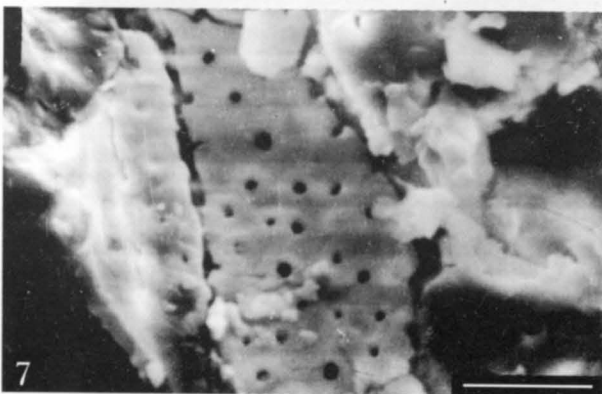
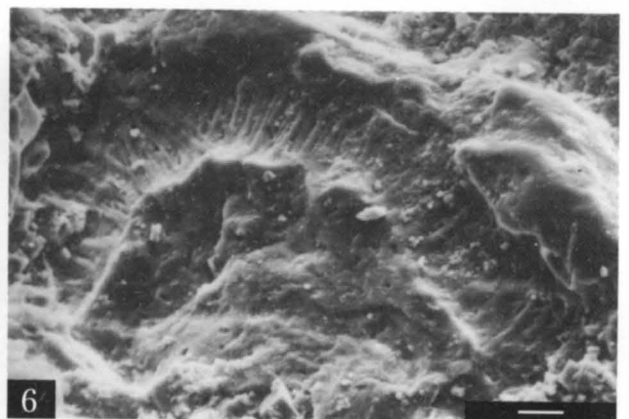
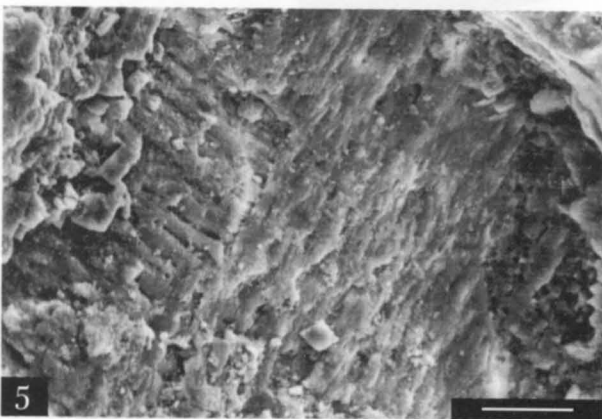
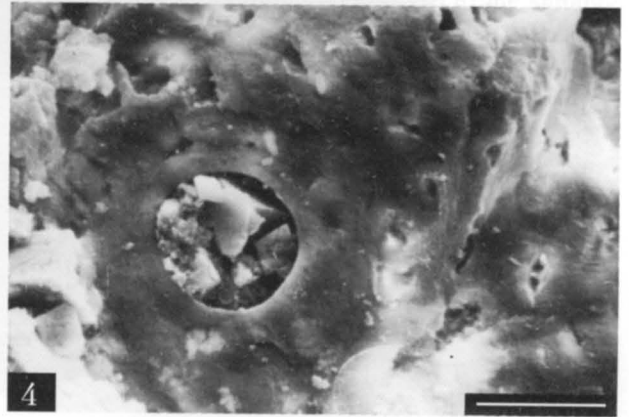
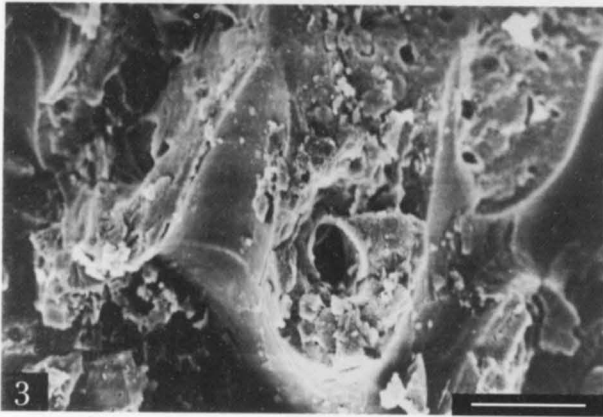
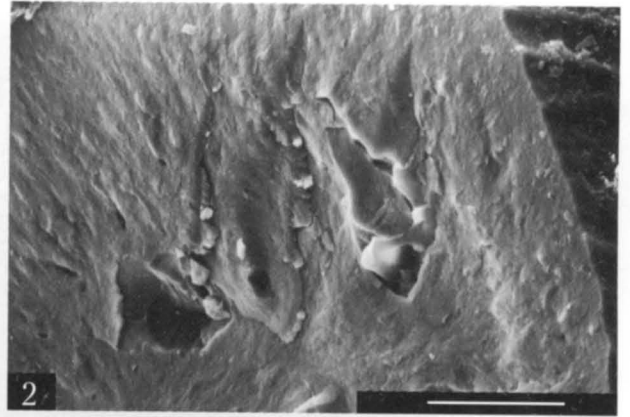
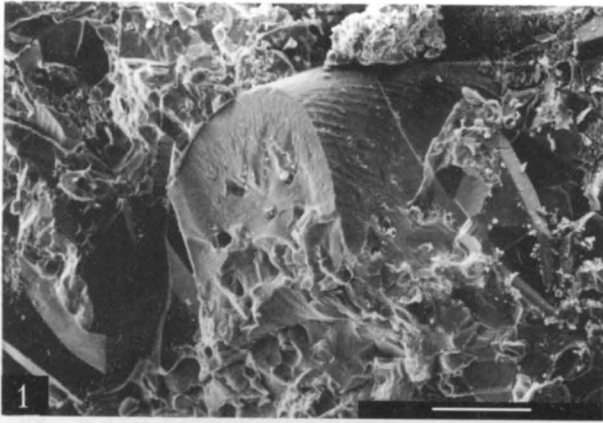
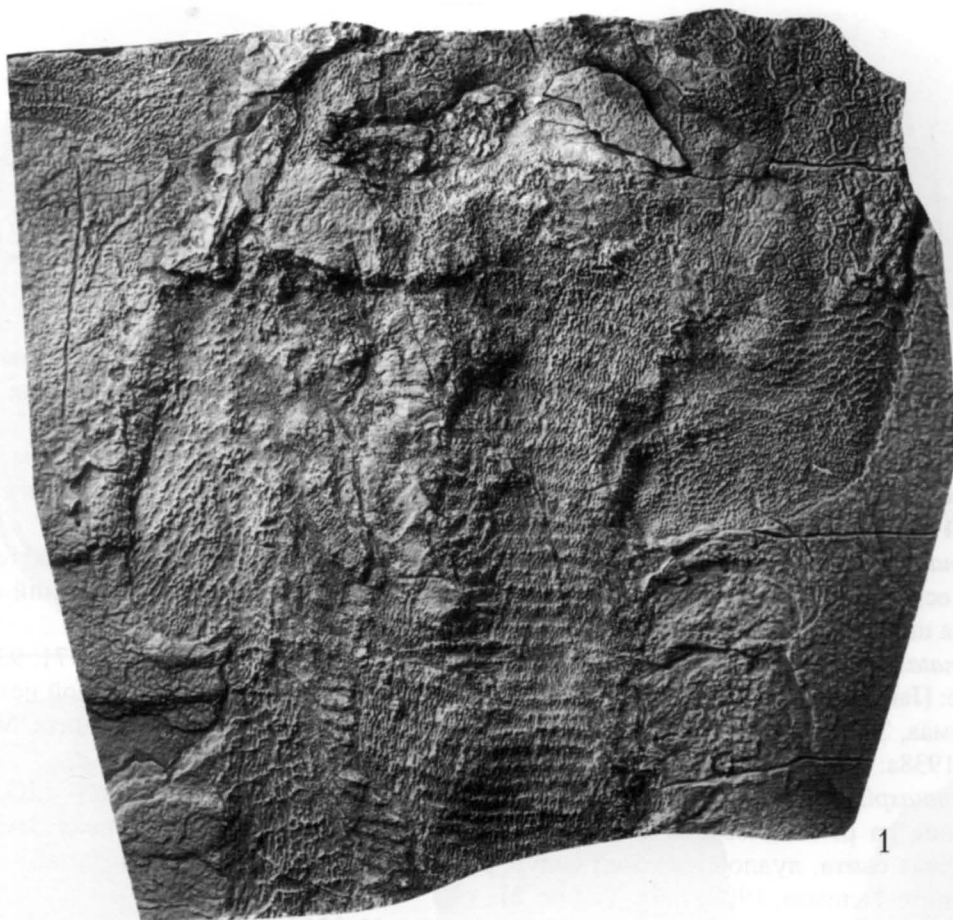
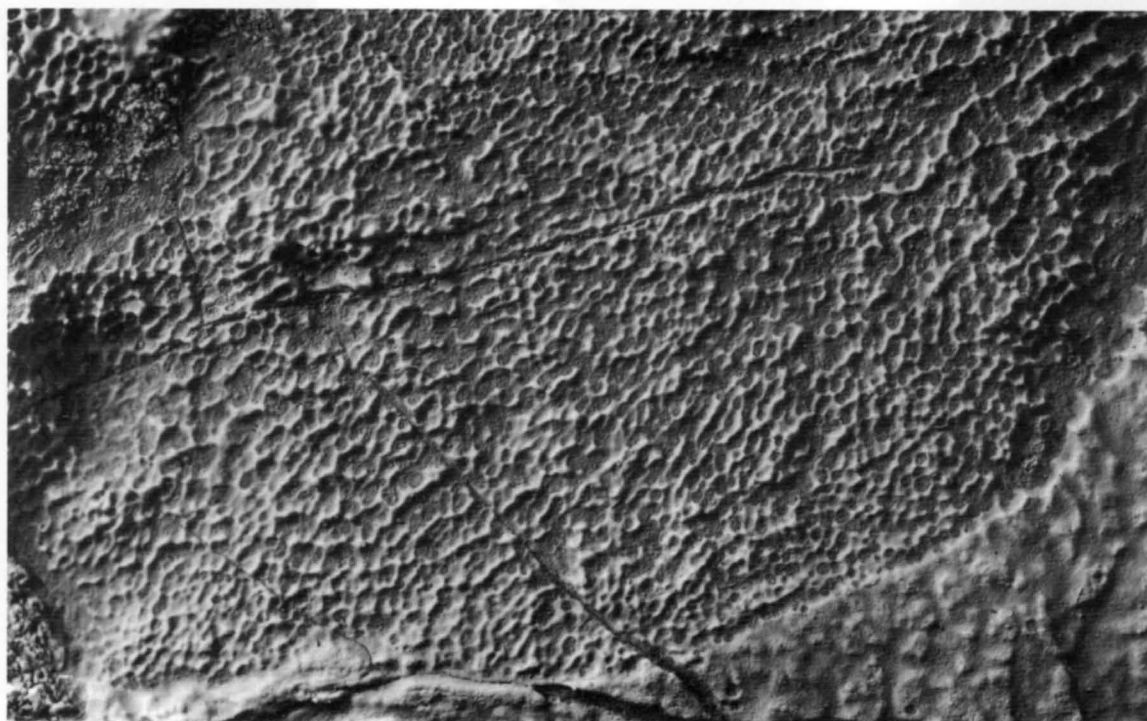


Табл. II. *Ateleaspis* sp. Экз. LIG (ЛитНИГРИ), № 35-669. Местонахождение на р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; североземельская свита, лохков, нижний девон. 1 – отпечаток дорсальной стороны головотуловищного щита и части туловища (x 1,4), 2 – базальная часть грудного плавника (x 5,4) [Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998: табл. V, фиг. 3].

Таблица II



1



2

Табл. III. Фиг. 1. *Tremataspis schmidti* Rohon, 1892. Экз. ПИН, № 3256/534. О. Сааремаа, Эстония; роотсикюлаский горизонт, нижний силур. Дорсальная сторона головотуловищного щита. Масштаб – 1 см [Афанасьева, 1991: табл. VIII, фиг. 1].

Фиг. 2. *Tremataspis milleri* Patten, 1931. Лектотип – AMNH, Т. 564. Колл. У. Паттена. Американский музей естественной истории, Нью-Йорк. О. Сааремаа, Эстония; силур. Дорсальная сторона щита. Масштаб – 1 см [Robertson, 1938a: pl. II, fig. 2].

Фиг. 3. *Tremataspis mammillata* Patten, 1931. Лектотип – AMNH, Т. 445. Колл. У. Паттена. Американский музей естественной истории, Нью-Йорк. О. Сааремаа, Эстония; лудлов, верхний силур. Дорсальная сторона щита. Масштаб – 1 см [Robertson, 1938a: pl. II, fig. 3].

Фиг. 4. *Tremataspis rohani* Robertson, 1938. Голотип – AMNH, Т. 106 (AMNH 38. 71. 9379, по данным Ф. Жанвье: [Janvier, 1985c]). Колл. У. Паттена. Американский музей естественной истории, Нью-Йорк. О. Сааремаа, Эстония; нижний лудлов, верхний силур. Дорсальная сторона щита. Масштаб – 1 см [Robertson, 1938a: pl. II, fig. 4].

Фиг. 5. *Tremataspis obruchevi* Afanassieva et Karatajütë-Talimaa, 1998. Голотип – LIG, № 35-667. Местонахождение на р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур. Дорсальная сторона щита. Масштаб – 1 см [Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998: табл. V, фиг. 2].

Фиг. 6–7. *Dartmuthia gemmifera* Patten, 1931. Экз. ПИН, № 3256/520. О. Сааремаа, Эстония; паадлаский горизонт, нижний лудлов, верхний силур. 1 – дорсальная сторона головотуловищного щита, масштаб – 1 см [Афанасьева, 1991: табл. VIII, фиг. 2]. 2 – скульптура на поверхности щита (бугорки и тессеры), масштаб – 1 мм.

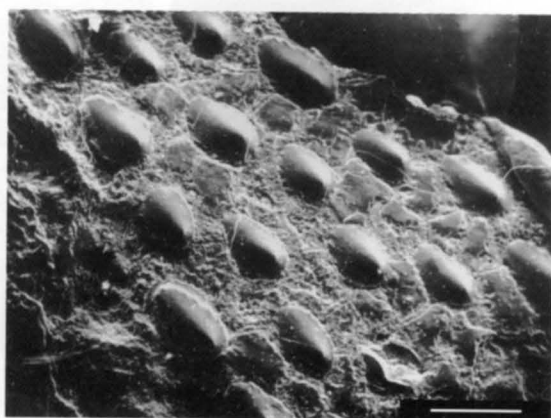


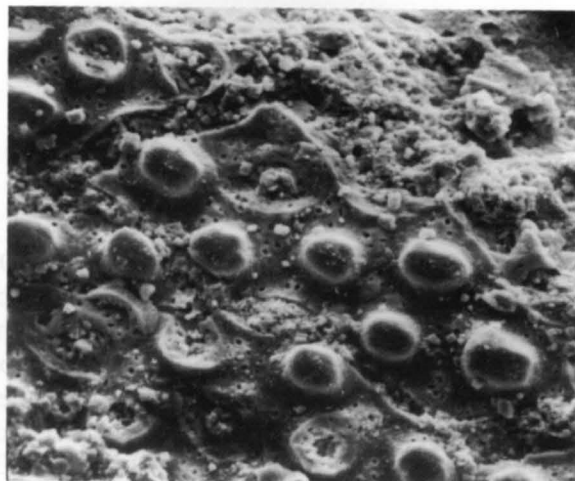
Табл. IV. Фиг. 1–2. *Saaremaaspis mickwitzi* (Rohon, 1892). О. Сааремаа, Эстония; роотсикюлааский горизонт, верхний венлок, нижний силур. 1- голотип – ПИН, № 3256/536, дорсальная сторона щита (вид с внутренней стороны), масштаб – 1 см; 2 – экз. ПИН, № 3257/566, бугорки на вентральной стороне щита (масштаб – 100 мкм) [Афанасьева, 1991: табл. IV, фиг. 1; табл. IX, фиг. 1].

Фиг. 3–4. *Saaremaaspis* aff. *S. mickwitzi* (Rohon, 1892). Экз. ПИН, № 4765/7. Местонахождение на р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур. Фрагмент экзоскелета: 3 – общий вид (масштаб – 100 мкм), 4 – бугорки на поверхности (масштаб – 30 мкм) [Afanassieva, 2000, pl. 2, fig. 2].

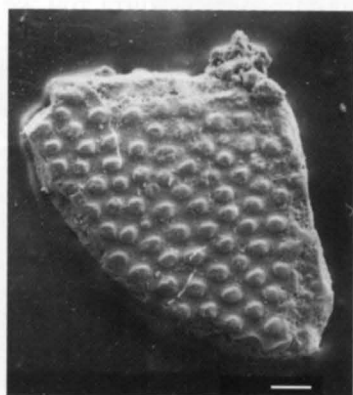
Фиг. 5–8. *Oeselaspis pustulata* (Patten, 1931). Архипелаг Северная Земля, Россия; силур. Фрагменты экзоскелета: 5 – экз. ПИН, № 4765/8; местонахождение на р. Ушакова, о. Октябрьской Революции; средняя часть устьспокойнинской свиты, лудлов, верхний силур; фрагмент туловищной чешуи (масштаб – 300 мкм); 6 – экз. ПИН, № 4765/65; участок Соседний, пролив Юнгштурм, сев. побережье, о. Пионер; ? верхняя часть самойловичской свиты, верхний венлок, нижний силур; фрагмент головуловищного щита (масштаб – 300 мкм); 7, 8 – экз. ПИН, № 4765/66; участок Соседний, пролив Юнгштурм, сев. побережье, о. Пионер; ? верхняя часть самойловичской свиты, верхний венлок, нижний силур; фрагмент головуловищного щита (7: масштаб – 100 мкм; 8: масштаб – 30 мкм) [Afanassieva, 2000, pl. 1, fig. 1, 2a, 4a].



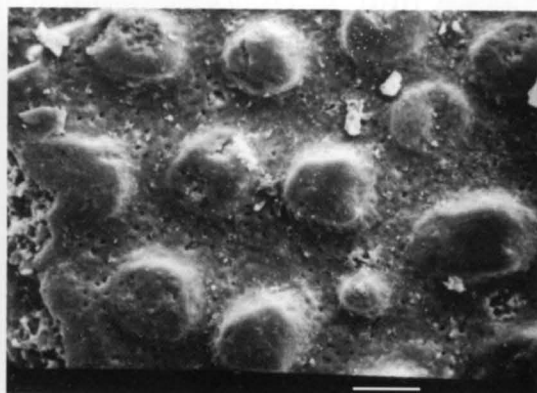
1



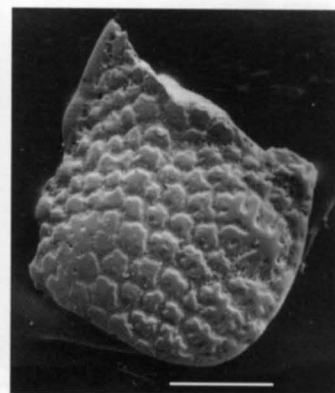
2



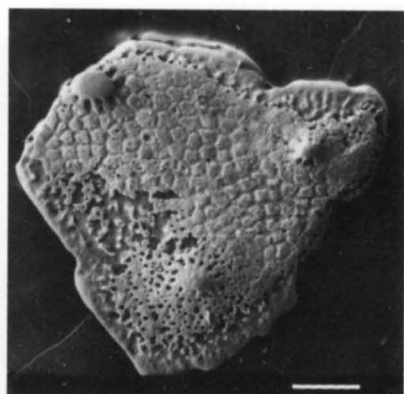
3



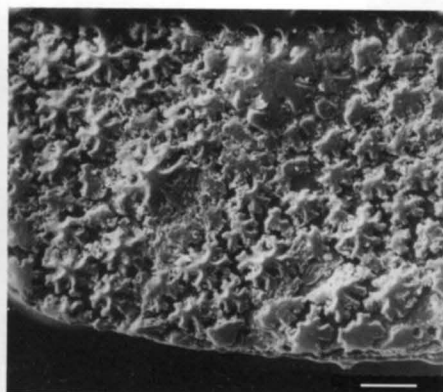
4



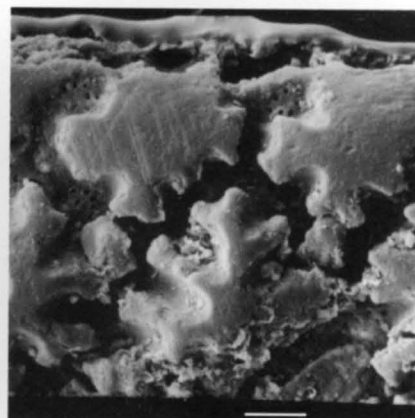
5



6



7



8

Табл. V. Фиг. 1–2. *Timanaspis kossovoii* Obruchev, 1962. Голотип – ПИН, № 1934/1. Местонахождение на р. Великая, Северный Тиман, Россия; ептарминская свита, гребенской горизонт, верхний пржидол, верхний силур. Ядро головуловищного щита с дорсальной стороны: 1 – общий вид [Афанасьева, 1991: табл. IX, фиг. 1], 2 – скульптура на поверхности щита. Масштаб – 1 см.

Фиг. 3–6. *Aestiaspis viitaensis* Janvier et Lelievre, 1994. О. Сааремаа, Эстония; роотсикюлаский горизонт, верхний венлок, нижний силур. Голотип – GI, Pi 7279, Институт геологии Таллинского технического университета; местонахождение Вийта; вийтаские слои; головуловищный щит: 3 – общий вид с дорсальной стороны (масштаб – 0,5 см) [Афанасьева, Мярсс, 1997: рис. 1a]; 5 – фрагмент скульптуры на вентральной стороне щита (x 31). Экз. ПИН, № 3257/607; вероятно, вийтаские или везикусские слои; головуловищный щит: 4 – ПИН, № 3257/607a; отпечаток цефалического отдела с дорсальной стороны и ядро брюшного отдела щита с вентральной стороны, масштаб – 0,5 см [Афанасьева, 1996: табл. XII, фиг. 1]; 6 – ПИН, № 3257/607б; отпечаток брюшного отдела щита той же особи с фрагментами экзоскелета (вид с внутренней стороны экзоскелета), масштаб – 0,5 мм.

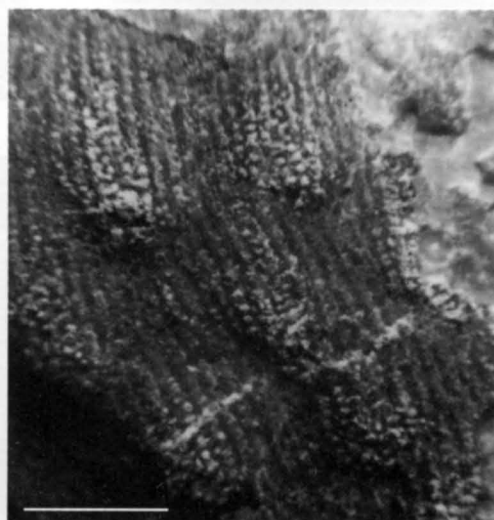


Табл. VI. Фиг. 1–3, 6, 7. *Aestiaspis viitaensis* Janvier et Lelievre, 1994. О. Сааремаа, Эстония; роотсикюлааский горизонт, верхний венлок, нижний силур. Экз. ПИН, № 3257/6076; вероятно, вийтаские или везикусские слои; головуловищный щит (вид с внутренней стороны экзоскелета): 1 – уплощенный зубчик с края щита (масштаб – 30 мкм), 2 – каналы и полости среднего и базального слоев экзоскелета брюшного отдела щита с вентральной стороны щита (масштаб – 300 мкм), 3 – перфорированная септа, там же (масштаб – 3 мкм). Голотип – GI, Pi 7279, Институт геологии Таллинского технического университета; местонахождение Вийта; вийтаские слои; головуловищный щит: 6 – фрагмент чешуи с заднебокового края щита (масштаб – 100 мкм). Экз. GI, Pi 7372; местонахождение Вийта; вийтаские слои; туловищная чешуя: 7 – общий вид (x 38) [Афанасьева, Мярсс, 1997: табл. VI, 1–3, 6, 7].

Фиг. 4–5. *Aestiaspis* aff. *A. viitaensis* Janvier et Lelievre, 1994. Экз. ПИН, № 4765/14. Местонахождение на р. Ушакова, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур. Мелкий фрагмент экзоскелета: 4 – общий вид (масштаб – 300 мкм), 5 – узкие гребешки и поровые поля на поверхности экзоскелета (масштаб – 30 мкм) [Afanassieva, 2000, pl. 2, fig. 1].

Фиг. 8–13. ? *A. viitaensis* Janvier et Lelievre, 1994. О. Сааремаа, Эстония; роотсикюлааский горизонт, верхний венлок, нижний силур. Туловищные чешуи: 8 – экз. GI, Pi 7399 (x 30); 9 – экз. Pi 7401, фрагмент скульптуры (x 88); 10 – экз. GI, Pi 7398 (x 17); местонахождение Эльда; кууснымесские слои [Афанасьева, Мярсс, 1997: табл. VI, фиг. 8–10]; 11 – экз. GI, Pi 7379 (x 32); 12 – экз. GI, Pi 7381 (x 32); 13 – экз. GI, Pi 7380 (x 28); местонахождение Везику; везикусские слои [Афанасьева, Мярсс, 1997: табл. VI, фиг. 11–13].

Фиг. 14. ? *Aestiaspis* sp. Экз. GI, Pi 7374 (x 25). Местонахождение Сильма, о. Сааремаа, Эстония; химмистесские слои паадлаского горизонта, нижний лудлов, верхний силур. Туловищная чешуя [Афанасьева, Мярсс, 1997: табл. VI, фиг. 14].

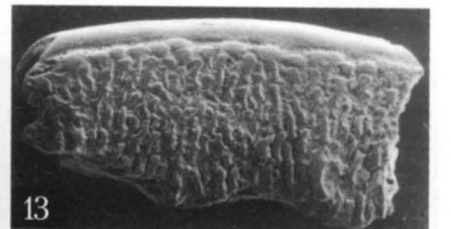
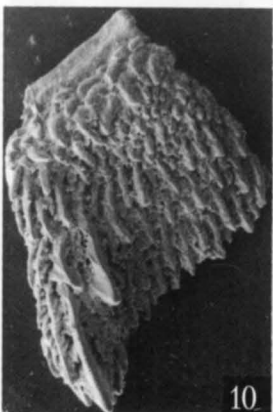
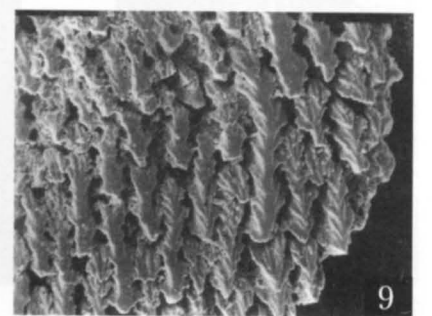
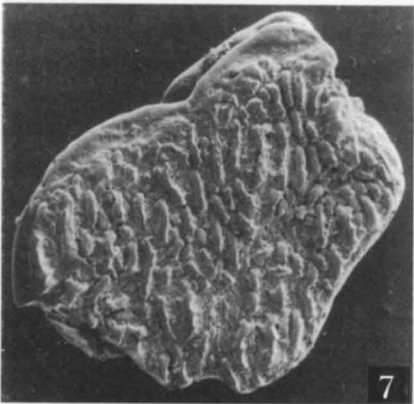
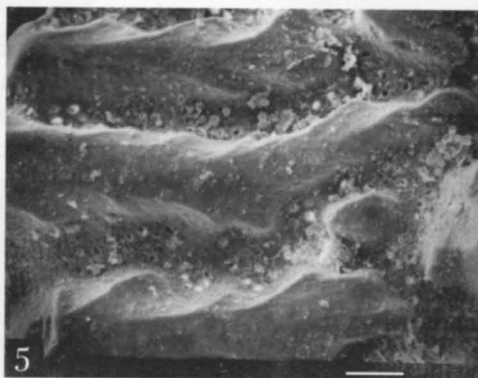
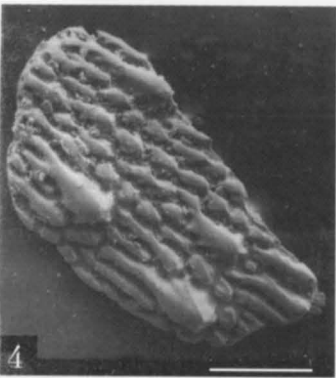
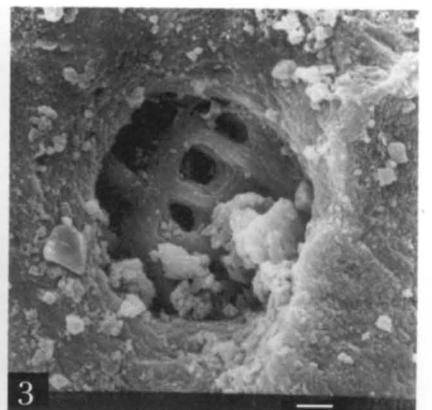
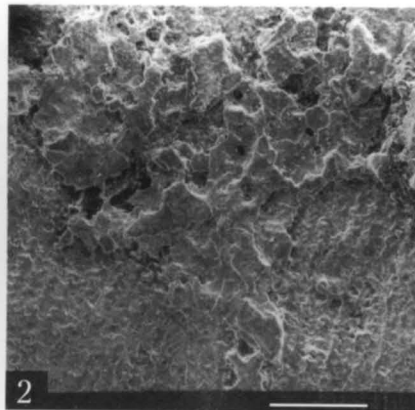
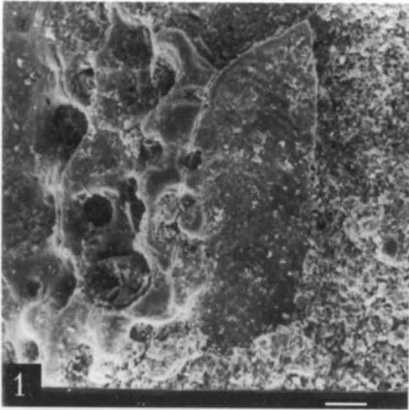


Табл. VII. *Thyestes verrucosus* Eichwald, 1854. О. Сааремаа, Эстония; роотсикюлаский горизонт, верхний венлок, нижний силур.

Фиг. 1–6: дорсальная сторона головоуловищного щита: 1 – экз. ПИН, № 256/537, ядро, общий вид, масштаб – 1 см; 2 – экз. ПИН, № 1628/10, отпечаток с фрагментами экзоскелета, передняя часть щита, масштаб – 1 мм; 3 – экз. ПИН, № 1628/30, бугорки среднего и малого размеров на поверхности щита, масштаб – 100 мкм; 4 – экз. ПИН, № 1628/9, крупный бугорок на интерзональной составляющей щита с сохранившейся апикальной частью (шип), масштаб – 0,5 мм; 5 – экз. ПИН, № 1628/23, уплощенные зубчики на боковом крае щита, масштаб – 0,5 мм; 6 – экз. ПИН, № 1628/31, парные «сенсорные» бугорки на поверхности интерзональной составляющей щита, масштаб – 100 мкм. Фиг. 7 – экз. ПИН, № 1628/12, удлиненные бугорки на вентральной стороне рога. Масштаб – 0,5 мм [Афанасьева, 1991: табл. VI, фиг. 2, 6, табл. XI, фиг. 3, табл. XII, фиг. 1, 4].

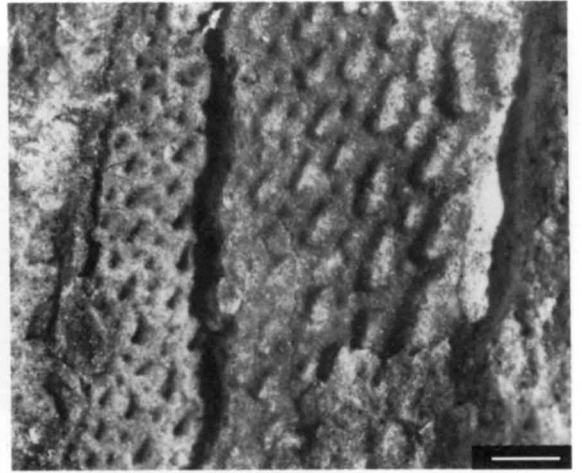
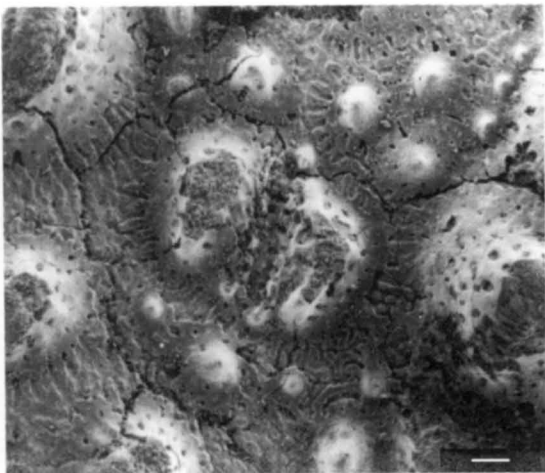
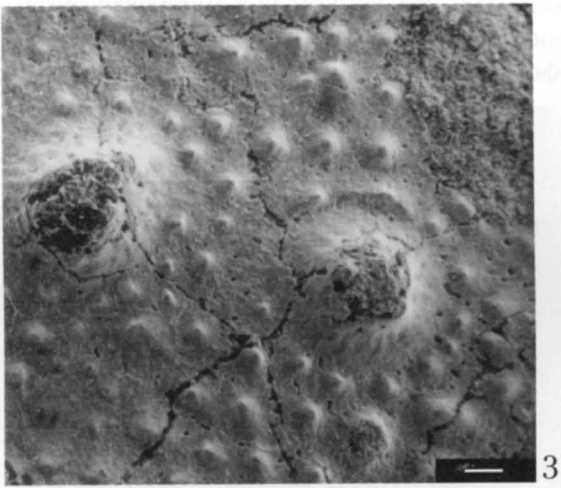
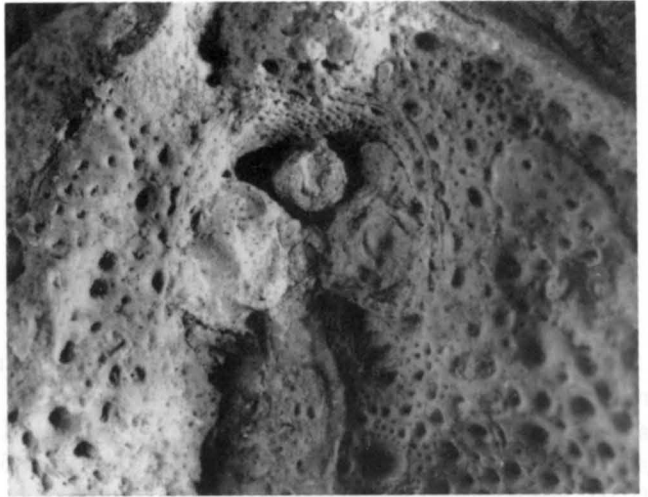


Табл. VIII. Фиг. 1–4. *Witaaspis schrenkii* (Pander, 1856). О. Сааремаа, Эстония; роотсикюлаский и паадлаский горизонты, верхний венлок – нижний лудлов, силур. Дорсальная сторона щита, общий вид: 1 – экз. ПИН, № 3256/521, ядро; 2 – экз. ПИН № 3256/529, отпечаток с фрагментами экзо- и эндоскелета; масштаб – 0,5 см [Афанасьева, 1991: табл. XIII, фиг. 1, 2]. Скульптура экзоскелета: 3 – экз. ПИН, № 1628/13, бугорки на поверхности щита; 4 – экз. ПИН, № 1628/25, группы бугорков, разбитые бороздами на полигональные поля (вид с внутренней стороны экзоскелета, часть ткани среднего слоя и базальный слой отсутствуют), масштаб – 100 мкм [Афанасьева, 1991: табл. VII, фиг 3].

Фиг. 5–7. *Septaspis pectinata* Afanassieva, 2000. Голотип – ПИН, № 4765/45. Местонахождение на р. Спокойная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; устьспокойнинская свита, лудлов, верхний силур. Фрагмент экзоскелета: 5 – общий вид (масштаб – 100 мкм), 6 – микрорельеф на поверхности бугорков (масштаб – 30 мкм), 7 – перфорированная септа (масштаб – 10 мкм) [Afanassieva, 2000: pl. 2, fig. 3a, e].

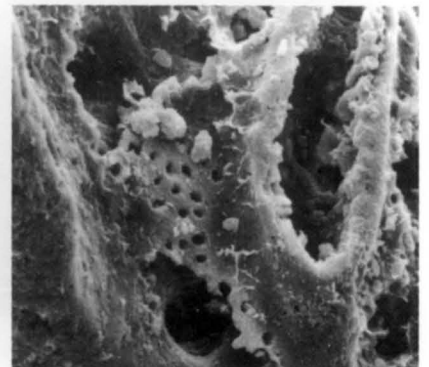
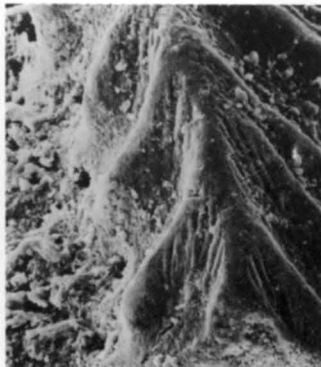
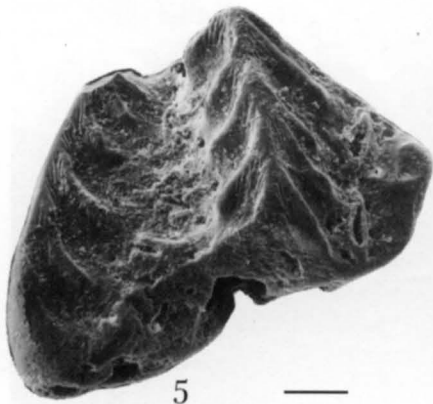
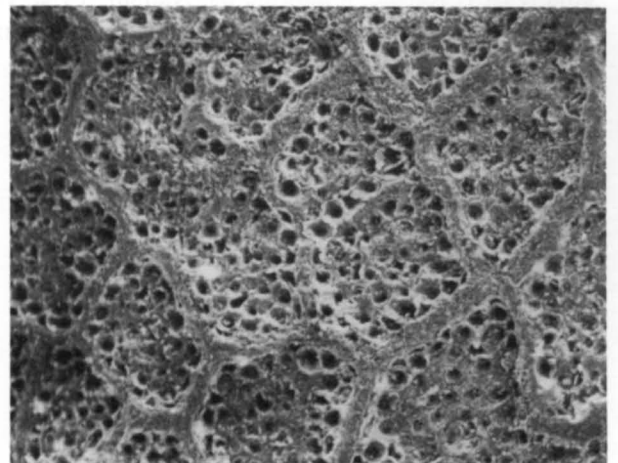
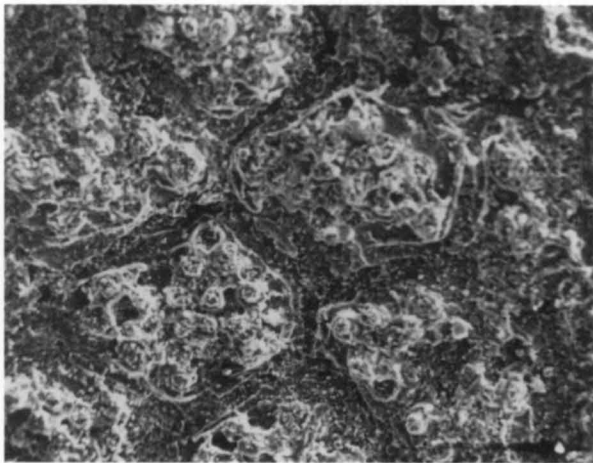


Табл. IX. Фиг. 1, 3–4. *Tannuaspsis levenkoi* Obruchev, 1956. Местонахождение Юргу-Даг, Тува, Россия; хондергейская, самагалтайская или кендейская свиты, лохков – прагиен, нижний девон. Голотип – ПИН, № 1013/1: 1 – ядро с дорсальной стороны с фрагментами эндоскелета и часть отпечатка вентральной стороны щита, масштаб – 1 см; 3 – отпечатки бугорков вентральной стороны щита, масштаб – 1 мм [Афанасьева, 1991: табл. XIV, фиг. 1, 4]. Экз. ПИН, № 1013/16: 4 – отпечатки бугорков с дорсальной стороны щита с частично сохранившимся экзоскелетом, масштаб – 1 мм [Афанасьева, 1991: табл. XIV, фиг. 3].

Фиг. 2. *Tannuaspsis* cf. *T. levenkoi* Obruchev, 1956. Экз. ПИН, № 1013/2. Местонахождение Юргу-Даг, Тува, Россия; хондергейская, самагалтайская или кендейская свиты, лохков – прагиен, нижний девон. Часть отпечатка дорсальной стороны щита. Масштаб – 1 см [Афанасьева, 1991, табл. XIV, фиг. 2].

Фиг. 5. *Tuvaspsis margaritae* Obruchev, 1956. Голотип – ПИН, № 1013/7. Местонахождение к юго-западу от г. Кызыл в районе оз. Хадын, Тува; самагалтайская свита, лохков, нижний девон. Часть ядра щита с дорсальной стороны с фрагментами экзоскелета, туловищные чешуи. Масштаб – 1 мм [Афанасьева, 1991, табл. XIV, фиг. 5].

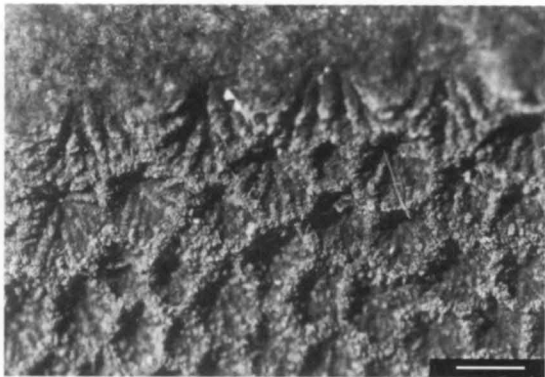
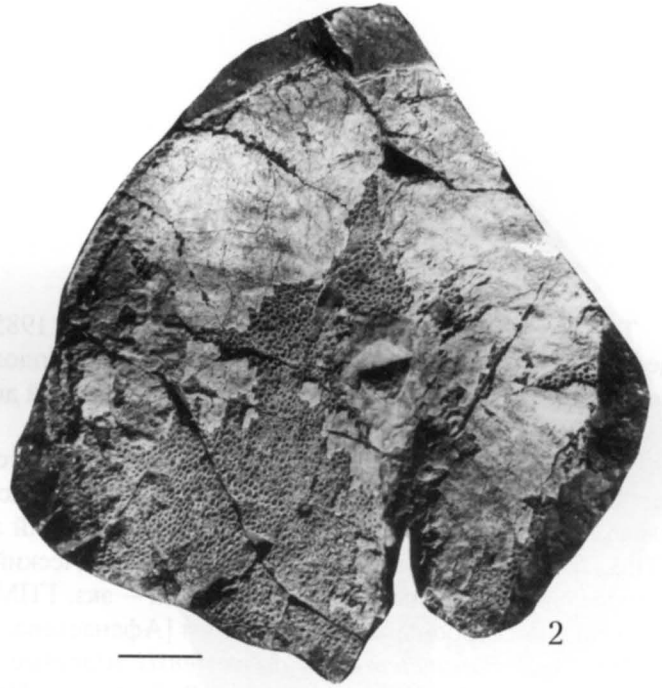


Табл. X. Фиг. 1. *Mimetaspis glazewskii* Janvier, 1985. Экз. LIG (ЛитНИГРИ), № 5-712. Местонахождение в окрестностях с. Бураковка, р. Днестр, Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии, верхний лохков – ? нижний прагиен, нижний девон. Ядро дорсальной стороны щита. Масштаб – 1 см [Афанасьева, 1991, табл. XV, фиг. 1].

Фиг. 2–3. *Pattenaspis rogalai* (Balabai, 1962). Местонахождение в окрестностях с. Городница, Городенковский р-н (Подолия), Ивано-Франковская область, Украина; иваневский горизонт или устечковская свита днестровской серии, нижний – средний жедин (лохков), нижний девон. 1 – лектотип – ГПМ, № 17311, Государственный природоведческий музей (Львов), ядро головотуловищного щита с дорсальной стороны; 2 – паралектотип – экз. ГПМ, №17310, часть ядра головотуловищного щита с дорсальной стороны. Масштаб – 1 см [Афанасьева, Войчишин, 1991: рис. 2; табл. IX, фиг. 1, 2].

Фиг. 4–5. *Parameteoraspis dobrovlensis* Afanassieva, 1991. Голотип - LIG (ЛитНИГРИ), № 5-538. Местонахождение в окрестностях с. Добровляны, Подолия, Украина; вероятно иваневский горизонт, лохков, нижний девон. Дорсальная часть ядра с фрагментами экзоскелета. Масштаб – 1 см [Афанасьева, 1991: табл. XV, фиг. 2, 3].

Таблица X

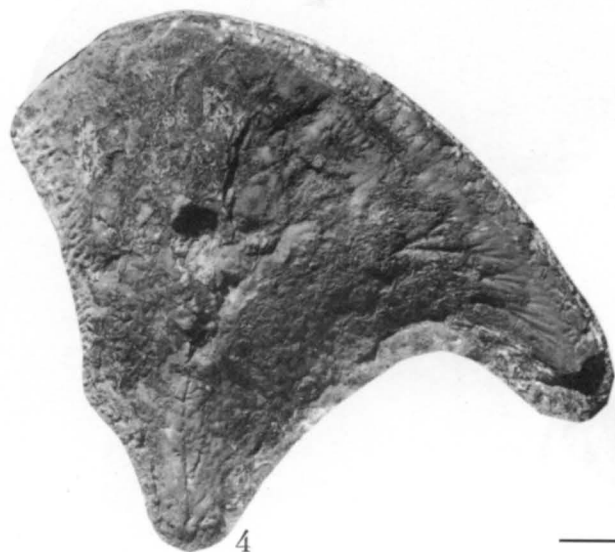


Табл. XI. Фиг. 1–3. *Benneviaspis zychi* Afanassieva, 1989. Голотип – ПИН, № 3692/88а, б. Села Киданов-Сапова, р. Днестр, Подолия, Украина; хмелевская свита днестровской серии, нижний прагиен, нижний девон. 1, 2 – ПИН, № 3692/88а, ядро дорсальной стороны щита (1 – хорошо видно место ветвления канала se_{11}); 3 – ПИН, № 3692/88б, противоотпечаток дорсальной стороны щита. Масштаб – 1 см. (Афанасьева, 1991: табл. XVI, фиг. 1, 2).

Фиг. 4. *Benneviaspis talimaae* Afanassieva, 1990. Голотип – LIG (ЛитНИГРИ), № 5-711. Местонахождение в окрестностях с. Городница на левом берегу Днестра, Подолия, Украина; верхняя часть усечковской свиты днестровской серии, верхний лохков, нижний девон. Передняя часть ядра головоуловищного щита с дорсальной стороны. Масштаб – 1 см.

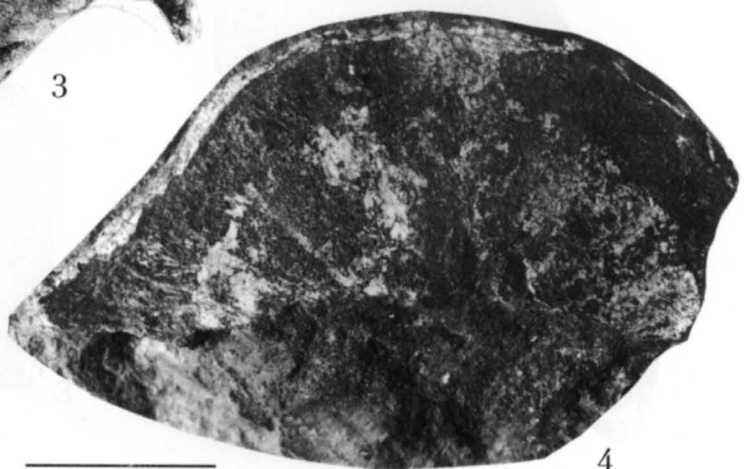
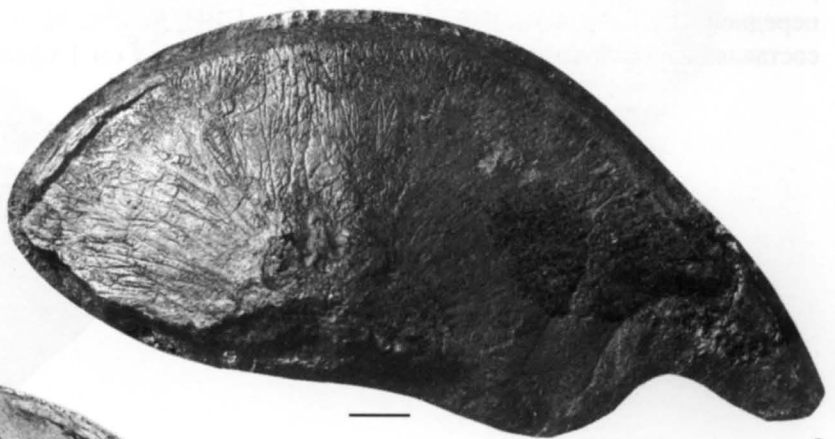
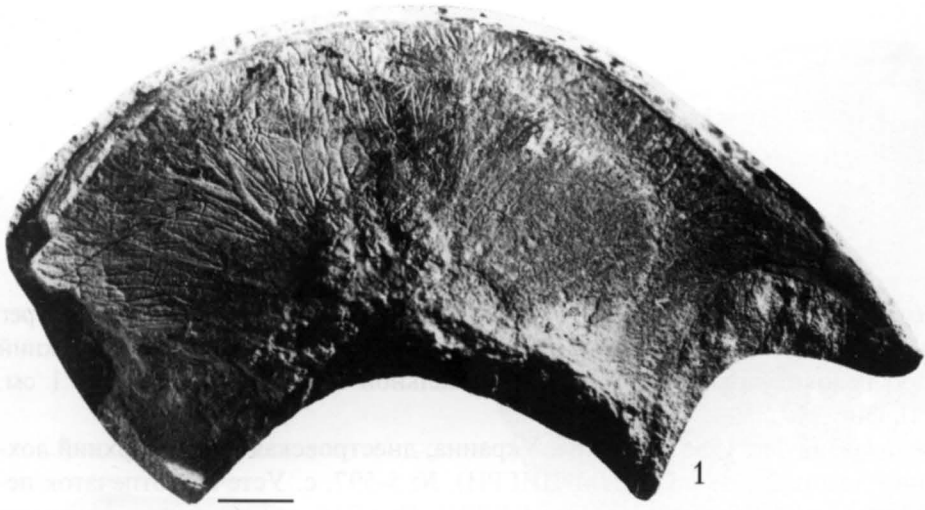


Табл. XII. Фиг. 1. *Citharaspis junia* Afanassieva, 1989. Голотип – ПИН, № 3592/93а. Правый берег р. Стрыпа, села Киданов-Сапова, Подолия, Украина; хмелевская свита днестровской серии, нижний прагиен, нижний девон. Ядро головуловищного щита с дорсальной стороны. Масштаб – 1 см. [Афанасьева, 1991: табл. XVII, фиг. 1].

Фиг. 2–4. *Zychaspis siemiradzki* Janvier, 1985. Подолия, Украина; днестровская серия, верхний локков – нижний прагиен, нижний девон. 2 – экз. LIG (ЛитНИГРИ), № 5-597, с. Устечко, отпечаток передней части дорсальной стороны щита; 3 – экз. LIG (ЛитНИГРИ), № 5-716, с. Городница, отпечаток передней части дорсальной стороны щита; 4 – ПИН, № 3592/98, отпечаток рога и части интерзональной составляющей с фрагментами эндоскелета. Масштаб – 1 см. [Афанасьева, 1991: табл. XX, фиг. 1–3].



Табл. XIII. Фиг. 1–4. *Heraspis kozłowskii* (Zych, 1937). Местонахождения в окрестностях с. Устечко, Подолия, Украина; устечковская свита, днестровская серия, верхний лохков – нижний прагиен, нижний девон. 1 – экз. LIG (ЛитНИГРИ), № 5-718а, дорсальная часть ядра с фрагментами экзоскелета; 2, 3 – экз. ПИН, № 3592/103, отпечаток дорсальной стороны щита с фрагментами эндоскелета: 2 – вид сверху, 3 – вид сбоку; 4 – экз. ПИН, № 3592/105, отпечаток рога и части интерзональной составляющей с фрагментами экзо- и эндоскелета. Масштаб – 1 см [Афанасьева, 1991: табл. XVIII, фиг. 1, 2; табл. XIX, фиг. 1, 2].

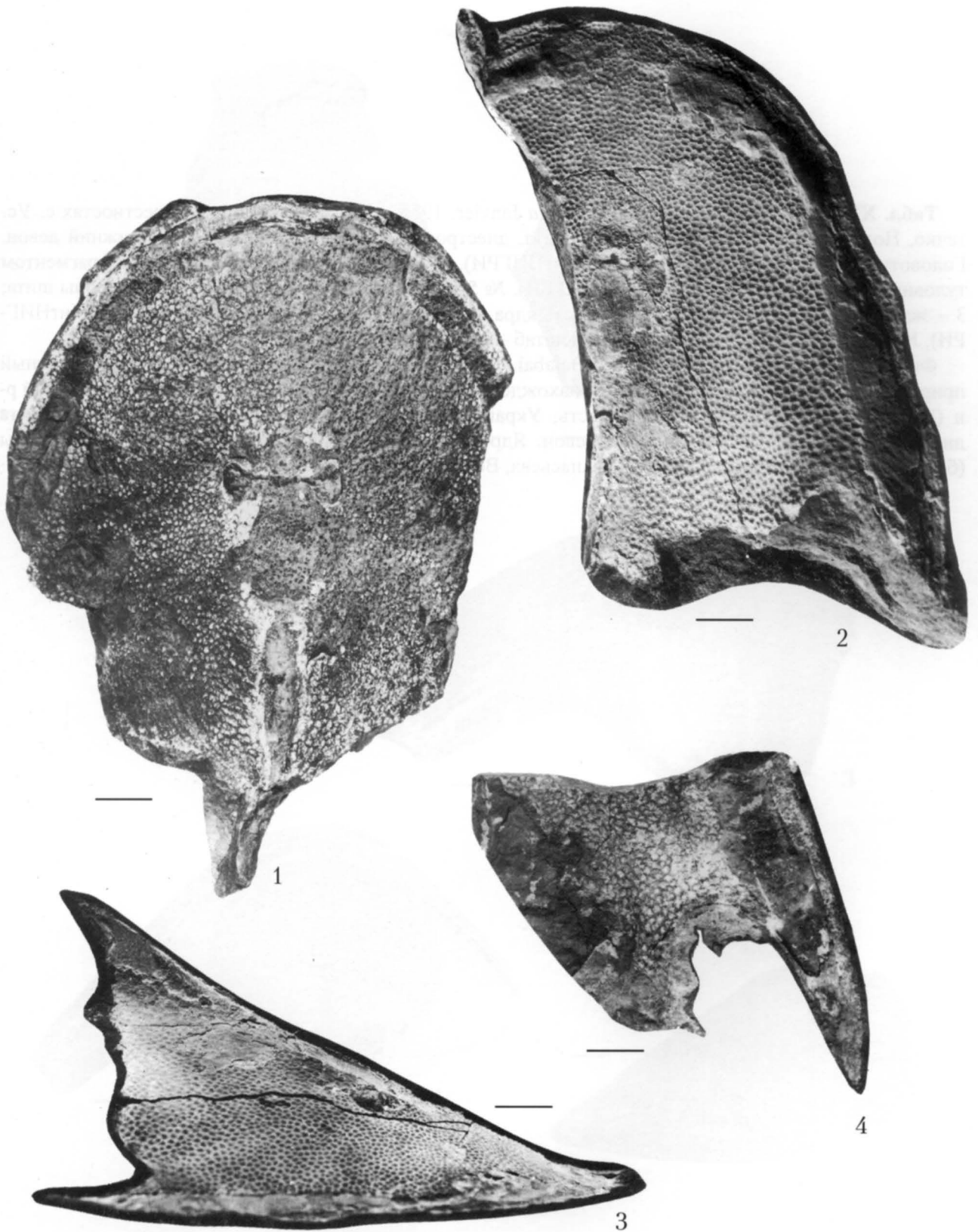


Табл. XIV. Фиг. 1–4. *Stensiopelta pustulata* Janvier, 1985. Местонахождения в окрестностях с. Устечко, Подолия, Украина; устечковская свита, днестровская серия, верхний лохков, нижний девон. Головотуловищные щиты: 1 – экз. LIG (ЛитНИГРИ), № 5-636а, дорсальная часть ядра с фрагментом туловищного отдела; 2 – экз. LIG (ЛитНИГРИ), № 5-715, отпечаток части дорсальной стороны щита; 3 – экз. ПИН, № 3592/101, дорсальная часть ядра с фрагментами экзоскелета; 4 – экз. LIG (ЛитНИГРИ), № 5-709, вентральная часть ядра. Масштаб – 1 см [Афанасьева, 1991: табл. XXI, фиг. 1–4].

Фиг. 5. "*Cephalaspis*" *microlepidota* Balabai, 1962. Лектотип – ГПМ, № 25564, Государственный природоведческий музей (Львов). Местонахождение в окрестностях с. Городница, Городенковский р-н (Подолия), Ивано-Франковская область, Украина; иваневский горизонт или устечковская свита днестровской серии, лохков, нижний девон. Ядро головотуловищного щита с дорсальной стороны (без правого рога). Масштаб – 1 см [Афанасьева, Войчишин, 1991: табл. IX, фиг. 3, 4].

Таблица XIV

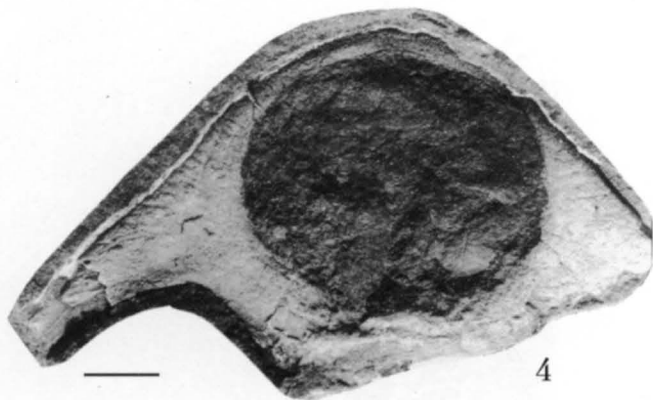
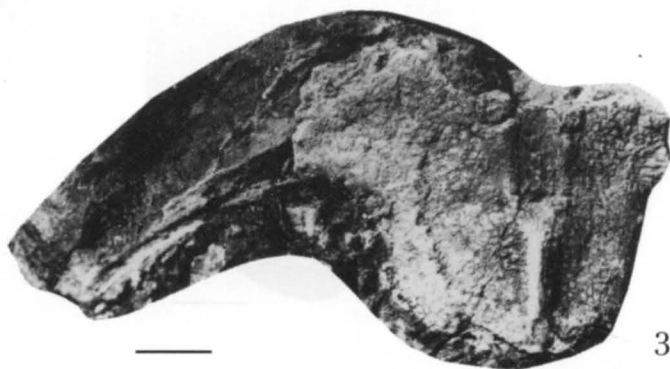


Табл. XV. Фиг. 1–2. *Diademaspis stensioei* Afanassieva, 1989. Местонахождение в окрестностях с. Устечко, Подолия, Украина; устечковская свита днестровской серии, верхний лохков, нижний девон. 1 – голотип – ПИН, № 3592/95, часть отпечатка дорсальной стороны щита (правая сторона) с фрагментами экзо- и эндоскелета; 2 – экз. ПИН, № 3592/96, отпечаток рога и части интерзональной составляющей щита. Масштаб – 1 см [Афанасьева, 1991: табл. XXII, фиг. 1, 3].

Фиг. 3–5. *Pemoraspis kirkinskayae* Obruchev, 1961. Голотип – ПИН, № 1642/1. Чазы-Койза, Южно-Минусинская впадина, Хакасия, Россия; илеморовская свита, живет, средний девон. Отпечаток дорсальной стороны щита и части туловищного отдела с фрагментами экзоскелета. 3 – общий вид, масштаб – 1 см; 4 – тессеры рядом с орбитой, масштаб – 1 мм; 5 – туловищные сегменты, масштаб – 1 мм.

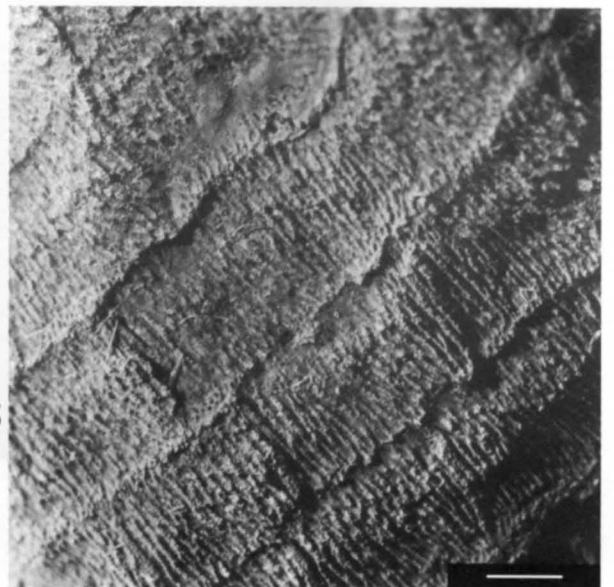
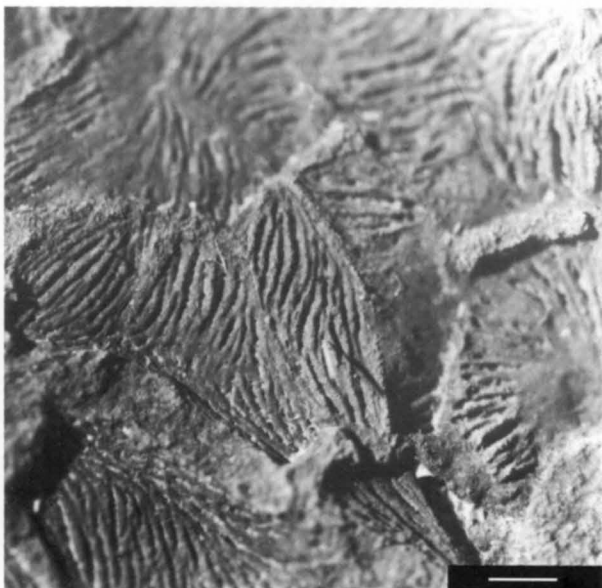
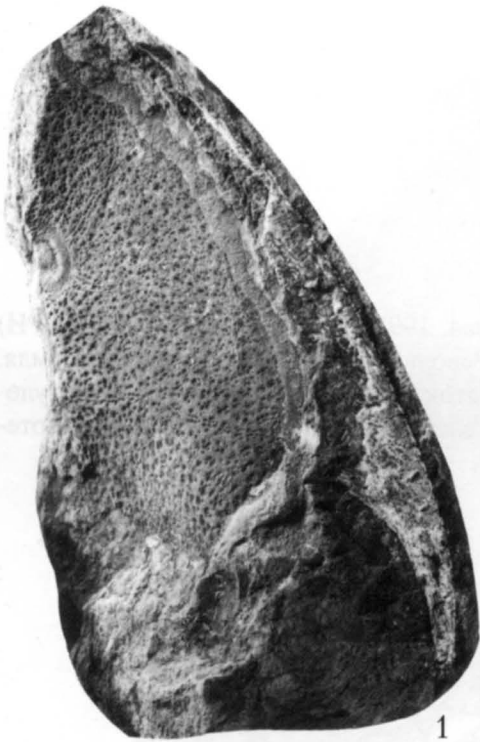


Табл. XVI. *Ungulaspis arctoa* Afanassieva et Karatajütè-Talimaa, 1998. Голотип – LIG (ЛитНИГРИ) № 35-670. Местонахождение на р. Подъемная, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; североземельская свита, лохков, нижний девон. Отпечаток дорсальной стороны головотуловищного щита и части туловища с фрагментами экзо- и эндоскелета (x 1,2) [Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998: табл. VI].

Таблица XVI

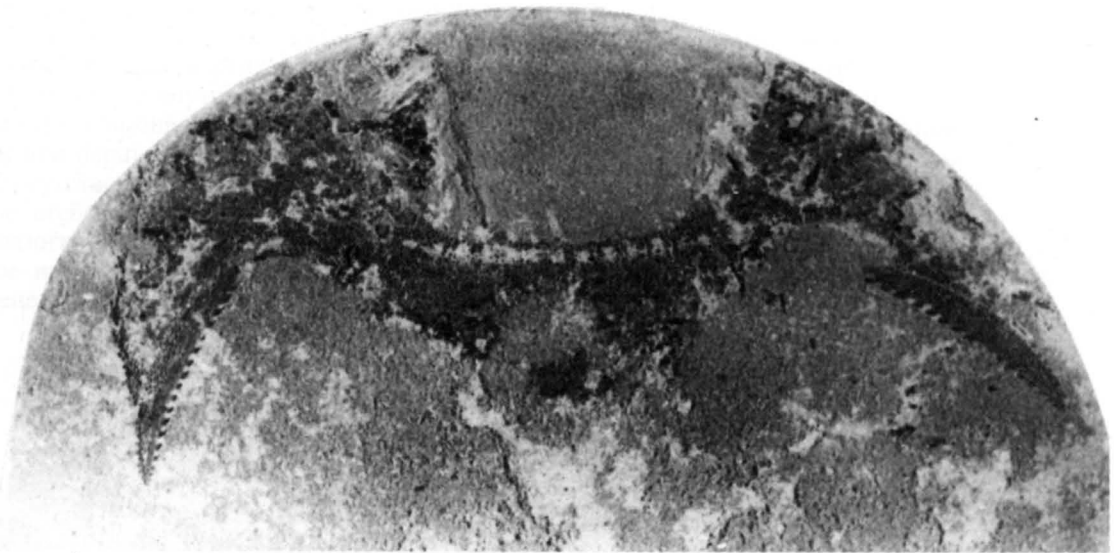


Табл. XVII. Фиг. 1–2. *Balticaspis latvica* Lyarskaya, 1981. Голотип – LDM, № 58-5, Музей естественной истории Латвии (Рига), скважина Талсы-55, Латвия; пярнуский горизонт, эйфель, средний девон. 1 – отпечаток вентральной стороны щита (без переднего края); 2 – противоотпечаток вентральной стороны щита (без переднего края). Масштаб – 1 см.

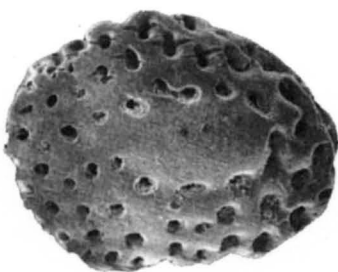
Фиг. 3–4. *Afanassiaspis porata* Otto et Laurin, 2001. Голотип – MB, f. 3785. Местонахождение Тоги Рõngu, южная Эстония; пярнуский горизонт, самая нижняя часть эйфеля, средний девон. Отдельная тессера: 3 – вид сверху; 4 – вид сбоку. Масштаб – 0,1 см, по [Otto, Laurin, 1999: fig. 1A, B].



1



2



3



4

Gnathostomata. Челюстноротые

Краткая характеристика (Л.И. Новицкая)

Исходно первичноводные позвоночные животные (Pisces), связанные происхождением с Agnatha. Одна из передних висцеральных дуг преобразована в челюсти. Жаберные дуги (Pisces) дифференцированы, не сливаются с эндокранием, расположены внутрь по отношению к жаберным лепесткам, формирующимся из эктодермы. Дыхание жаберное (Pisces) или жаберное и легочное (Pisces, Amphibia), или легочное (высшие Tetrapoda). Имеется кожное дыхание. Эндокраний хрящевой или имеет перихондральные окостенения, или окостеневают (Pisces). Во внутреннем ухе присутствуют три полукружных канала (вертикальные и горизонтальный). Есть только внутреннее ухо или, кроме него, среднее и – у высших тетрапод – наружное. Носовые мешки парные. Кроме наружных ноздрей, могут присутствовать внутренние (хоаны). Ольфакторные стебельки развиты или отсутствуют. Общий назогипофизный ход отсутствует. Общее наружное назогипофизное отверстие отсутствует. В онтогенезе обонятельный орган не связан с гипо-

физом. Экзоскелет иногда в виде чешуй. На голове и передней части туловища в некоторых древних группах развит панцирь (Pisces: кл. Placodermi; некоторые Tetrapoda). Экзоскелет состоит из разновидностей дентина и кости, содержащей остеоциты или остеоциты в костной ткани, могут отсутствовать (некоторые Pisces). Парные конечности низших гнатостом в виде плавников (Pisces), у высших (тетрапод) они построены по типу пятипалой конечности. Хвостовые плавники разнообразны по форме, имеются у первичноводных и вторичноводных гнатостом. Жизненный цикл связан с водой полностью или частично, или не связан. Зародышевые оболочки (амнион и аллантаис) отсутствуют (Anamnia) или имеются (Amniota).

Gnathostomata в эволюции освоили различные среды обитания – водную, наземную, воздушную. В постдевонской истории Земли они составляют основную массу позвоночных – от рыб до высших млекопитающих включительно. Силур – ныне. Надклассы: Pisces, Tetrapoda.

Надкласс Pisces. Рыбы

Краткая характеристика (Л.И. Новицкая)

Первичноводные челюстноротые позвоночные животные. Есть только внутреннее ухо. Дыхание жаберное или жаберное и легочное. Панцирь на голове и передней части туловища присутствует (древние группы: Placodermi) или отсутствует. В костной ткани остециты имеются или отсутствуют. Парные конечности в виде плавников, иногда

присутствуют дополнительные парные плавники (Acanthodei). Есть непарные плавники. Жизненный цикл полностью связан с водой. Зародышевые оболочки (амнион и аллантаис) отсутствуют. Силур – ныне. Классы: вымершие в палеозое – Placodermi, Acanthodei; ныне существующие – Chondrichthyes, Sarcopterygii, Actinopterygii.

Класс Sarcopterygii. Мясистолопастные

Краткая характеристика (Э.И. Воробьева)

Нейрокраний у древних форм окостеневает в виде сплошной коробки (Dipnoi, возможно, некоторые древнейшие Crossopterygii) либо двумя блоками – этмосфеноидный и отико-окципитальный (большинство Crossopterygii, возможно, некоторые древнейшие дипнои). В ходе эволюции в нейрокрании происходит постепенное замещение кости хрящом. У многих имеются внутренние носовые отверстия (хоаны) и легочное дыхание. Имеется squamosum и югальный сенсорный канал. Гиомандибула крепится к нейрокранию двумя головками. Обычно имеются развитые гулярные пластинки, лучи жаберной крышки (бранхиостегальные лучи) немногочисленные. Хорда сохраняется в течение всей жизни. У низших форм два спинных плавника.

Парные плавники, а иногда и непарные – с мясистыми лопастями, покрытыми чешуей. Эндоскелет грудных плавников монобазальный – крепится к скапулокоракويدу одним элементом; построен по типу архиптеригия. Имеется клоака. Чешуя исходно ромбическая, космоидного типа (покрыта сплошным паркетом космина). В костной ткани различаются три слоя: наружный – пластинчатая кость, средний – губчатая кость, базальный (изопединовый) – пластинчатая кость с горизонтальной ориентацией полостей остеобластов. В процессе эволюции происходит редукция космина в покровах. Выделяются два подкласса: Crossopterygii, Dipnoi.

Распространение. Повсеместно. Нижний девон – ныне.

Подкласс Crossopterygii. Кистеперые рыбы

Э.И. Воробьева

Морфология

Краткая общая характеристика. Кистеперые рыбы – первичноводные челюстноротые позвоночные с исходно плотным покровом в виде паркета ромбических чешуй на теле, несущих космин. Большинство их представителей обитало в морских и континентальных водоемах палеозоя, достигнув расцвета в девоне. Древнейшие находки известны из отложений нижнего девона. В мезозое прослеживаются остатки только одной группы – Actinistia [Воробьева, Обручев, 1964], которая сохранилась и до наших дней как “живое ископаемое”, представленное целакантом (*Latimeria*), обнаруженным в глубинах Индийского (у Коморских островов) и Тихого (у берегов Индонезии) океанов.

Древнейшие представители по внешнему облику однотипны, характеризуются торпедообразной формой тела (овально-вертикального в поперечном сечении), небольшими размерами (10–40 см), гетероцеркным, либо дифицеркным хвостом (рис. 1), сближенным со спинным и анальным плавниками, и широко раздвинутыми парными плавниками, несущими небольшие мясистые лопасти [Jarvik, 1948; Moy-Thomas, Miles, 1971]. В основании плавников имеются обычно парные килевые чешуи, обеспечи-

вающие их жесткость и устойчивость. Судя по всему, это были быстроплавающие хищники-преследователи. В ходе эволюции в ряде групп отмечается увеличение размеров тела (до 2–6 м), его удлинение, приобретение вальковатой формы, увеличение мясистых лопастей в грудных плавниках, появление третьей лопасти в хвосте. Одновременно прослеживается редукция космина в покровах и преобразование ромбической чешуи в округлую. Формы с подобным обликом, по-видимому, переходят к малоподвижному образу жизни и становятся подстерегающими хищниками [Andrews, Westoll, 1970a,b; Moy-Thomas, Miles, 1971; Воробьева, 1977].

Специфической чертой кистеперых рыб является подразделение мозговой коробки на два блока: передний (этмосфеноидный) и задний (отико-окципитальный) (рис. 2), которые покрыты париемальными и постпариемальными щитами крыши черепа (рис. 3). Топографически эти блоки соответствуют трабекулярному и парахордальному отделам эмбрионального нейрокrania позвоночных [Beer de, 1937; Romer, 1937, 1966]. Сохранение этой черты в дефинитивном состоянии у кистеперых рыб связывается с адаптацией к питанию крупной добычей [Thomson, 1967] и с педоморфозом, т.е. вос-

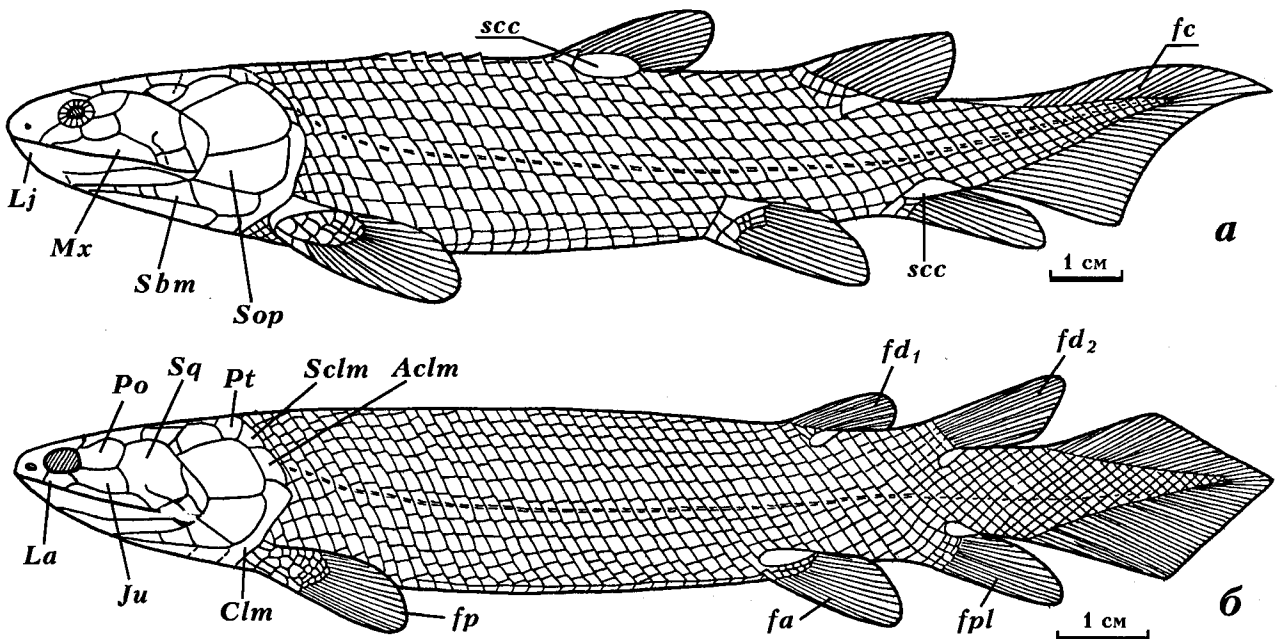


Рис. 1. Реконструкция остеолепидидных Crossopterygii: а – *Osteolepis macrolepidotus*; б – *Gyropterychius agassizi* (модифицировано по [Jarvik, 1948])

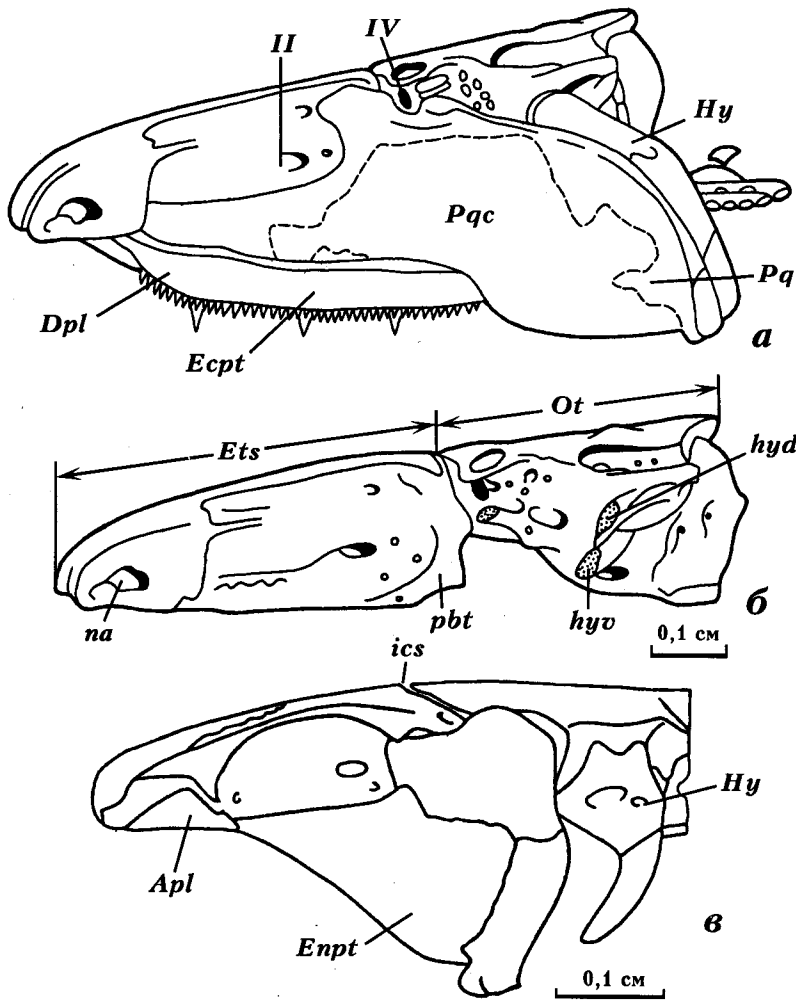


Рис. 2. Блочный состав черепа у Rhipidistia (а, б) и Actinistia (в): а – череп *Eusthenopteron foordi* с небо-квадратным комплексом; б – мозговая коробка *E. foordi* сбоку; в – череп *Nesides schmidti* с небо-квадратным комплексом (модифицировано по [Jarvik, 1954; Moy-Thomas, Miles, 1971])

произведением личиночных признаков предков во взрослом состоянии потомков. Последнее согласуется с тем, что у древнейших aberrantных кистеперых, таких как *Youngolepis* [Chang, 1982], равно как и у дилпной, мозговая коробка была монолитна. Оба отдела нейрокrania соединены третьим блоком висцерального происхождения – небо-квадратным комплексом [Jarvik, 1954] (рис. 2), характер связей которого с мозговой коробкой варьирует в разных группах крессоптеригий даже на родовом уровне [Moy-Thomas, Miles, 1971; Воробьева, 1977, 1992; Chang, Yu, 1984].

Ископаемые остатки кистеперых рыб обнаружены в континентальных и морских отложениях палеозоя-мезозоя всех материков. Чаще они фрагментарны и представлены обломками костей, чешуей и изолированными зубами. Целые черепа и скелеты встречаются гораздо реже. Они известны, в частности, из отложений девона-карбона Шотландии, Латвии, Канады, Китая, С. Америки и Австралии [Jarvik, 1948; 1972; 1980; Schultze, 1973, 1974; Thomson, 1973; Vorobyeva, 1980; Chang, 1982; Andrews, 1985; Long, 1985a,b,c; 1987; Schultze, Arsenault, 1987; Ahlberg, 1989; Young et al., 1992; Cloutier, 1996; Ahlberg, Johanson, 1997; Long et al., 1997].

функциональные комплексы (париетальный и постпариетальный щиты, щечная пластина, жаберные кости, гулярная серия) с определенной подвижностью относительно друг друга; изометрические пропорции черепной крыши; две пары наружных ноздрей.

В расположении дермальных костей черепной крыши Rhipidistia различаются серии, сходные с таковыми у древних лучеперых; в том числе – роstralная, построstralная, назальная, супраорбитальная, фронтальная (Panderichthyiformes), париетальная, постпариетальная, темпоральная, табулярная, оперкуло-гулярная, экстракапулярная серии (рис. 1, 3, 4, 5). Положение париетальных костей определяется присутствием пинеального отверстия, которое имеется у большинства кистеперых рыб, в том числе у остеолепиформов, пандерихтиформов и у древнейших рипидистий, таких как *Youngolepis* [Chang, 1982]. Оно отсутствует у ризодонтиформов, ониходонтиформов и поролепиформов (рис. 5ж). У *Powichthys* (рис. 5з), близкого к поролепиформам, это отверстие расположено впереди parietalia [Jessen, 1975, 1980]. У *Panderichthys* и *Elpistostege* впереди parietalia имеется парная кость, соответствующая "frontale" тетрапод [Worobjewa, 1973]. Относитель-

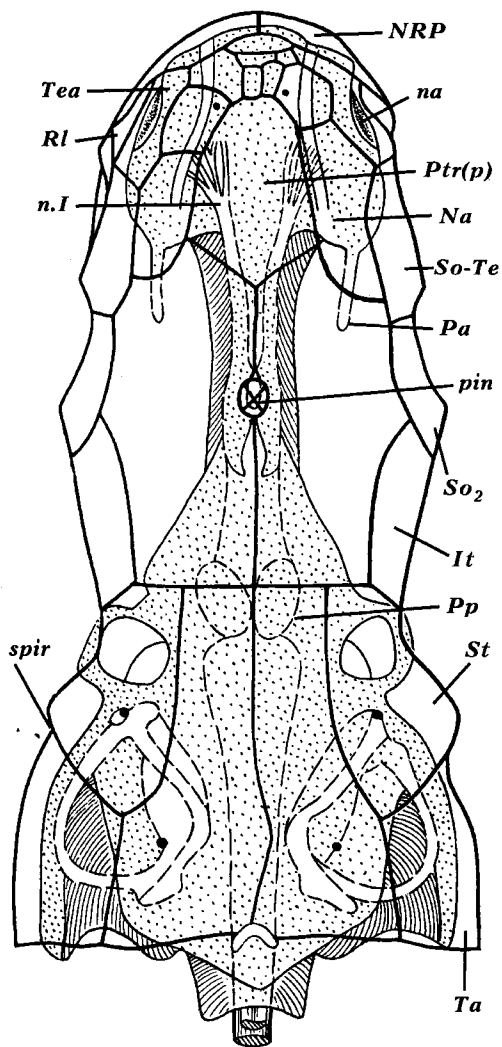


Рис. 3. Соотношение экзо- и эндоскелетных структур в черепе Rhipidistia: *Eusthenopteron foordi*, череп дорсально (модифицировано по [Jarvik, 1980]). Схема

ное расположение костей крыши, их перекрывание и слияние друг с другом различаются в разных отрядах. Так, постпариетальный щит остеолепиформов (как у пандерихтиформов и ониходотиформов построен из трех парных костей: postparietale, supra-temporale и tabulare (рис. 1, 3, 5а, г, д), соответствующих таковому у тетрапод. А у поролепиформов (рис. 5ж) имеется комплексное парное postparieto-supratemporale, которое, по всей видимости, является результатом слияния независимых костей предков. Соответственно, выделяются разные типы сочленения щитов крыши, характеризующие отряды [Andrews, 1973]. У некоторых остеолепиформов имеется extratemporale, расположенное латерально к tabulare (рис. 4, 5а, 6а). У *Powichthys* в области контакта щитов, занятой intertemporalia и supratemporalia (рис. 5з), прослеживаются вариации в числе этих костей и их топографии [Jessen, 1975, 1980; Воробьева, 1992]. В ходе эволюции имеет место уменьшение числа по-

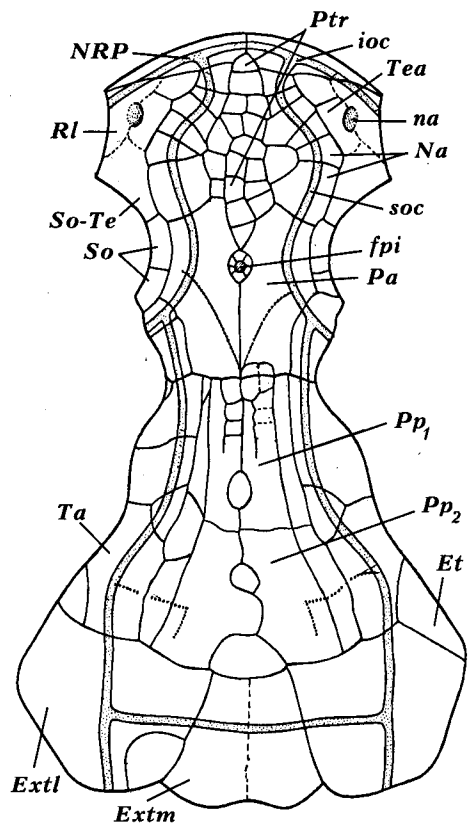


Рис. 4. Крыша черепа Rhipidistia: исходное, гипотетическое состояние (множественный состав костей и изометрические пропорции щитов) (по [Jarvik, 1948]). Схема

кровных костей крыши, особенно в роstralной и назальной сериях (рис. 5д, е). Наблюдается также каудальное смещение пинеального отверстия и относительное укорочение отико-окципитального блока и, соответственно, постпариетального щита [Воробьева, 1962, 1977].

В строении покровных костей щечной области (их топографии, числе и степени связанности друг с другом, участии в образовании орбит и спиракулярной вырезки, прохождении по ним сенсорных каналов) отмечаются широкие вариации [Stensiö, 1947; Jarvik, 1980], которые в определенной мере связаны с ювенилизацией [Schultze, 1984] или с пedomорфозом [Long, 1989, 1990]. Отмечается тенденция к консолидации щечных костей в щечную пластину у продвинутых форм [Воробьева, 1992].

Вентральная поверхность черепа занята крупными гулярными пластинами (*gularia lateralia*), расположенными между ветвями нижней челюсти (рис. 6б), от которых они отделены субмандибулярной серией (*Sbm*) и радиобранхиостегальными пластинками (*Rbr*), которые могут сливаться, формируя *radiosubmandibulare* (*Sbm-Rbr*). Между главными *gularia* может присутствовать непарная средняя кость – *gulare mediale* (*Gm*). Небо *Crossopterygii* относится к закрытому типу. Небная поверхность черепа выстлана сошниками, парасфеноидом и небо-

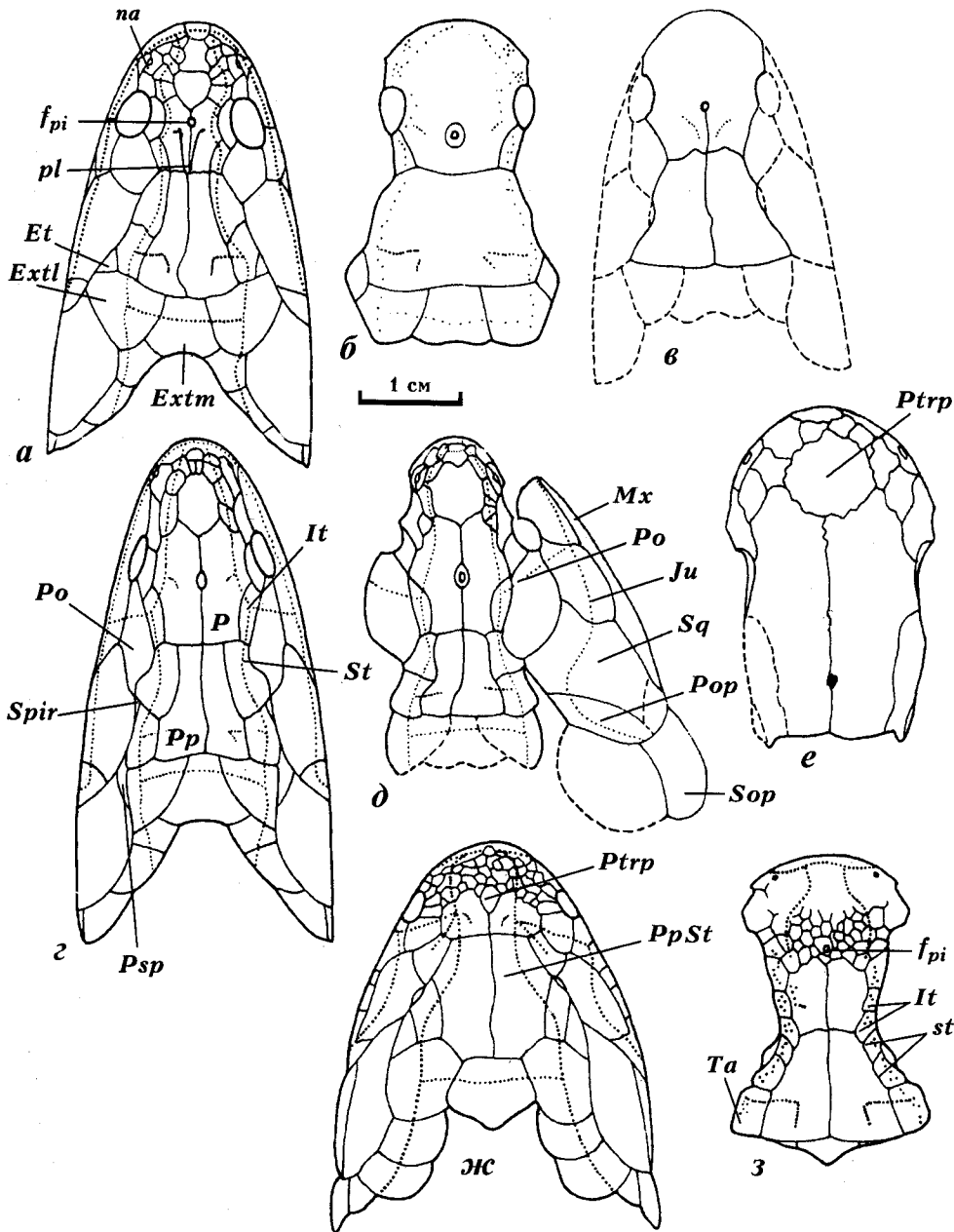


Рис. 5. Разнообразие в морфологии крыши черепа у Rhipidistia: а-в – Osteolepididae (а – *Osteolepis*, б – *Gyropterygius*, в – *Thursius*); г-е – Tristichopteridae (г – *Eusthenopteron*, д – *Jarvikina*, е – *Platycephalichthys*); ж – Holopterygiidae (*Holopterygius*); з – примитивная и специализированная форма (*Powichthys*) (а, б, г, ж – по [Jarvik, 1948, 1950a, 1972]; в, д, е – по [Воробьева, 1977]; з – по [Jessen, 1966b]). Схема

птеригонидными костями (рис. бв), несущими клыки, краевые зубы и зубную шагрень. Примитивными признаками являются: маленькие размеры сошников и отсутствие их контакта с парасфеноидом.

Характерной чертой *Crossopterygii* является развитая зубная система, представленная челюстными и небными клыками и краевыми зубами. Зубы имеют простое либо складчатое строение со свободной или заполненной балками дентина полостью пульпы. Складчатые зубы относятся к трем морфотипам: полиплокодонтному, зуспендонтному и дендродонтному (рис. 7) [Bystrow, 1939; Быстров, 1950; Schultze, 1969; Воробьева, 1978a]. В некоторых группах на переднем конце нижней челюсти развита зубная (парасимфизная) спираль [Jessen, 1967; Jarvik, 1972; Moy-Thomas, Miles, 1971].

Нейрокраний. Структуры нейрокrania, в особенности этмоидной области, являются предметом длительной дискуссии, связанной с происхождением тетрапод. Согласно Э. Ярвику [Jarvik, 1942, 1980], поролепидформы кардинально отличаются здесь от остеолепидформов, что служит основанием для выводов о дифилии современных амфибий (бесхвостых и хвостатых) и полифилии тетрапод. Однако, позже были установлены признаки сходства в структурах небной поверхности этмоида (в частности, в положении и строении небной ямы) и носовых капсул у древнейших остеолепидид с поролепидидами [Воробьева, 1962, 1977; Kulczycki, 1960; Thomson, 1964a; 1968; Vorobyeva, 1985]. Наиболее важной отличительной особенностью разных отрядов *Crossopterygii* является присутствие, либо отсутствие внутренних носовых

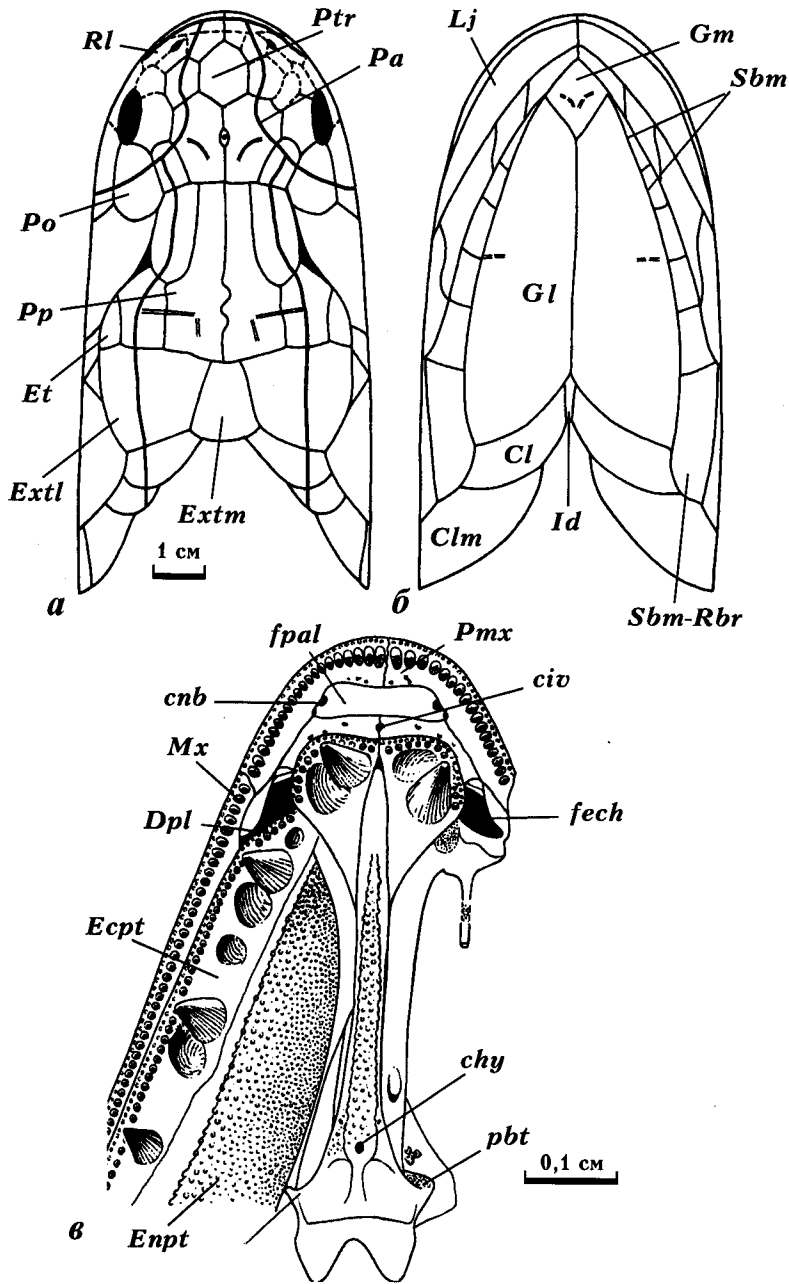


Рис. 6. Общее расположение костей на крыше (а), вентральной стороне черепа (б) и на небе (в) остеолепиформов: а, б – *Marsdenichthys longioccipitus* (модифицировано по [Long, 1985c]); в – *Eusthenopteron foordi* (по [Jarvik, 1944a])

отверстий – хоан, которые, по всей видимости, были приобретены на более поздних этапах эволюции костных рыб в связи с миграцией одной из наружных ноздрей в ротовую полость [Шмальгаузен, 1964; Медведева, 1975; Воробьева, 1992]. Хоаны, гомологичные хоанам тетрапод, установлены у остеолепиформов, в частности, у *Eusthenopteron foordi* (рис. 6в) [Jarvik, 1942], пандерихтиформов [Worobjewa, 1973; Vorobyeva, 1986], возможно, они имеются у лампролепиформов [Воробьева, 1977], у ризодонтиформов [Andrews, 1973] и некоторых поролепиформов [Ahlberg, 1991]. Хоаны отсутствуют у Actinistia [Millot, Anthony, 1965] и у Onychodontiformes [Andrews, 1973]. Специалисты по древним дипноям [Campbell, Barwick, 1984; Marshall, Schultze, 1992] пришли к заключению, что девонские их формы были морскими

донными обитателями и не имели легочного дыхания, т.е. хоан. Это подтверждает представление о том, что хоаны могли быть приобретены независимо в разных группах Sarcopterygii.

Пояса и аксиальный скелет. Плечевой пояс у всех Crossopterygii состоит из дермальных костей и эндоскелетного скапулокоракоида, который отличается характером сочленения с дермальными костями пояса и плечевой костью в разных группах (рис. 8) [Andrews, Westoll, 1970a,b; Rakoff, 1980; Janvier, 1980; Jarvik, 1944b; 1980]. В составе дермальных костей выделяются posttemporale, соединяющие пояс с черепом в области экстраскапулярной серии: supra- и anocleithrum, cleithrum, clavacula и extracleithrum (у Actinistia) [Andrews, 1973]. По характеру связей покровных костей пояса между

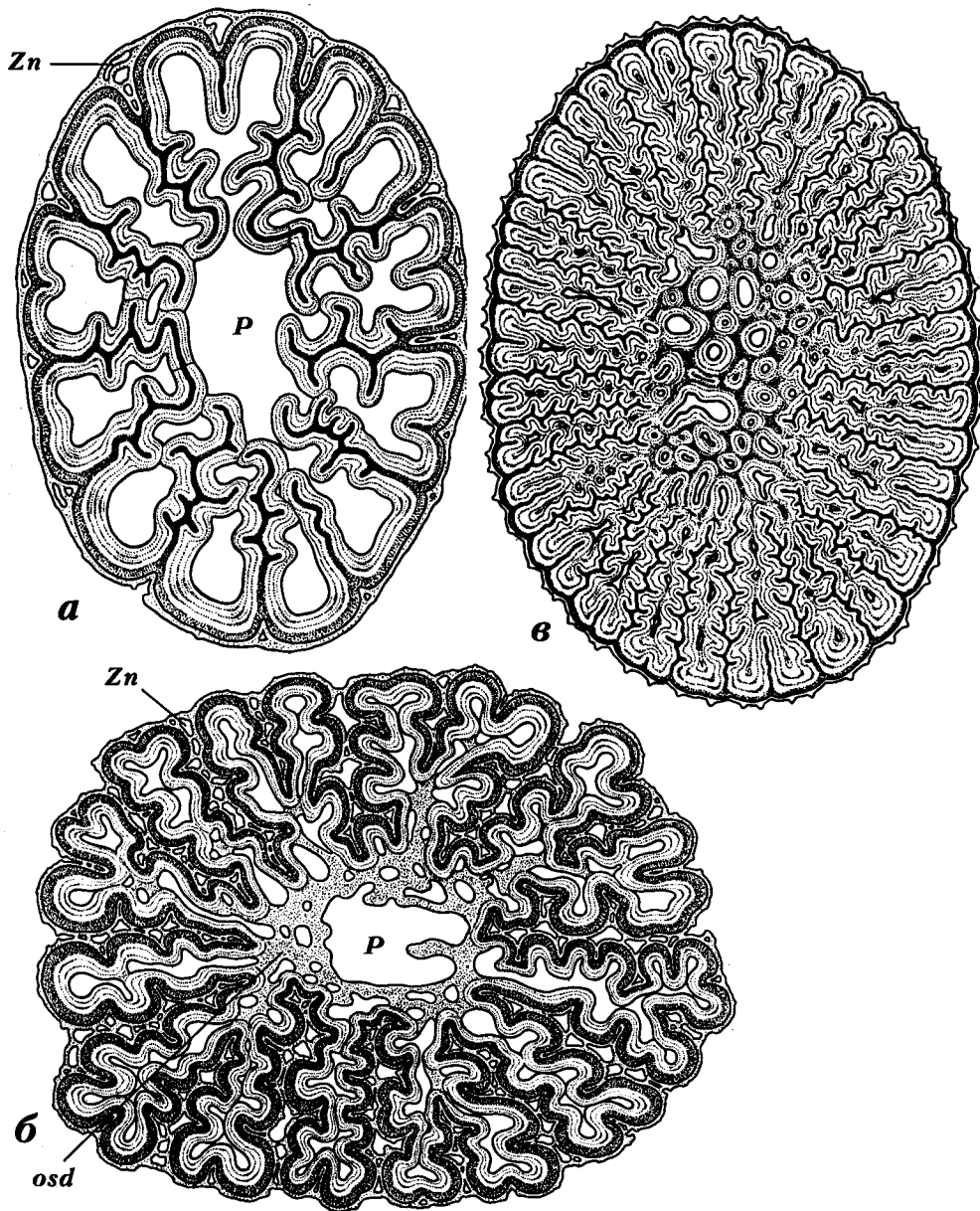


Рис. 7. Типы зубной структуры у Rhipidistia (поперечный срез зубов): а – полиплокодонтный (*Panderichthys*); б – зуспендондонный (*Eusthenopteron*); в – дендродондонный (*Glyptolepis*) (по [Bystrow, 1939]).
Схема

собой, с черепом, со скапулокоракондом и с плечевой костью среди рипидистий выделяются три морфотипа, характеризующие разные отряды [Воробьева, 1998].

Тазовый пояс, наиболее известный у позднедевонского остеолепиформы *Eusthenopteron foordi* [Jarvik, 1980], представлен треугольным окостенением с двумя ветвями, одна из которых связана дорсально с позвоночным столбом (рис. 9а). У *Actinistia* тазовый пояс состоит из двух пластин, сочленяющихся по средней линии [Moу-Thomas, Miles, 1971].

Эндоскелет парных плавников представлен унисериальным (остеолепиформы, ризодонтиформы, пандерихтиформы), либо бисериальным (поролепиформы, целакантиформы) архиптеригием (рис. 10). Проксимальный элемент эндоскелета, соответствующий базальному мезомеру, или стилоподию, гомологичен плечевой (бедренной) кости тетрапод

[Vorobyeva, 1992; Vorobyeva, Hinchliffe, 1996]. В его форме, строении и характере сочленения с поясом имеются вариации [Воробьева, 2000]. Второй мезомер – двойной в унисериальном архиптеригии (рис. 10а-д) и, очевидно, гомологичен зейгоподию тетрапод (рис. 10е). Дистальные элементы унисериального архиптеригия обнаруживают вариации в числе радиалей и их расположении, что указывает на морфогенетическую пластичность этого отдела скелета. В бисериальном архиптеригии (рис. 10ж) зейгоподий одиночный и является, по всей видимости, результатом слияния двух эмбриональных закладок [Дружинин, 1933; Воробьева, 1992], что подтверждено недавними исследованиями современного *Neoceratodus* [Joss, Longhurst, 2001].

Аксиальный скелет состоит из крупной, неподразделенной нотохорды, окруженной в разной степени развитыми элементами позвоночника: интерцентра-

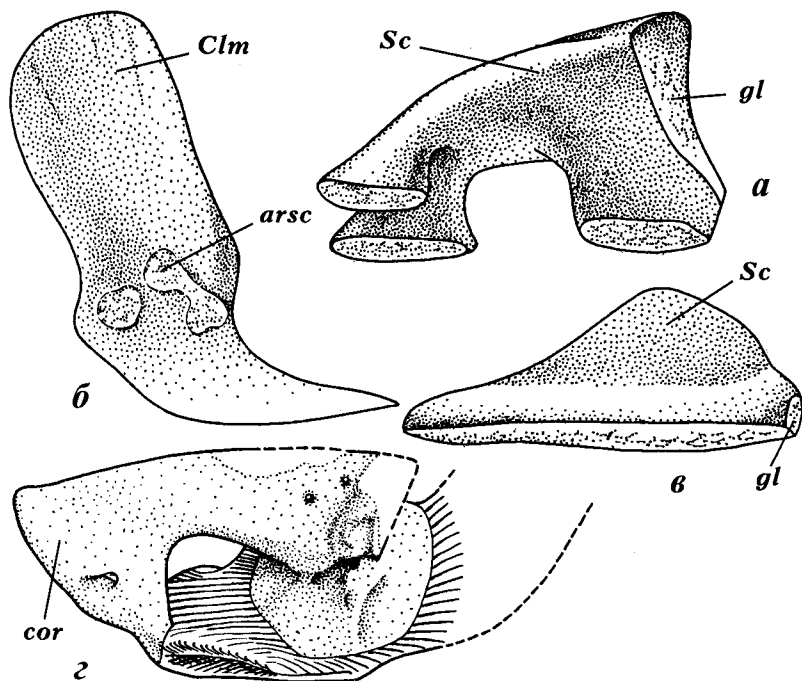


Рис. 8. Три морфотипа связей скапулоракоида с cleithrum в плечевом поясе Rhipidistia: а, б – тремя подошвами (Tristichopterididae, Osteolepidinae); в – одной подошвой (Poroolepiformes); г – двумя подошвами (Panderichthys) (а, б, в – модифицировано по [Jarvik, 1980], г – по [Воробьева, 1992])

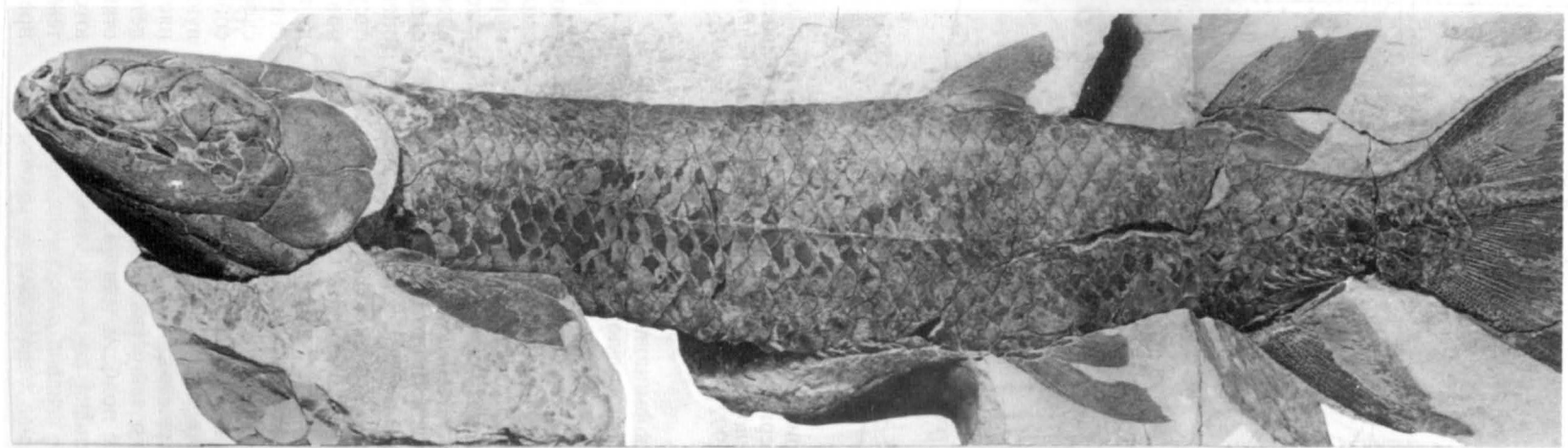
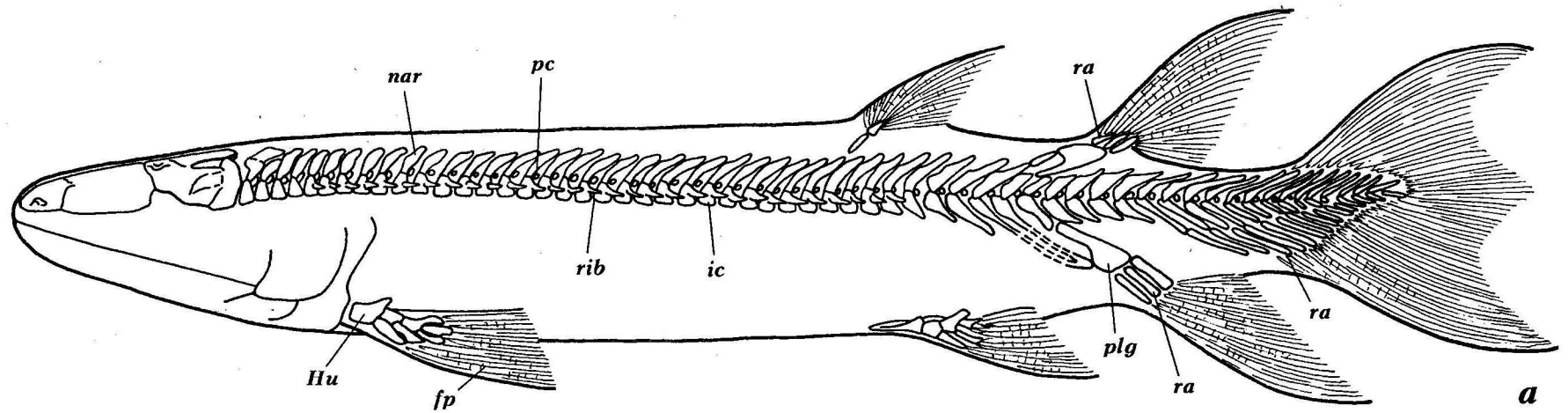
ми, плевроцентрами, невральными и гемальными дугами, дорсальными или вентральными (у целакантов) ребрами (рис. 9а) [Thomson, Vaughn, 1968; Andrews, Westoll, 1970a,b; Moy-Thomas, Miles, 1971].

Покровы. Ромбическая чешуя, как и дермальные кости черепа, у древнейших представителей несет паркет космина с системой слизевых каналов, которые являются, по-видимому, частью акустико-сенсорной системы [Gross, 1956], обладая, возможно, электро-рецепторной функцией [Thomson, 1975; 1977]. Косминовый покров образован одонтодами – кожными зубами, которые, соединяясь между собой, формируют паркет, налегающий на толстый слой губчатой кости (васкулярный слой) (рис. 11а). Последний подстилается относительно тонким слоем пластинчатой кости – изопедином. Косминовый паркет может периодически резорбироваться, следуя за ростом рыб; у ряда поздних представителей он утрачивается, сохраняясь в виде изолированных кожных зубов (рис. 11б, в), либо полностью заменяясь поверхностным костным слоем (рис. 11г), несущим поры сенсорных каналов. Скульптура этого слоя представлена бугорками и гребнями, образующими иногда сетчатый орнамент.

Морфологические изменения в эволюции кроссоптеригий. Примитивные кистеперые из группы Rhipidistia обнаруживают признаки, общие с древними двоякодышащими рыбами, что и послужило причиной попыток объединения их в одну группу под разными названиями: Choanata или Choanichthyes и Sarcopterygii [Romer, 1955; Воробьева, Обручев, 1964; Nelson, 1969; Schultze, 1987; Schultze, Campbell, 1987]. В первом случае объединяющей чертой служит присутствие хоан (внутренних носовых отверстий) (рис. 6 в), во втором – наличие мясистой лопасти в парных плавни-

ках (рис. 9 б, 16). И поскольку обе эти черты свойственны также древним тетраподам, это дало повод к включению последних (по крайней мере, их древнейших полуводных форм типа ихтиостегид) в группу Sarcopterygii [Schultze, Trueb, 1991; Young et al., 1992; Chang, Zhu, 1993; Cloutier, Ahlberg, 1995].

В эволюции Rhipidistia прослеживается ряд общих тенденций, которые носят параллельный и, вместе с тем, мозаичный характер, обеспечивая их морфологическое разнообразие [Worobjewa, 1975b]. Эти тенденции проявляются: в увеличении общих размеров тела; в утрате изометричных пропорций черепа (рис. 5); в сокращении числа покровных костей крыши, которое приводило, в частности, к укорочению роstralной и назальной серий; в усилении дермальных покровов на небной поверхности черепа и нижней челюсти; в консолидации щечной пластины и укреплении связей палато-квадратного комплекса с мозговой коробкой; в появлении одной наружной ноздри вместо двух (и, соответственно, в приобретении хоан); в усложнении дифференциации носовой капсулы; в укреплении озубления, в том числе, в увеличении размеров передних верхнечелюстных и нижнечелюстных хватательных зубов и в усложнении их микроструктуры; в замещении ромбической чешуи на циклоидную (рис. 12); в утрате поверхностного слоя космина; в приобретении симметричного хвостового плавника (взамен протероцеркного и гетероцеркного) (рис. 16, 9); в формировании кольцеобразных позвонков. Ряд из этих тенденций прослеживаются независимо также у дипной и лучеперых рыб. В то же время, эти продвинутые признаки проявляются в разной степени в разных группах Rhipidistia, и многие семейства, в частности, остеолепидиды, сохраняют на протяжении всего палеозоя такие плезиио-



4 cm

b

Рис. 9. *Eusthenopteron foordi* Whiteaves: а – реконструкция эндоскелета; б – почти полная рыба, вид сбоку, NHRM, NP.222 [Jarvik, 1948]

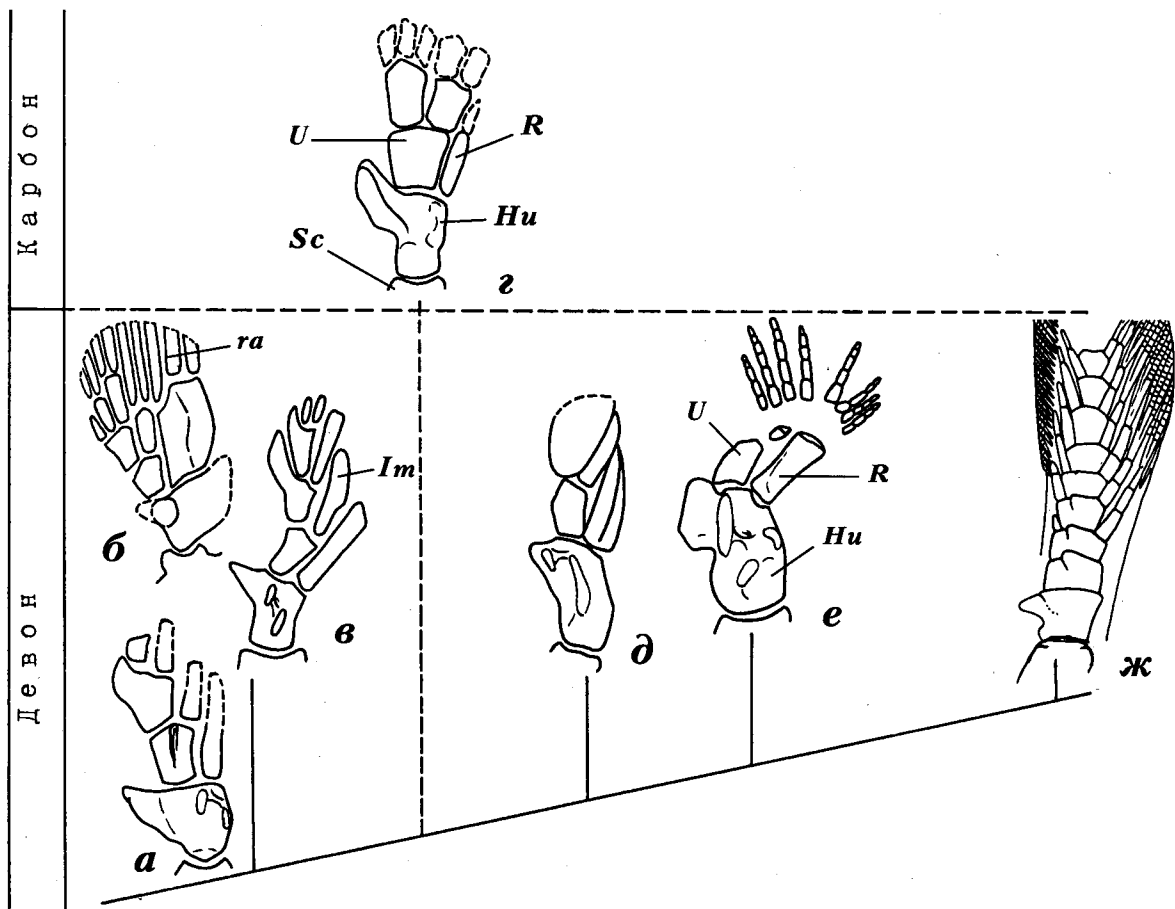


Рис. 10. Схема вариаций в строении эндоскелета грудных плавников у рипидистных Crossopterygii с унисериальным (а-д) и бисериальным (ж) архиптеригием в сравнении с древней Tetrapoda (e): а – *Sterropterygion*; б – *Sauripterus*; в – *Eusthenopteron*; г – *Barameda*; д – *Panderichthys*; e – *Acanthostega*; ж – *Glyptolepis* (модифицировано по [Воробьева, 1992])

морфные черты, как космоновый покров на костях и чешуе, широкую межносовую область, маленькие размеры носовых капсул и сошников, простую складчатость зубов. В сохранении этих признаков определенную роль мог играть педоморфоз.

Rhipidistia отличаются от Actinistia присутствием ветвистых лепидотрихий и их большим числом в хвостовом плавнике, присутствием у ряда форм внутренних ноздрей (хоан), расположением и развитием покровных костей черепа, в частности, наличием верхней челюсти, quadratojugale, субмандибулярной серии и боковых gularia, длинным dentale. В целом, ископаемые Actinistia характеризуются однообразием строения, преобладанием сравнительно мелких форм и их специализацией. Современный целакант – латимерия – имеет вальковатое тело от 80 до 180 см длиной (рис. 13а) и очень маленький мозг (3 г весом при массе рыб до 40 кг), занимающий заднюю часть особой роstralной полости (рис. 13б), отсутствующей у рипидистий.

Филогенетические связи

Кладистика, став за последние 20 лет преобладающим подходом в реконструкции филогенетических схем, акцентировала внимание на поиске морфологических сходств и их распределении по категориям: синплезиоморфии, синапоморфии, апоморфии. С переходом к трансформированному кладизму прослеживается рост субъективности в оценке этих категорий, связанный, как правило, с отсутствием глубокого анализа биологических основ морфологических сходств и их генезиса. Между тем, как показывают ископаемые находки, представители одной и той же группы могут иметь в своей морфологии смешанные черты крупных таксонов, а между последними практически отсутствуют переходные формы. Такое положение объясняется не столько неполнотой палеонтологической летописи, сколько, по-видимому, реальным отсутствием связующих звеньев, которые характеризуются комплексом переходных признаков, а также тем обстоятельством, что на протяжении эволюции представители одного филума претерпевали моди-

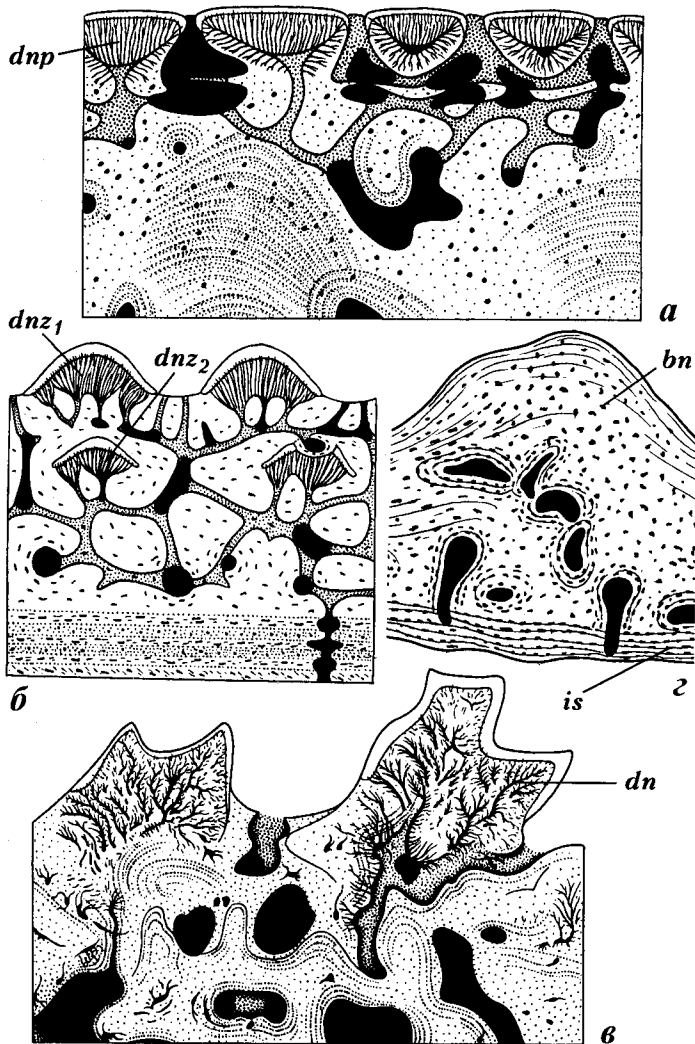


Рис. 11. Микроструктура покровных костей черепа Rhipidistia (вертикальный срез): а – *Poro-lepis* sp.; б – *Laccognathus panderi*; в – *Glyptolepis* sp., вертикальное сечение дентиновых бугорков перекрываемой части чешуи; г – *Holoptychius* sp., костная скульптура чешуи (а, б – по [Gross, 1956]; в – по [Ørvig, 1957]). Схема

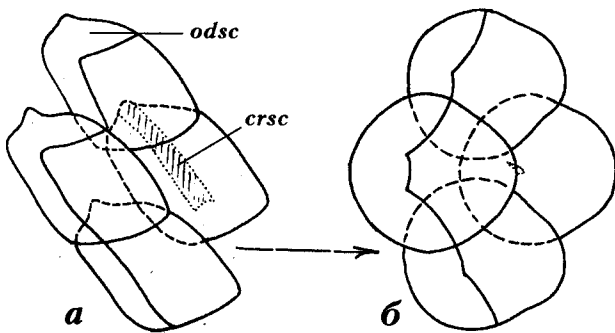


Рис. 12. Трансформации ромбоидной чешуи (а) в циклоидную (б) у Rhipidistia; а, б – внутренняя поверхность чешуи (модифицировано по [Jarvik, 1985]). Схема

фикации не только в макроструктурах, но и на молекулярном уровне, испытывая реверсии и параллелизмы.

Древнейшие представители палеозойских кистеперых рыбы проявляют в структурах черепа и

посткраниального скелета набор многих признаков, общих с другими костными рыбами, – лучеперыми и дипноями. В то же время их продвинутые формы проявляют мозаично синапоморфные признаки – черты сходства с разными группами древнейших четвероногих. Особый интерес в этом отношении представляют пандерихтиформы – отряд, признаваемый в качестве “сестринской группы” тетрапод [Maisey, 1986; Schultze, 1987; Vorobyeva, Schultze, 1991; Ahlberg et al., 2000]. Морфологические особенности этих рыб, в частности, хорошо сохранившегося *Panderichthys rhombolepis*, демонстрируют сложное сочетание плезиоморфных признаков с продвинутыми – специализированными и с тетраподоподобными особенностями [Воробьева, 1989, 1992]. Такое сочетание не позволяет рассматривать их как переходную к тетраподам группу. Речь должна здесь идти скорее о независимом приобретении тетраподных признаков, интродуцированных в типично рыбью организацию.

В настоящее время, на основе кластерного, в том числе компьютерного, анализа разных макроморфологических и молекулярных данных, создан ряд фи-

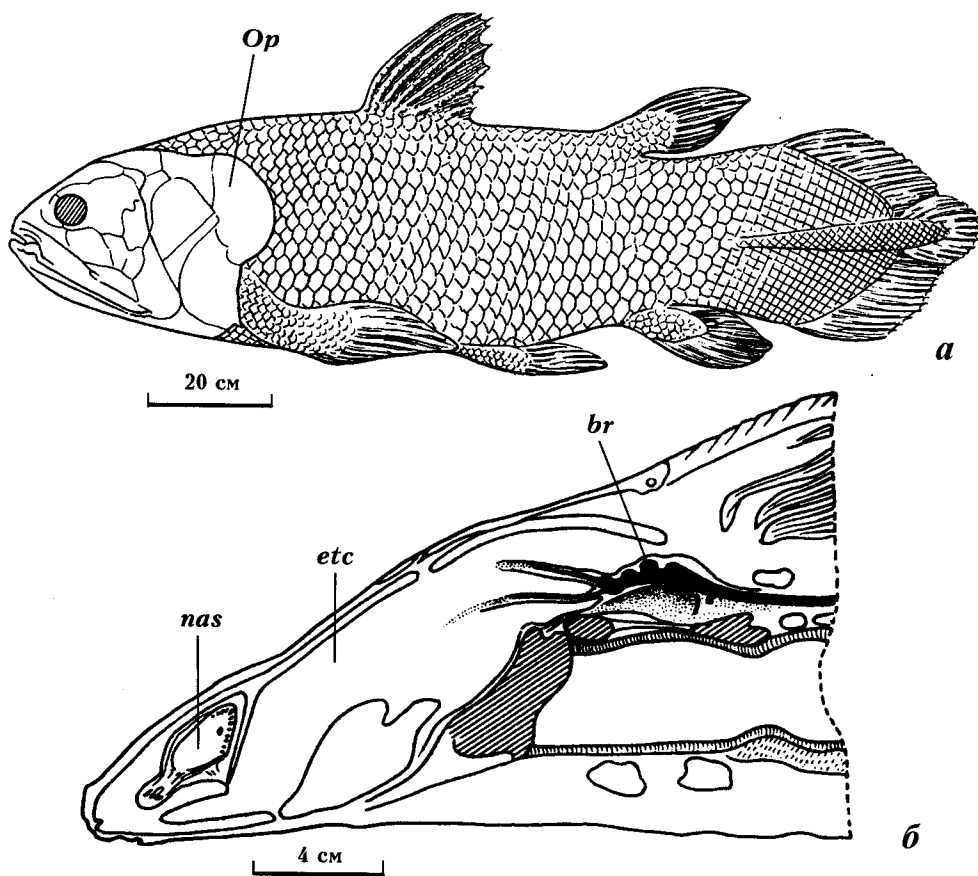


Рис. 13. *Latimeria chalumnae* Smith: а – общий вид; б – продольный распил черепа (модифицировано по [Millot, Anthony, 1965])

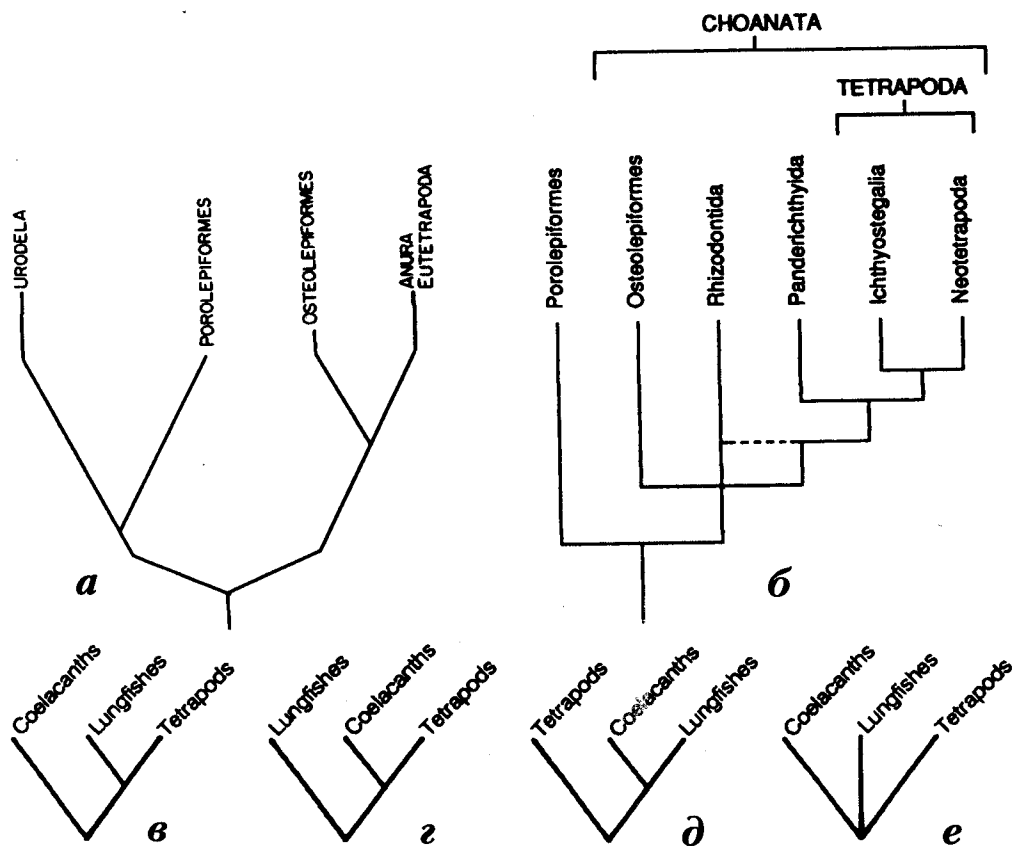


Рис. 14. Схемы филогенетических связей Sarcopterygii: а – дифилия тетрапод [Jarvik 1942, 1972, 1980, 1986]; б – Panderichthyidae – сестринская группа тетрапод [Vorobyeva, Schultze, 1991]; в-е – кладограммы связей целакантов, тетрапод и дупной по данным разных авторов: в – [Panchen, Smithson, 1987]; г – [Schultze, 1987]; д – [Chang, 1991]; е – [Panchen, Smithson, 1987], сведения из работы [Forsy et al., 1991]

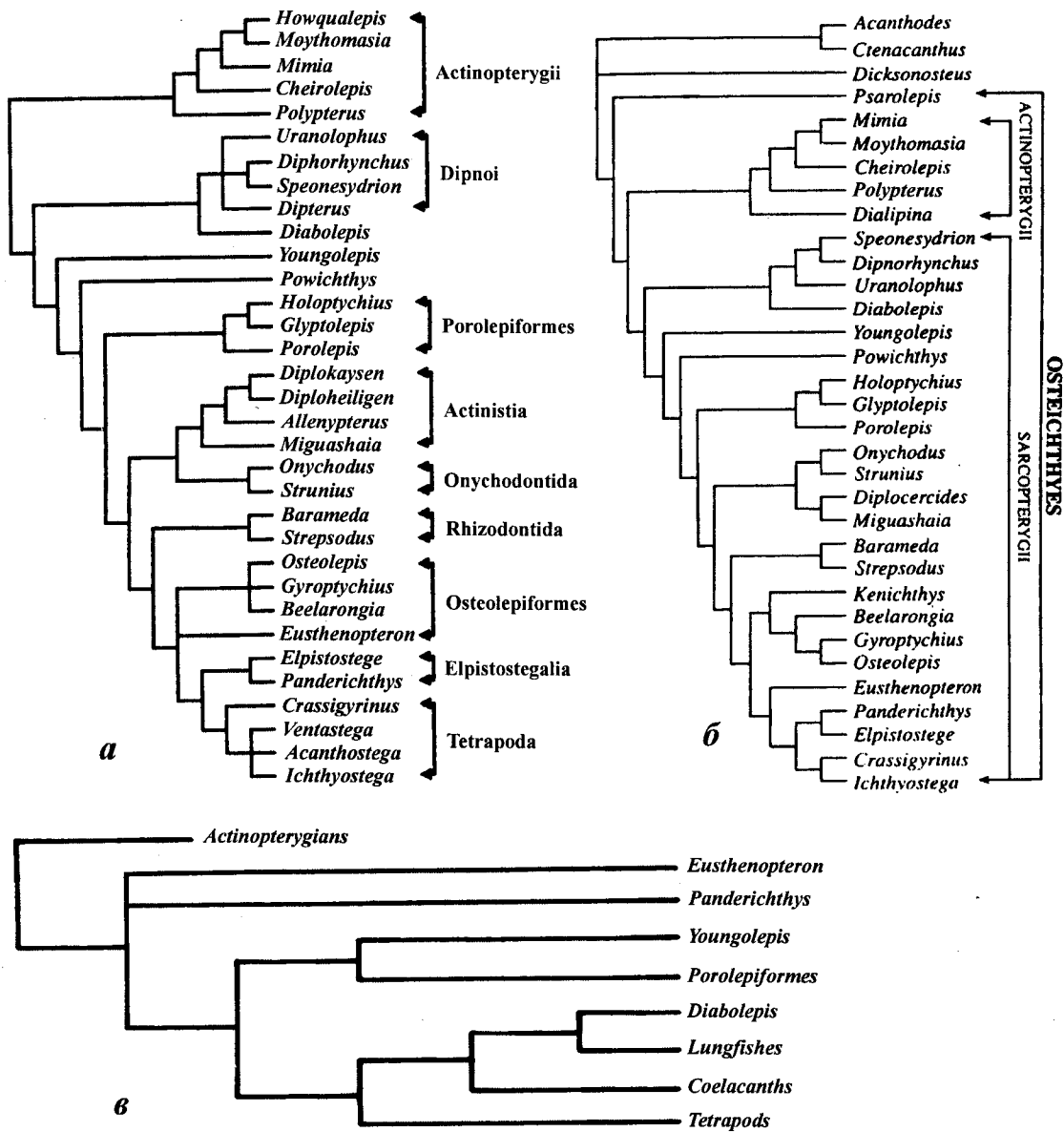


Рис. 15. Кладистические схемы филогении Sarcopterygii: а – связи отрядов Crossopterygii с Tetrapoda и Actinopterygii [Cloutier, Ahlberg, 1996]; б, в – связи Sarcopterygii с Actinopterygii: б – [Zhu, Schultze, 2001], в – [Forey et al., 1991]

логенетических схем, отражающих родство между разными группировками Crossopterygii, в частности, между представителями Rhipidistia с Actinistia, а также их связи с костными рыбами – Dipnoi и Actinopterygii и с Tetrapoda [Schultze, 1987; Forey et al., 1991; Cloutier, Ahlberg, 1996; Zhu, Schultze, 2001] (рис. 14, 15). Принципиальные отличия между этими схемами связаны с разной оценкой и подсчетом числа синапоморфий и апоморфий, характеризующих те или иные таксоны, а также зависят от полноты и сопоставимости ископаемых находок, их сравнимости с морфологией современных форм и данными молекулярной биологии. В составе Crossopterygii, которые ранее рассматривались в ранге подкласса в классе высших рыб (Teleostomi)

[Берг, 1940] или в классе костных рыб (Osteichthyes) [Grasse, 1958], либо в ранге надотряда в подклассе Sarcopterygii [Воробьева, Обручев, 1964], выделяются обычно две основные группы: Rhipidistia и Actinistia (Coelacanthida), рассматриваемые то в ранге надотряда, то отряда. Соответственно, входящие в их состав таксоны имеют разные ранги в разных системах и сводках. Определение их статуса усложняется филогенетическими представлениями авторов и новыми палеонтологическими находками. Среди Rhipidistia наиболее известными остаются представители отряда Osteolepiformes [Берг, 1940], в их числе детально описанный *Eusthenopteron foordi* из континентальных отложений верхнего девона Канады [Jarvik, 1942, 1944 а,

b, 1954, 1980, 1985]. Положение этого отряда в системе Crossopterygii, по общему признанию, наиболее стабильно. В то же время, связи между семействами отряда и внутри семейств остаются во многом неясными и проблематичными. В частности, это касается состава семейства Osteolepididae, в котором объединяются многочисленные формы с широким геологическим и географическим распространением, часто лишь на основании присутствия у них такого плезиоморфного признака, как косминовый паркет и ромбическая чешуя. Наиболее полно сохранившиеся представители этого семейства – *Osteolepis*, *Thursius*, *Gyroptychius* из среднего девона Шотландии – известны преимущественно со стороны внешней морфологии [Jarvik, 1948], и с ними трудно увязывать фрагментарные находки из других регионов, в частности, с территории России и сопредельных стран. Между тем, одна из форм остеопелипидных кистеперых из среднего девона Эстонии, отнесенная [Воробьева, 1977] к роду *Gyroptychius* (*G. pauli*) по морфологии эндокrania (рис. 27) может претендовать на близость к тетраподам, свидетельствуя, что продвинутые признаки могли появляться мозаично и рано в эволюции рипидистий. Дискуссионными остаются связи между отрядами Rhipidistia, в частности, между Osteolepiformes, Porolepiformes и Rhizodontiformes; положение в составе Crossopterygii отряда Onychodontiformes и отряда Lamprotolepiformes, который по микроструктуре покровных костей сближается с представителями Porolepiformes, а в структурах нижней челюсти (рис. 39 б) с брахиоподными лабиринтодонтами (в частности, с родом *Dvinosaurus*) [Шишкин, 1973]. Неясно положение таких примитивных форм саркоптеригий, как *Diabolepis* и *Youngolepis* из нижнего девона Китая [Chang, Yu, 1981, 1984], а также *Powichthys* из нижнего девона Арктической Канады [Jessen, 1975]. *Diabolepis* сближается с дипноями и рассматривается все чаще как их сестринская группа [Smith, Chang, 1990; Cloutier, Ahlberg, 1996; Zhu, Schultze, 1997]. *Youngolepis* и *Powichthys* демонстрируют черты сходства одновременно с Dipnoi и Porolepiformes, а также признаки специализации, отличающие их от других Crossopterygii. Такая особенность, как отсутствие подразделения мозговой коробки на блоки у *Youngolepis* [Chang, 1982] признается в качестве исходного состояния для саркоптеригий [Ahlberg et al., 1996]. Эта точка зрения вполне допустима, если признать появление блочной структуры мозговой коробки в разных группах Crossopterygii (Rhipidistia и Actinistia) как результат независимой эволюции. Однако признание этого может привести к пересмотру родственных связей между Rhipidistia и Actinistia, поскольку двухблочное строение мозговой коробки является, по сути, основным (помимо мясистых лопастей плавников) признаком, сближающим эти группы (рис. 2 б, в). Целый ряд специфических особенностей современного целаканта *Latimeria chalumnae*, проявляющихся в строении мягких тканей, в частности, в зрительной системе, в присутст-

вии черепных полостей [Millot et Anthony, 1958, 1965] (рис. 13 б), в структурах мозга [Northcutt, 1987], свидетельствуют об обособленном положении Actinistia. Вместе с тем, исследования последовательностей митохондриальной ДНК [Meyer, Wilson, 1991] свидетельствуют, что Actinistia и Rhipidistia дивергировали от общего ствола, возможно, значительно позже, чем Rhipidistia и Dipnoi.

Наибольшее согласие между палеоихтиологами достигнуто, пожалуй, в отношении единства Sarcopterygii [Romer, 1955], в составе которых нередко объединяются Crossopterygii, Dipnoi и иногда древние, предковые группы тетрапод [Schultze, 1987, 1991, 1993]. Признаются также родственные связи Crossopterygii с Dipnoi и Actinopterygii, которые рассматриваются как сестринские группы костных рыб на основе многих синапоморфий [Gaffney, 1979; Cloutier, Ahlberg, 1996]. Rhipidistia обычно считаются естественной группой в качестве надотряда наряду с Actinistia. Существует, однако, мнение, что Rhipidistia представляют сборную группу, поскольку входящие в их состав поролепиформные кистеперые наиболее близки к дипноям [Chang, 1991]. В этой связи предлагается рассматривать рипидистий, дипной и, возможно, целакантов как монофилетическую группу, являющуюся сестринской по отношению к Tetrapoda.

Исследования на молекулярном уровне поставили в центр внимания проблему трихотомии: Actinistia – Dipnoi – Tetrapoda [Marshall, Schultze, 1992], хотя эти данные противоречат друг другу. Так, дополнительные исследования последовательностей ДНК [Meyer, Dolven, 1992] снизили рейтинг группировки дипной – тетраподы [Meyer, Wilson, 1990]. Данные по гемоглобину [Gorr et al., 1991], цитохромному анализу [Normark et al., 1991] и иммунологические исследования миелина в центральной нервной системе [Waehneltdt, Malotka, 1989] свидетельствуют скорее в пользу близости целакантов к тетраподам, чем к двоякодышащим рыбам. Вместе с тем, эти данные в целом поддерживают включение Actinistia в систему Crossopterygii и Sarcopterygii.

В одной из последних схем эволюционного древа Sarcopterygii [Zhu, Schultze, 1997] в состав Crossopterygii включены не только Rhipidistia и Actinistia, но и Tetrapoda. При этом Actinistia рассматриваются в качестве сестринской группы Onychodontiformes, которые помещены между Porolepiformes и Rhizodontiformes. В эту схему включена и новая форма из силура Китая (*Psarolepis*), сближаемая с *Youngolepis* и *Powichthys* и рассматриваемая в качестве базальной для всех костных рыб. Установленное сходство в структурах нижней челюсти всех этих примитивных форм с ониходонтиформами и поролепиформами используется как подтверждение включения Onychodontiformes в состав Crossopterygii. В последних работах [Zhu, Schultze, 2001; Schultze, Cumbaa, 2001] предложенная ранее схема филогенетических связей в целом подтверждена на базе анализа 216 признаков у 30

таксонов костных рыб (рис. 15б). Соответственно, *Diabolepis*, *Powichthys*, *Youngolepis* вместе с *Psarolepis*, *Miguashia* и *Onychodus* помещены во внешнюю группу (“outgroup”) по отношению к Actinopterygii. В качестве базальной формы для последних предложена новая форма *Dialipina* из нижнего девона (эмс) Арктической Канады, в которой сочетаются примитивные черты костных рыб в целом и лучеперых [Schultze, Cumbaa, 2001]. Sarcopterygii же рассматриваются как монофилетическое единство, связанное с базальной для всех костных рыб формой – *Psarolepis* [Zhu, Ahlberg, 2001]. Морфологическая “щель” между *Psarolepis* и древними саркоптеригиями заполняется новой формой – *Achoania*, описанной из отложений раннего девона Китая [Zhu et al., 2001]. Внутри Crossopterygii *Youngolepis* и *Powichthys* образуют базальную сестринскую группу (Youngolepiformes), родственную Porolepiformes, как и предполагалось ранее [Pan-chen, Smithson, 1987; Forey et al., 1991] (рис. 15в). Actinistia сближаются с Onychodontiformes (рис. 15а, б), но их сестринские отношения между собой и с “Tetrapodomorpha” признаются слабо выраженными. Термин “Tetrapodomorpha” введен П. Альбергом [Ahlberg, 1991] для группы Choanata, куда, помимо Osteolepiformes, Rhizodontiformes, Panderichthyiformes (Elpistostegalia) и Tetrapoda, включаются и поролепиформы в связи с обнаружением у некоторых из них небных отверстий (хоан). Osteolepiformes рассматриваются в данном сообществе как парафилетическая группа по отношению к Panderichthyiformes (Elpistostegalia) и к Tetrapoda [Ahlberg, Johanson, 1998] (рис. 15а). В качестве стволовой группы тетраподоморфов описан среднедевонский представитель остеолепидид *Kenichthys* [Chang, Zhu, 1993]. Семейство Osteolepididae рассматривается как монофилетическое объединение, хотя дискретные признаки, поддерживающие такое представление, отсутствуют.

В данной сводке мы приводим ряд разных филогенетических схем саркоптеригий (ср. рис. 14, 15), в том числе с использованием новейших компьютерных методов подсчета большого числа синапоморфий. Однако такой подсчет нередко носит чисто формальный характер, не учитывая генезиса признаков и игнорируя известные принципы и критерии филогенетики [Обручев, 1972; Gould, 1977; Wake, 1983; Татарин, 1987; Воробьева, 1992; Marshall, Schultze, 1992; Vorobyeva et al., 2000].

Принципы систематики

Естественная система организмов опирается на филогению, хотя и не отождествляется с нею. Однако поиски синапоморфий, фиксирующих дивергенцию таксонов, на ископаемом материале сопряжены с большими трудностями, что обусловлено не только неполнотой геологической летописи и фрагментарностью ископаемых остатков, но и широким распространением параллелизмов (гомоплазий) и моза-

ичным характером эволюции ряда групп, к которым, в частности, относятся Crossopterygii [Воробьева, 1992]. В теории систематики выход здесь видится в сближении ископаемых форм с рецентными и, соответственно, в построении хроноклин и морфоклин [Hecht, 1976] либо в переносе филогенетических построений, выполненных на современных представителях группы, на ее ископаемых родичей (горизонтальный принцип построения системы) [Patterson, 1980a]. Однако в тех случаях, когда невозможно найти связи рецентных форм с ископаемыми, складывается обстановка, благоприятная для разногласий в интерпретации морфологических признаков и их значимости для систематики. В частности, существуют разные объяснения блочного состава черепа у кистеперых рыб [Romer, 1937; Воробьева, Обручев, 1964; Thomson, 1967; Schaeffer, 1968; Bjerring, 1973; Miles, 1973; Воробьева, 1992; Ahlberg et al., 1996]. Естественно, что признание той или иной точки зрения может привести к разным филогенетическим выводам. Эти расхождения во многом связаны с разными методологическими подходами исследователей к морфологической эволюции, которые менялись исторически.

Исходным этапом в формировании современной классификации Crossopterygii явился период 1940–60 гг., который определяется во многом исследованиями стокгольмской школы палеоихтиологов. Методологической основой работ этой школы служил принцип стабильности структурных типов и их модельных форм. Среди Crossopterygii были выделены три ствола (три морфотипа): Porolepiformes, Osteolepiformes и Coelacanthiformes [Jarvik, 1942, 1968]. Первые два рассматривались как структурно исходные для разных групп тетрапод: один – для Urodela, другой – для Anura и всех Amniota. Этим стволам придавался ранг классов [Stensiö, 1936], либо отрядов [Берг, 1940]. Предполагалось, что представители двух первых стволов (Porolepiformes, Osteolepiformes) обладают хоанами, что и служило основанием для объединения их в надотряд Rhipidistia. Эти стволы противопоставлялись Coelacanthiformes, представляющему надотряд Actinistia и характеризующемуся отсутствием хоан. Спустя 40 лет в двухтомной монографии Э. Ярвика [Jarvik, 1980] на модельных представителях Rhipidistia (*Porolepis* и *Eusthenopteron*) привел большое число аргументов в пользу концепции полифилии тетрапод и разобщенности хвостатых и бесхвостых амфибий (их дифилии) (рис. 14а).

Однако уже к началу 1960 гг. было получено немало данных, доказывающих структурное единство современных амфибий, которые обобщены в монографии И.И. Шмальгаузена [1964]. Одновременно в палеобиологии были обнаружены доказательства структурного сближения ряда представителей поролепиформного и остеолепиформного стволов [Kulczycki, 1960; Thomson, 1962, 1964a; Воробьева, 1962, 1971б, 1977]. В сумме эти данные поддерживали идею монофилии тетрапод, которая приобретала все большее число сторонников [Wes-

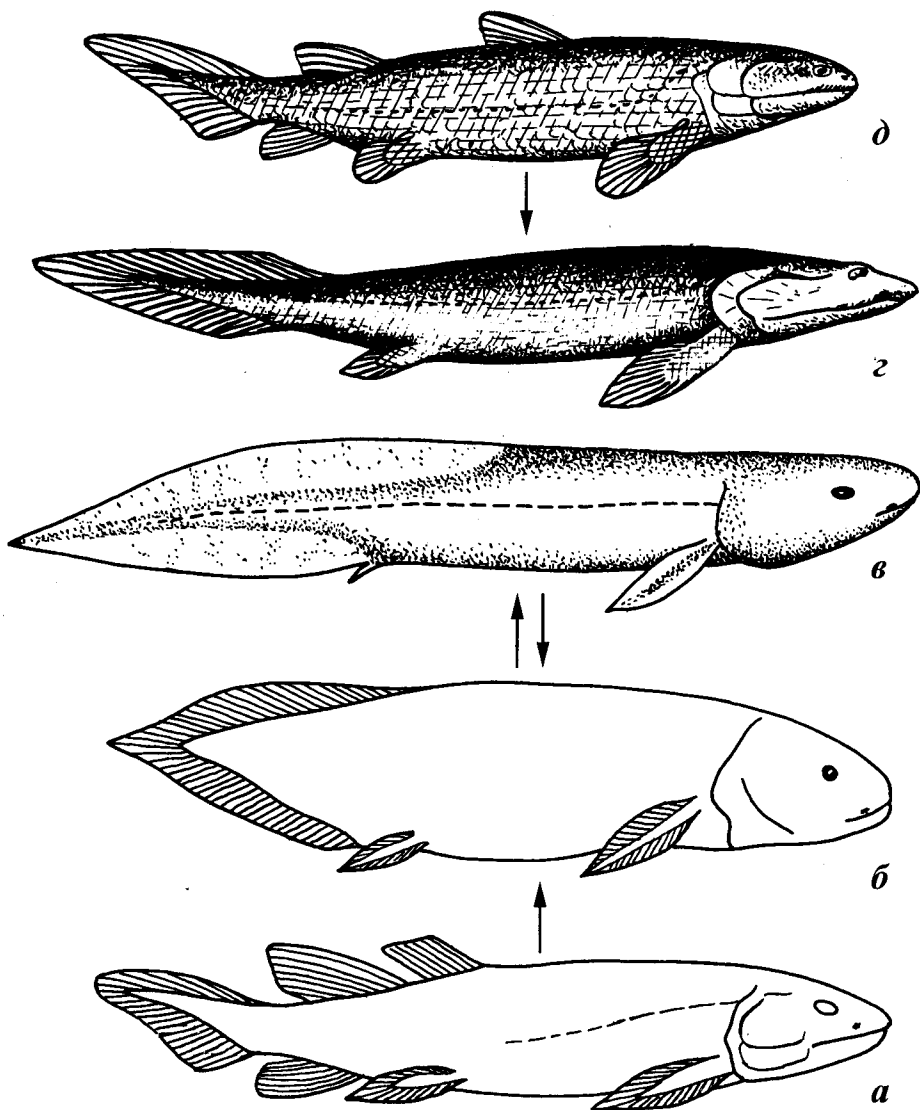


Рис. 16. Пedomорфные перестройки формы тела в эволюции двоякодышащих (а, б) и кистеперых (г, д) рыб в сравнении с личинкой современной дипнои (в): а – девонский *Dipterus*, б – пермская *Conchopoma*, в – современный *Neoceratodus* (личинка), г – верхнедевонский *Panderichthys*, д – среднедевонский *Osteolepis* (модифицировано по [Воробьева, 1992]). Схема

toll, 1943; Romer, 1955; Eaton, 1959; Szarsky, 1962; Gross, 1964; Воробьева, 1966, 1980; Panchen, 1967; Schultze, 1969]. Исследователи все чаще склоняются к мысли о необходимости следовать историческому подходу и геохронологическому принципу в систематике, предполагающему анализ структурных преобразований от древних к более поздним формам [Обручев, 1972]. Вместе с тем, акцент переносится на принцип широкого охвата изучаемых форм и на их разносторонний анализ, что ведет к отказу от принципа модельных форм. Обнаруженное сходство в структурах этмоида древних остеолепиформов с поролепиформами [Воробьева, 1977] (рис. 46 а, б) может свидетельствовать в пользу не только дивергентного, но и параллельного развития названных стволов рипидистий.

Новый этап в классификации *Crossopterygii* связан с утверждением принципов филогенетической систематики В. Хеннига [Hennig, 1966] и расцветом кладизма. Этот этап был признан “революционным переворотом” во взглядах на систему и филогению

позвоночных [Thomson, 1980]. Методологию филогенетической систематики В. Хеннига ряд кладистов попытались сочетать с философскими принципами К. Поппера [Popper, 1968], в частности, с принципами экономичности и фальсификации, что и привело к созданию “трансформированного кладизма”, опирающегося на поиски синапоморфий и принцип парсимонии [Patterson, 1980a]. Внедрение этого подхода в палеоихтиологию в значительной мере затронуло систему *Crossopterygii*, вызвав разногласия во взглядах на их связи. Так, Р. Майлс [Miles, 1973] предложил рассматривать *Rhipidistia* в качестве сестринской группы *Actinistia*, признавая разделение их черепа на два блока как реальную синапоморфию. Х. Бьерринг [Bjerring, 1973], рассматривая межкраниальный кинетизм в качестве синапоморфии всех *Crossopterygii*, выделил среди них три равноценных ствола: остеолепиформы, поролепиформы и целакантиформы. М. Эндрюс [Andrews, 1973], признавая ведущей синапоморфией *Crossopterygii* число контактирующих между собой эле-

ментов крыши черепа в области межкраниального сочленения, предложила объединить поролепиформов с Actinistia. Представители нью-йоркской школы, принадлежащей к числу создателей “трансформированного кладизма” [Charig, 1982], опираясь на ряд морфологических признаков, настаивали на близости тетрапод к дипноям [Rosen et al., 1981; Forey et al., 1991]. Согласно их представлениям, поролепиформы сближаются с Actinistia, а остеолепиформы с Actinopterygii. Сложилась также позиция, когда на основе кластерного анализа структур черепа поролепиформы сближены с дипноями, а последние заняли промежуточное положение между целакантами и тетраподами [Chang, 1991] (рис. 14).

Период увлеченности кладизмом явился исторически обусловленным и необходимым этапом в таксономии, позволив критически и конкретно переоценить традиционные представления о филогении и ассимилировать новые фактические данные, и послужил, тем самым, основой естественной филогенетической систематики. Вместе с тем, этот период продемонстрировал недостатки ортодоксального подхода “трансформированных” кладистов, отрицавших по сути многогранность эволюционных процессов в формировании “естественного порядка систем” [Charig, 1982]. В результате разных подходов к выделению синапоморфий, к 1980–90 гг. сложился широкий спектр представлений о родстве разных групп Crossopterygii и их связях с Dipnoi и Tetrapoda [Miles, 1975; Gaffney, 1979; Patterson, 1980b; Rosen et al, 1981; Gardiner, 1984; Holmes, 1985; Maisey, 1986; Janvier, 1986; Forey, 1987; Panchen, Smithson, 1987; Schultze, 1987, 1991; Long, 1990; Forey et al, 1991; Vorobyeva, Schultze, 1991; Chang, 1991; Lebedev, Coates, 1995; Cloutier, Ahlberg, 1995, 1996; Clack, 2001]. Это породило, в свою очередь, нестабильность ряда таксономических категорий высшего порядка, таких как “Sarcopterygii”, “Crossopterygii”, “Actinistia”, “Rhipidistia”, “Tetrapoda”, “Tetrapodomorpha”, “Choanata”. Возникла парадоксальная ситуация, когда, с одной стороны, кладограммы воспринимаются как основа классификаций (или даже как их идентификация), а с другой – исследователи предпочитают рассуждать об иерархии связей, изображенных на кладограммах групп, не наделяя их строгим таксономическим статусом. Негативное влияние на филогенетику оказывает также игнорирование большинством кладистов оценки признаков, в том числе включающих фундаментальные [Новицкая, 2002], гомоплазии и вторично упрощенные в результате педоморфоза. Гетерохронии развития и педоморфоз играли, по всей видимости, немаловажную роль в диверсификациях как среди Crossopterygii, так и среди Dipnoi [Обручев, 1972; Bemis, 1984; Long, 1989; Воробьева, 1992]. В частности, ими можно объяснить трансформацию целого ряда признаков, важных в систематике Crossopterygii, в том числе: редукцию косминового паркета у продвинутых рипидистий, исчезновение килевых чешуй, постеро-вентральное смещение ноздрей и по-

явление ростра, ульнарной пластинки в грудных плавниках и чешуеподобного сочленения плечевого пояса с черепом, исчезновение спинных и анальных плавников у Panderichthys (рис. 16г) [Vorobyeva, 2001]. Некоторые из этих признаков свойственны также личинке современного цератода (рис. 16в), и проявился в эволюции дипной уже в палеозое (рис. 16б).

В 1960 гг. на уровне семейств практически признавалась система Л.С. Берга [1940, 1955], согласно которой Crossopterygii делились на четыре основных отряда: Osteolepiformes, Porolepiformes (Holoptychiiformes), Rhizodontiformes, Coelacanthiformes. В модифицированном виде эта система была принята в “Основах палеонтологии” [Воробьева, Обручев, 1964]. Crossopterygii здесь выступали в качестве надотряда с двумя отрядами: Rhipidistia и Actinistia. В первом выделялись два подотряда: Holoptychioidei (соответствующие Porolepiformes) [Jarvik, 1942] с двумя семействами (Porolepididae и Holoptychiidae) и Osteolepidoidea с тремя семействами (Osteolepididae, Eusthenopteroidea и Rhizodontidae). Таким образом, статус Rhizodontiformes, по сравнению с системой Л.С. Берга, занижен до уровня семейства. В качестве другого отряда выступали Actinistia с тремя подотрядами: подотряд Diplocercidoidei (сем. Diplocercidae, Rhabdodermatidae); подотряд Coelacanthoidei (сем. Coelacanthidae, Latimeridae); подотряд Laugioidei (сем. Laugiidae). Методологически важным моментом в этом томе “Основ палеонтологии” было объединение Crossopterygii и Dipnoi как надотрядов в одном подклассе Sarcopterygii. Такой вывод был сделан на базе комплексного анализа структурных особенностей обеих групп с позиций геохронологического принципа. В результате, был возрожден термин Sarcopterygii, предложенный А. Ромером [Romer, 1955] для кистеперых и двоякодышащих рыб на основе присутствия у них покрытой чешуей мясистой лопасти в парных плавниках, построенных по типу унисериального или бисериального архиптеригия.

В популярной сводке 1970 гг. “Palaeozoic fishes” [Moy-Thomas, Miles, 1971] классификация Crossopterygii приобрела ряд модификаций с изменением ранга таксонов. Crossopterygii получили ранг инфракласса в подклассе Osteichthyes; Rhipidistia и Actinistia – ранг надотрядов. В составе Rhipidistia объединялись три отряда (Holoptychiida = Porolepiformes, Osteolepidoidea = Osteolepiformes и Rhizodontida = Rhizodontiformes). К отряду Osteolepidoidea относились три подотряда: Osteolepidoidei, Eusthenopteroidei, Rhizodopsidoidei. Надотряд Actinistia включал два отряда: Coelacanthida, Laugiida. В качестве incertae sedis рассматривались Onychodontidae = Strunioformes. Эта классификация была основана на сравнительном анализе черепных структур и посткраниального скелета у разных представителей кистеперых рыб, опираясь на наиболее полно известные “ типовые ” их формы, такие как *Glyptolepis* (Holoptychiida), *Osteolepis* (Osteolepidoidei), *Eusthenopteron* (Eusthenopteroidei), *Rhizodus*, *Strepsodus* (Rhizodontida), *Rhizodopsis*

(Rhizodopsidoidei). Dipnoi рассматривались независимо от Crossopterygii в качестве инфракласса в составе подкласса Osteichthyes.

В 90-ые гг. Panderichthyidae были выделены из состава Osteolepida в самостоятельный отряд – Panderichthyida на основе детального изучения морфологии посткраниального скелета и черепа [Воробьева, 1989; Vorobyeva, Schultze, 1991]. Одновременно было показано, что представители этого отряда (*Panderichthys* и *Elpistostege*) обладают целым рядом морфологических признаков тетраподоподобной организации [Schultze, Arsenault, 1985; Vorobyeva, Schultze, 1991]. Поскольку род *Elpistostege* прежде относили к тетраподам в составе семейства Elpistostegidae [Westoll, 1943], отряд Panderichthyida, куда *Elpistostege* включили позже [Vorobyeva, 1973], ссылаясь на правила приоритета, был переименован в отряд Elpistostegalia [Schultze, Cloutier, 1996]. Однако диагноз этого отряда фактически основан на морфологии *Panderichthys rhombolepis* [Воробьева, 1989, 1992; Vorobyeva, 1973, 1975a; Vorobyeva, 1980, 1986; Vorobyeva, Schultze, 1991]. *Elpistostege* по-прежнему известна лишь по фрагментарным остаткам [Schultze, Arsenault, 1985], и степень ее близости к *Panderichthys* невозможно установить. В данной сводке, опираясь на права приоритета, мы сохраняем название отряда Panderichthyiformes, модифицировав его согласно правилам современной номенклатуры. В одной из последних сводок [Benton, 1997] Sarcopterygii рассматриваются в качестве класса костных рыб (Osteichthyes), в котором различаются три инфракласса: Dipnoi, Actinistia и Rhipidistia. В составе Rhipidistia выделяются четыре отряда: Osteolepiformes, Rhizodontiformes, Porolepiformes и Panderichthyida.

В данном издании используется классификация Crossopterygii, которая базируется на системах, принятых Л.С. Бергом [1940, 1955] в “Основах палеонтологии” [Воробьева, Обручев, 1964] и в сводке Дж. Мой-Томаса и Р. Майлса [Moy-Thomas, Miles, 1971]. Эти системы модифицированы с учетом новых данных, правил номенклатуры и согласованы частично с современной фундаментальной сводкой по ихтиологии [Eschmeyer, 1998]. Мы руководствовались здесь следующими представлениями:

1) Crossopterygii, Dipnoi имеют общие морфогенетические основы друг с другом и с тетраподами [Воробьева, 1992; Vorobyeva, Hinchliffe, 1996], что служит основанием для объединения этих рыб в одну группу – класс Sarcopterygii;

2) представители надотряда Rhipidistia филетически ближе друг к другу, чем к надотряду Actinistia: объединение этих надотрядов в составе подкласса Crossopterygii носит в известной мере условный характер и нуждается в дальнейших исследованиях;

3) в составе Rhipidistia выделяются 6 отрядов: Osteolepiformes, Panderichthyiformes, Lamprotelepiformes, Rhizodontiformes, Porolepiformes, Onychodontiformes.

Отряд Panderichthyiformes является, по-видимому, производным Osteolepiformes. Отряд Rhizodon-

tiformes служит, скорее всего, связующим звеном между Osteolepiformes и Actinopterygii. Porolepiformes сохраняют в своей организации, наряду со специализированными, черты примитивности, сближающие их с древними Osteolepiformes, Onychodontiformes, Actinistia, Dipnoi и Urodela. Такое сходство может быть также независимо приобретенным на общей морфогенетической основе (гомплазии) и связано, в известной мере, с гетерохрониями развития и, в частности, с педоморфозом. До конца неясным остается положение Onychodontiformes, которые обнаруживают ряд своеобразных особенностей [Jessen, 1966a, 1967; Thomson, Hahn, 1968; Andrews, 1973], сближающих их с лучеперыми рыбами [Moy-Thomas, Miles, 1971]. Однако включение Onychodontiformes в состав Crossopterygii после открытия уникальных находок *Onychodus* в Гого формации Австралии не вызывает больше сомнений, и они сближаются с Actinistia [Andrews, 1973; Zhu, Schultze, 2001] (рис. 15б). Lamprotelepiformes (выделенные нами в самостоятельный отряд из состава Osteolepiformes) обнаруживают, наряду со специализацией, смещение признаков разных отрядов и многие тетраподные черты в строении нижней челюсти [Воробьева, 1977]. Возможно, они ближе к Onychodontiformes, чем к другим отрядам Crossopterygii. Особое положение занимают роды *Powichthys* [Jessen, 1975; Воробьева, 1992] и *Youngolepis* [Chang, 1991], которые целесообразно выделить в самостоятельную группу с неясным таксономическим статусом, имеющую, вероятно, общие корни с Porolepiformes (рис. 15в). *Diabolepis* на основе микроструктуры зубов [Smith, Chang, 1990] целесообразно рассматривать в составе Dipnoi.

Проблемы, решение которых связано с изучением Crossopterygii

Остатки Crossopterygii используются для региональных и межрегиональных корреляций преимущественно континентальных отложений и в стратиграфических целях, в частности, при составлении стратиграфических схем Главного и Центрального Девонских полей и Сибирской платформы [Vorobyeva et al., 1997].

Исследования кистеперых рыб связаны также с решением двух актуальных проблем: 1) происхождение тетрапод; 2) морфологические трансформации в эволюции Crossopterygii. Происхождение наземных позвоночных было и остается одной из наиболее популярных проблем в эволюционной палеонтологии, исследования которой ведутся более 150 лет и, определяют взгляды на филогению Crossopterygii. История изучения этой проблемы сопровождалась постоянными дискуссиями, которые приняли особо острый характер в 1960 гг. В центре внимания долгое время находилась концепция моно- или полифилетического происхождения

тетрапод в связи с противопоставлением хвостатых амфибий (*Urodela*) бесхвостым (*Anura*) и амниотам [Jarvik, 1942] (рис. 14а).

Многие концепции о происхождении тетрапод основаны на сравнении морфологии черепа современных амфибий с таковой у палеозойских рипидистий [Jarvik, 1942, 1980; Шмальгаузен, 1964; Регель, 1968; Jurgens, 1971; Медведева, 1975; Лебедева, 1979; Roček, 1980], либо на сравнении морфологии черепа ископаемых и современных двоякодышащих [Säve-Söderbergh, 1936; Rosen et al., 1981; Forey et al., 1991]. Оба эти направления исследований имели общий недостаток – ограниченность числа изученных форм как современных, так и ископаемых, положенных в основу различных концепций. По сути, сравнение *Crossopterygii* и *Dipnoi* с *Tetrapoda* основывалось на модельных формах, в качестве которых среди *Crossopterygii* выступали палеозойский вид остеолепиформов – *Eusthenopteron foordi* и род *Porolepis*, представляющий поролепиформов (Jarvik, 1942, 1980), среди *Dipnoi* фигурировал современный *Neoceratodus* [Rosen et al., 1981; Forey, 1987], а в качестве *Tetrapoda* – отдельные представители *Anura* и *Urodela* [Шмальгаузен, 1964; Jarvik, 1980]. Методологические расхождения между этими концепциями проявлялись в постановке задач исследований (доказательство поли- или монофилии в происхождении тетрапод) и в разной оценке полученных результатов. К числу сторонников монофилии относились представители школы А.Н. Северцова – И.И. Шмальгаузена, которые противостояли ученым полифилетической стокгольмской школы Э. Стенше – Э. Ярвика, отстаивающих идею происхождения хвостатых амфибий и остальных тетрапод от разных стволов *Rhipidistia*: *Porolepiformes* и *Osteolepiformes*, соответственно. Особое положение заняли последователи англо-американской школы, объединившей таких известных ученых как Д. Розен, П. Форей, К. Паттерсон, Б. Гардинер, которые развивают идею монофилетического происхождения тетрапод от двоякодышащих рыб. Однако доказательства, приводимые сторонниками этой школы, в дальнейшем оказались либо ошибочными, либо принципиально не столь весомыми. Они свидетельствуют скорее о морфологических модификациях у древних и современных двоякодышащих, связанных с их разным образом жизни [Campbell, Barwick, 1984; Schultze, Campbell, 1987] и с пedomорфозом [Bemis, 1984].

В современной палеонтологии накопились новые факты, подтверждающие близость древнейших тетрапод, таких как девонские *Ichthyostega* [Jarvik, 1996b], *Acanthostega* [Coates, 1996], *Tulerpeton* [Lebedev, Coates, 1995], *Hynerpeton* [Daeschler et al., 1994], *Metaxygnathus* [Ahlberg, Clack, 1998], *Elginerpeton* [Ahlberg, 1998], *Obruchevichthys* [Воробьева, 1977; Ahlberg, 1995], *Livoniana* [Ahlberg et al., 2000] к *Rhipidistia*. Вместе с тем, установлено, что современные амфибии обладают структурным разнообразием в ряде систем органов (череп, зубная, слуховая и локомоторная системы). В этом разнообразии об-

наруживаются признаки сходства как между *Anura* и *Urodela*, так и этих амфибий с *Rhipidistia* и *Dipnoi*. Эти данные согласуются с представлениями о морфогенетической общности *Crossopterygii*, *Dipnoi* и *Tetrapoda*. Среди *Rhipidistia* наиболее близкими к тетраподам представляются либо остеолепиформы [Panchen, Smithson, 1987], либо пандерихтиформы [Vorobyeva, Schultze, 1991; Cloutier, Ahlberg, 1996; Benton, 1997] (рис. 14б). Согласно современным представлениям, тетраподы вместе с *Rhipidistia* образуют группу *Choanata* в противовес *Actinistia* и *Actinopterygii*. *Osteolepiformes* иногда рассматриваются как формальная таксономическая группа хоанных рипидистий, парафилетическая по отношению к ихтиостегам и пандерихтиформам [Ahlberg, Johanson, 1998]. Некоторые предпочитают считать *Osteolepiformes* группой, включающей три эволюционных уровня: хоанных рипидистий (*Osteolepiformes* + *Panderichthyes*+*Ichthyostegidae*), рептилиоморфов и батрахоморфов [Lebedev, Coates, 1995]. Другие считают монофилетической группой всех *Sarcopterygii* (*Dipnoi*, *Rhipidistia* и древнейшие тетраподы – *Ichthyostega*, *Acanthostega*, *Crassigyrinus*) [Zhu, Schultze, 2001] (рис. 15б). Изучение древнейших водных тетрапод, таких как *Acanthostega* [Clack, Coates, 1995; Coates, 1996; Clack, 1998a], *Ichthyostega* [Jarvik, 1996b], *Crassigyrinus* [Clack, 1998b] и *Tulerpeton* [Lebedev, Coates, 1995], показало, что они могут сочетать около 2/3 признаков, рассматриваемых как тетраподные апоморфии с рыбоподобными чертами. Разнообразие древних тетрапод было подтверждено открытием ранних наземных форм в отложениях верхнего девона Пенсильвании [Daeschler et al., 1994], нижнего карбона Шотландии [Milner et al., 1986; Clack, 1998c; Smithson et al., 1994], США [Bolt et al., 1988]. Эти находки сдвинули радиацию ранних тетрапод к границе девона-карбона [Ahlberg, Milner, 1994].

Однако, поскольку известные ископаемые находки как рипидистий, так и древних тетрапод, не всегда сопоставимы морфологически, ранние ступени переходов от рыб к четвероногим до конца не ясны. По-прежнему дискуссионными остаются вопросы о времени появления первых тетрапод, экологической обстановке их выхода на сушу, о характере последовательности и механизмах структурных перестроек, сопровождавших переход от рыб к тетраподам, а также о конкретных предках последних. Большинство сходится во мнении, что при переходе от рыб к тетраподам существенным перестройкам подвергались затылочная, ушная и предушная области черепа [Воробьева, 1992; Clack, 2001], в результате чего были редуцированы жаберные кости (рис. 17), произошло укорочение и изменение ориентации ушной области (из продольного в поперечное) [Шишкин, 1973] (рис. 18), утрачен межкраниальный кинетизм и связь черепа с плечевым поясом [Воробьева, 1998], изменилось строение и озубление нижней челюсти [Gross, 1941; Ahlberg et al., 2000], а также имел место и ряд других черепных перестроек [Vorobyeva, 2000].

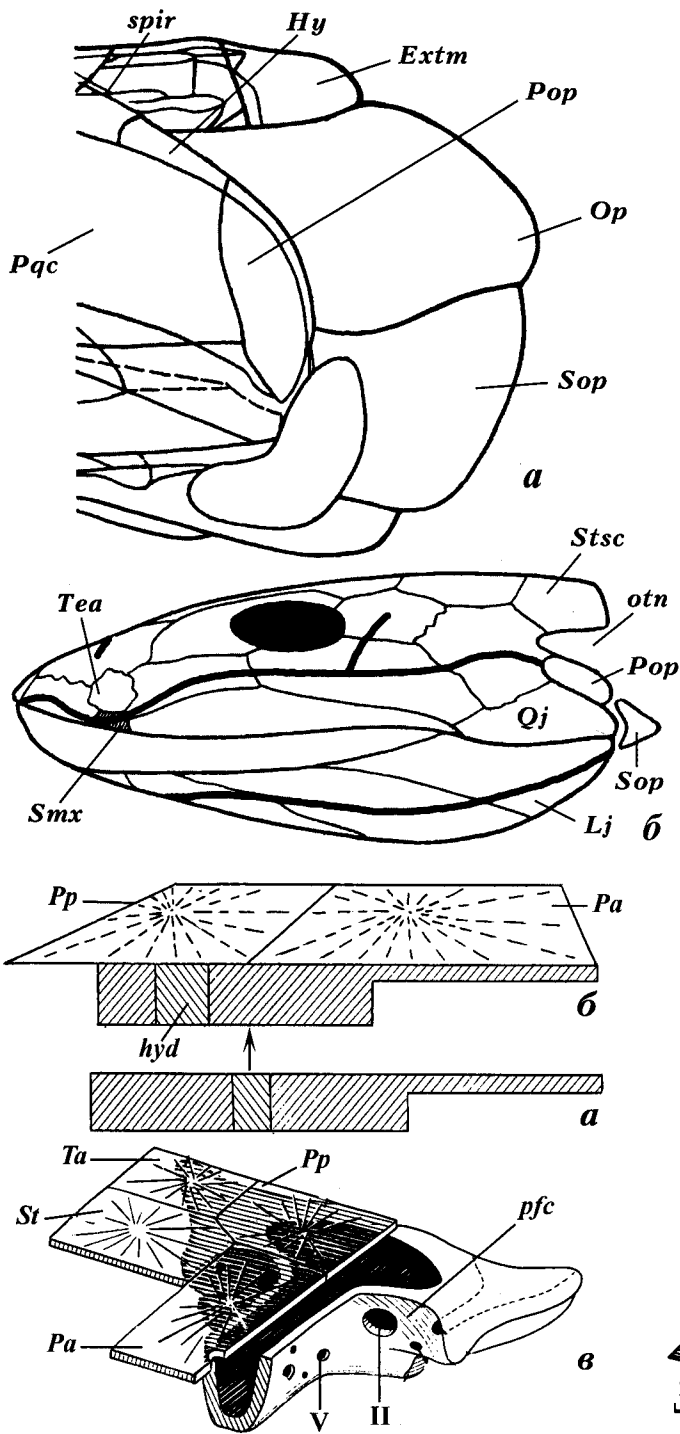


Рис. 18. Схема параллельных преобразований крыши черепа и мозговой коробки в филогенезе Rhipidistia (а, б) и в онтогенезе Tetrapoda (в): а – примитивное состояние (короткий этмосфеноид, длинный отико-окципитальный отдел), б – продвинутое состояние (укорочение отико-окципитального отдела и каудальное смещение гиомандибулярных фасеток); в – личинка рахитомного темноспондила с укороченными ушным отделом и postparietalia (в – по [Шишкин, 1973])

Рис. 17. Преобразования затылочной области черепа от рыб к тетраподам: а – *Eusthenopteron*; б – *Ichthyostega* (модифицировано по [Jarvik, 1980]).
Схема

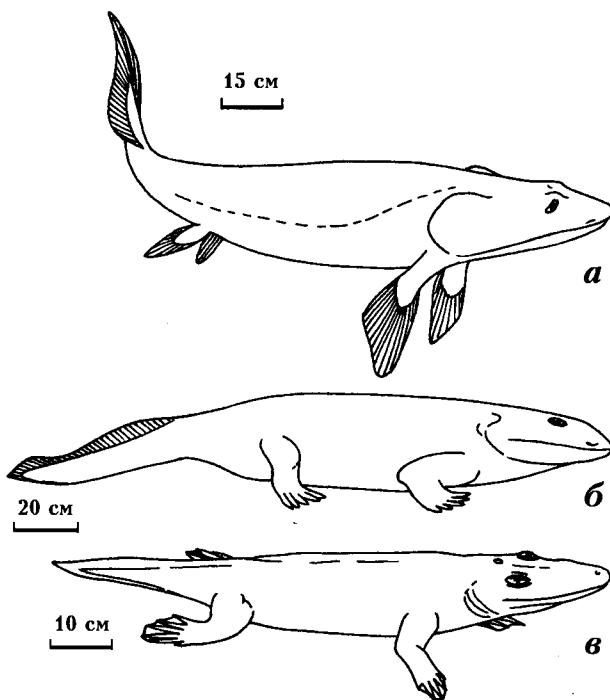


Рис. 19. Параллельные преобразования формы тела у Crossopterygii (а) и палеозойских Tetrapoda (б, в): а – *Panderichthys*, б – *Ichthyostega*, в – *Tulerpeton* (а – по [Воробьева, 1992]; б – модифицировано по [Jarvik, 1996], в – по [Lebedev, Coates, 1995])

Несомненно, важными моментами был переход к легочному дыханию, приобретение среднего уха и формирование тетраподной конечности [Воробьева, 1992; Shubin, 1995; Vorobyeva, Hinchliffe, 1996].

В свое время была выдвинута аргументированная концепция “организационного структурного уровня” [Milner, 1988], объединяющего палеозойских темноспондиллов и лепоспондиллов. Представления о морфологическом уровне организации следует признать одним из ведущих в филогенетике. В их основе лежит дарвиновская идея об общности строения членов одного и того же класса. Эта идея использована современной кладистикой, рассматривающей дивергентные преобразования как основополагающие в формировании морфологических уровней и появлении новых форм. Выделение двух категорий признаков: синапоморфий и аутоапоморфий определяет соотношение последовательных уровней, где аутоапоморфный уровень выступает как производное синапоморфного. “Сестринские” (парафилетические) группы фиксируют одинаковый структурный уровень, который характеризуется сходным состоянием морфологических и морфофизиологических признаков. Так, рассмотрение дипной в качестве “сестринской” группы тетрапод базируется на таких морфологических особенностях, как присутствие хоан у современных дипной и сходные черты в развитии конечностей [Rosen et al., 1981]. Однако филетическая значимость такого “сестринского” сходства остается сомнительной, поскольку до конца неясен его генезис. Это сходство может быть основано на параллелизмах и реверсиях, особенно если учесть склонность дипной (начиная с позднего палеозоя) и современных низших тетрапод, таких как амфибий, к педоморфным перестройкам. То же самое касается и “сестринского” сходства пандерихтиид и ихтиостегид, воспринимаемое некоторыми исследователями как конвергентное [Panchen, Smithson, 1987]. Признавая морфогенетическую общность Sarcopterygii и предполагая сходную каналогенность морфогенетических процессов у филогенетически близких форм, речь скорее должна идти не о конвергенциях (которые определяются исключительно сходством адаптаций), а о параллелизмах (гомоплазиях) в результате достижения обеими группами сходного структурного уровня, что, безусловно, усиливается в случаях сходных полуводных условий обитания (рис. 19). Однако, в какой степени внешнее сходство в морфологии пандерихта с ихтиостегидами отражает их реальное родство, сказать трудно, тем более, что оно проявляется мозаично на фоне многих примитивных и специализированных особенностей его рыбьей организации. Хотя пандерихтииды и признаны в качестве парафилетической группы тетрапод (рис. 146), однако, очевидно, что структурные особенности тетраподной организации проявлялись и у других Rhipidistia, в частности, среди остеолепиформов у среднедевонского *Gyroptychius pauli* [Воробьева, 1977], а также у дипной. Насегодня мало актуальны диспуты о моно- или полифилии тетрапод и споры о том, кто ближе к ним: дипной или кистеперые рыбы.

На основе анализа структурных преобразований в палеонтологических и эволюционно-морфологических рядах Sarcopterygii (Crossopterygii, Dipnoi, Tetrapoda) становится все более очевидным, что реализация общей морфогенетической программы этой группы, сложившейся, по-видимому, на заре их рыбьих предков, проходила параллельно и мозаично в разных филетических линиях на протяжении всей их истории и до, и после появления тетрапод. Существенную роль в этой реализации играли различные модусы филэмбриогенеза, в особенности гетерохронии развития (педоморфоз, неотения, эмбрионализация, пролонгация развития). Они могли обеспечивать ускоренные структурные перестройки, в особенности в условиях колеблющейся среды, что имело место, в частности, при выходе древнейших тетрапод из водной среды в наземные условия обитания.

Такие особенности, как двухблочное строение мозговой коробки у кистеперых рыб и полидактилия у древних тетрапод могут быть объяснены с позиций гетерохроний развития, закрепленных отбором. Способность к полидактилии у древних тетрапод [Jarvik, 1996; Coates, 1996; Lebedev, Coates, 1995] сохранилась генетически до наших дней, о чем свидетельствует присутствие шестого пальца (впереди первого) как варианта развития у одной из примитивных хвостатых амфибий – джунгарского лягушкозуба [Vorobyeva, 1999]. Напротив, появление нерасчлененной ульнарной пластинки у *Panderichthys rhombolepis* (рис. 11д, 40б) может быть связано с остановкой развития на стадии, предшествующей расчленению дистальных радиалий у других рипидистий [Vorobyeva, Hinchliffe, 1996].

Было показано также, что современные тетраподы: Urodela, Anura, Amniota обладают исходно общим планом развития конечностей. Отклонения от этого общего плана, принципиально отличающиеся от такового у Actinopterygii [Hinchliffe et al., 2001] связаны с личиночными адаптациями (Urodela), гетерохрониями развития и с филогенетическим положением представителей этих групп. Результаты сравнительного анализа покровных костей черепа рипидистий [Long, 1990] и преобразований в строении черепа от кистеперых рыб к ископаемым и современным амфибиям [Vorobyeva, 2000] также показывают, что в диверсификациях исходного общего плана развития, по-видимому, важную роль играли гетерохронии, которые ответственны за формирование новых структурных состояний и новых таксонов, прослеживаясь в эволюции разных групп первичноводных позвоночных, в том числе среди кистеперых и двоякодышащих рыб [Воробьева, 1992; Bemis, 1984], ископаемых предков лиссамфибий [Bolt, 1977, 1991], батрахоморфных лабиринтодонтов [Шишкин, 1973], парарептилий [Ивахненко, 1987], осетрообразных, современных хвостатых и бесхвостых амфибий [Vorobyeva, 2000; Vorobyeva et al., 2000].

На современном уровне знаний в области эволюционной палеонтологии и биологии в целом пробле-

ма происхождения тетрапод приобрела многоплановые аспекты, с привлечением рецентных саркоптеригий [Marshall, Schultze, 1992] и неохваченных прежде морфогенетического, генетического и молекулярного уровней [Shubin et al., 1997]. Однако, как было показано выше, информация на последних уровнях весьма фрагментарна и разнопланова. Опираясь на палеонтологические находки последнего десятилетия, можно прийти к заключению, что начальные этапы становления тетрапод происходили в воде, где они проводили большую часть времени, питаясь рыбой и конкурируя с кроссоптеригиями, которые нередко служили добычей. Кратковременные выходы первых тетрапод на сушу, скорее всего, были связаны с репродукцией и заботой о потомстве. Окончательный переход к наземному образу жизни происходил в палеозое, в разное время в разных группах. Этим объясняется тот факт, что рыбоподобные тетраподы встречаются как среди батрахоморфов (девонские ихтиостегиды), так и среди рептилиеморфов (девон-

ский тулерпетон, пермские парарептилии) (рис. 19 в). В этой связи уместно вернуться к идее Б. Шеффера [Schaeffer, 1965] об экологически переходном этапе в происхождении тетрапод, независимо от их филогенетического положения. Самые ранние ступени перехода от рыб к тетраподам морфологически остаются слабо изученными. Поэтому всякие новые сведения здесь представляют особую важность. Детальный морфологический анализ структурных особенностей этого уровня, проведенный на 29 таксонах и 99 признаках у тетраподоморф [Ahlberg, Johanson, 1998], привел к заключению, что Osteolepiformes являются парафилетической группой по отношению к тетраподам. Как полагают [Ricqlès, Laurin, 1999], тетраподоподобные комплексы возникали, по меньшей мере, трижды и параллельно внутри тетраподоморфов: на уровне остеолепиформов (Tristichopteriidae = Eusthenopteriidae), Panderichthyiformes (Panderichthyida) и древнейших водных тетрапод (*Acanthostega*, *Ichthyostega*).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Подкласс Crossopterygii

Диагноз. Хищные рыбы, обычно с хорошо развитым озублением на челюстях и небе. Нейрокраний у большинства имеет двублочное строение, сохраняя подвижность в области выхода тройничного нерва (рис. 2). Верхнечелюстная дуга крепится к нейрокранию самостоятельно и с помощью гиомандибулы (амфистилия). Имеются одна-две (Rhipidistia) или две (Actinistia) пары наружных ноздрей; у некоторых – хоаны (внутренние ноздри). Челюсти обычно хорошо развиты и вооружены клыками. Тела позвонков развиваются перихордально. Позвонки полукольцевидные либо кольцевидные, иногда пересегментированы. Чаше позвоночный столб представлен окостеневшими невральными и гемальными дугами и дорсальными, либо вентральными ребрами. Эндоскелет парных плавников в виде унисерийного, либо бисерийного архиптеригия (рис. 10). Обычно имеются два спинных и анальный плавники, которые иногда отсутствуют (Panderichthyiformes) (рис. 1, 13а, 40, 45). Эти плавники могут иметь концентрированный эндоскелет, представленный базальной пластинкой, к которой крепятся радиалии (рис. 9а). При отсутствии лопасти в переднем спинном плавнике лепидотрихии крепятся непосредственно к базальной пластине (Actinistia). Кожные плавниковые лучи (лепидотрихии) костные. Сенсорные каналы обычно погружены в кожу и открываются на поверхности порами. Могут присутствовать ямочные линии.

Состав. Два надотряда: Rhipidistia, Actinistia.

Распространение. Все материки, за исключением Южной Америки и Африки; нижний девон – ныне.

Надотряд Rhipidistia

Диагноз. Включает морфологически разнообразные группы – от примитивных до высоко продвинутых. Рыбы от мелких (от 10 см) до крупных (свыше 4–5 м). Нейрокраний полностью окостеневает. В этмоидной части черепа развита передняя небная яма. Имеются одна или две наружных ноздри. Обычно присутствует хоана. Носовые полости сообщаются с глазницей и разделены тонкой перегородкой, либо широкой межносовой областью. Верхнечелюстная дуга причленяется к черепу самостоятельно и с помощью hyomandibulare (рис. 2а, б). Сочленение щитов крыши – по типу “X” или “Y” [Andrews, 1973] (рис. 3, 4). Базиптеригиоидный отросток, сошники и maxillaria обычно хорошо развиты. Имеются quadratojugale, preoperculum, suboperculum и субмандибулярная серия. Обычны три озубленных короноида. Dentale длинное, перекрывается одним–двумя infra-dentalia. В области симфиза имеется адсимфизная или парасимфизная пластинка (рис. 20). Зубы бороздчатые снаружи, с простой или сложной складчатостью стенок, представленной тремя морфотипами (полиплокодонтный, зуспендодонтный, дендродонтный) (рис. 7). Clavicula с восходящим отростком, перекрывание с cleithrum варьирует. Присутствует часто interclavicula. Сенсорные поры обычно небольшие. Сенсорные каналы узкие, надглазничный канал проходит по nasalia и parietalia. Присутствуют туловищные тела позвонков и дорсальные ребра. Хвостовой плавник протоцеркный, гетероцеркный или дифицеркный, иногда с дополнительной сред-

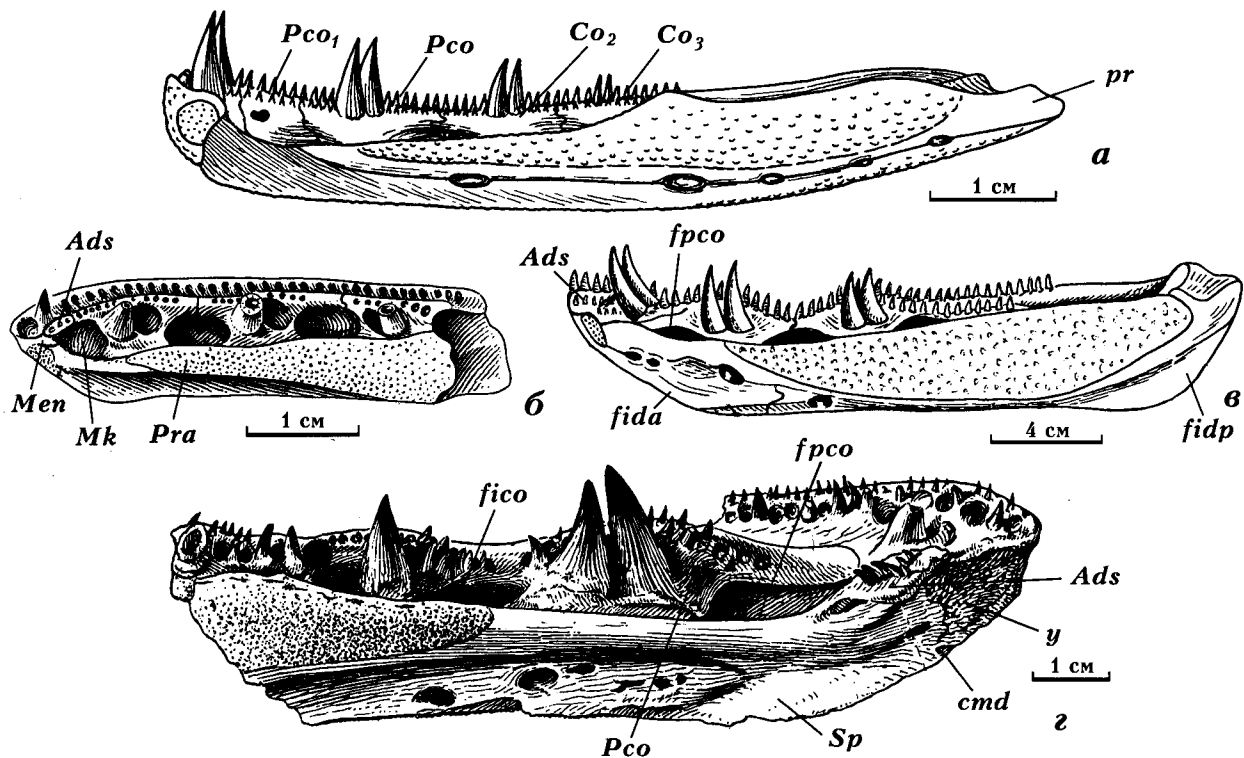


Рис. 20. Разнообразие морфологии нижней челюсти Rhipidistia, вид на медиальную поверхность: а – *Lamprotelepis verrucosa*; б – *Thursius estonicus*; в – *Platycephalichthys bischoffi* (реконструкция); г – *Panderichthys rhombolepis* (оригинал) [Воробьева, 1962, 1992]

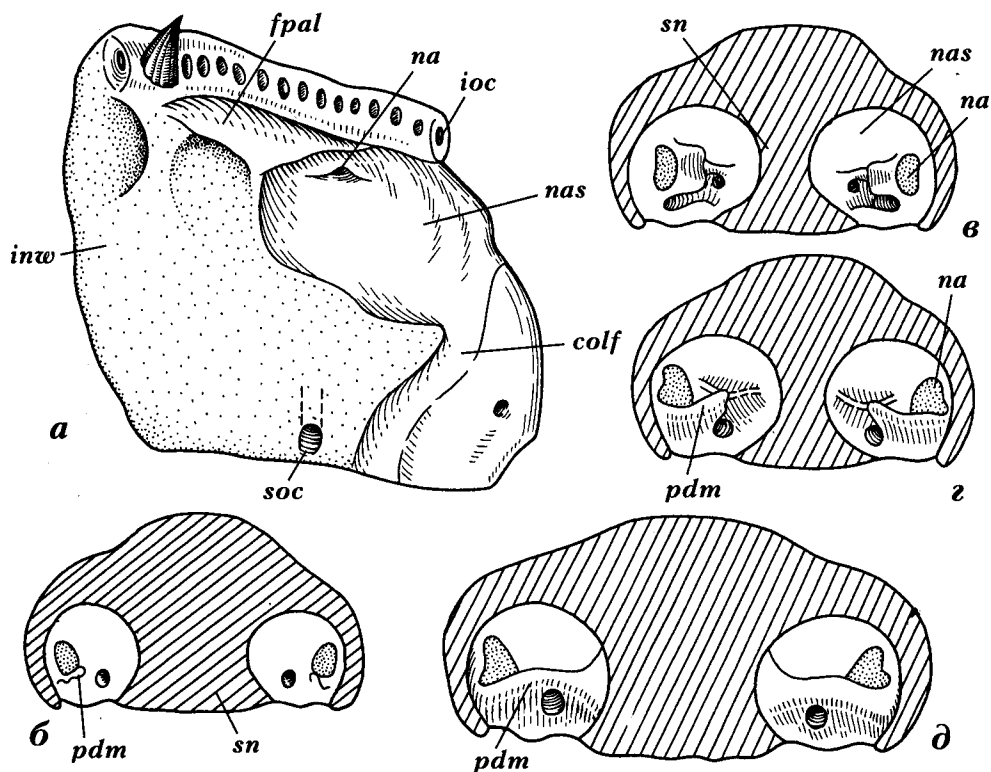


Рис. 21. Прimitивное (а, б) и продвинутое (в-д) состояния дерминтермедиальных отростков в носовой полости Osteolepiformes (реконструкция): а – *Gyropterychius elgae*, этмоид медио-дорсально; б-д – вид на носовую капсулу сзади: б – *Osteolepinae*; в – *Eusthenopteron obruchevii*; г – *Eusthenopteron foordi*; д – *Platycephalichthys bischoffi* [Воробьева, 1975, 1977]

ней допастью. Плавниковые лучи многочисленные, чаще ветвистые. Чешуя ромбическая или округлая, с космоном или костная. Могут присутствовать килевые чешуи в основании плавников (рис. 1).

Состав. Шесть отрядов: Osteolepiformes, Lamprotelepiformes, Panderichthyiformes, Rhizodontiformes, Porolepiformes, Onychodontiformes.

Распространение. Все материки, за исключением Ю. Африки; нижний девон – нижняя пермь.

Отряд Osteolepiformes

Диагноз. Объединяет экологически разнообразные группы палеозойских рипидистий: от небольших пелагических форм до крупных придонных хищников, населявших реки и солоноватоводные бассейны. Длина тела варьирует от 10 см до 2 и более метров. Тело торпедообразной формы, вертикально-овальное в поперечном сечении. Голова конусообразной формы, крыша чаще выпуклая (рис. 1, 9). Череп состоит из двух костных блоков: этмоидного и отико-окципитального, обладающих определенной подвижностью (рис. 2). Длина этмоида варьирует. Передний край рыла прямой, либо слабо загнут вентрально. Передние роstralные, носовая и предчелюстная кости, формирующие передний край рыла, обычно слиты в комплексную парную кость (рис. 4) – *naso-rostro-premaxillare* (NRP), которая пересекается этмоидной сенсорной комиссурой и подглазничными сенсорными каналами (ioc). Однако здесь могут быть вариации на уровне семейств. Имеется одна пара наружных ноздрей. Присутствуют внутренние носовые отверстия (хоаны). По нижнему краю ноздри расположено *rostrale laterale* (RI), пересекаемое подглазничным сенсорным каналом. Задний край ноздри образован *tectale anterior* (Tea), контактирующей сзади с *supraorbitotectale* (So-Te), которая включает *tectale posterior* и одно или два *supraorbitalia* (So). *Rostrale laterale* (RI) имеет слабо или хорошо развитый дерминтермидиальный отросток (*rdm*) (рис. 21), участвующий вместе с тектальным отростком на *tectale anterior* в подразделении носовых капсул. Носовая (Na) и построstralная (Ptr) серии вариабельны по числу костей и длине (рис. 3, 4, 5). Чаще они простираются до уровня орбит и контактируют с *parietalia*. Носовые капсулы у примитивных форм небольшие и занимают передне-боковые углы этмоида (рис. 21а, б), будучи широко раздвинуты и ограничивая постеро-латерально переднюю небную яму, расположенную в межносковой области. У многих продвинутых форм, типа *Eusthenopteron foordi*, носовые капсулы более или менее крупные, сдвинуты назад и сближены между собой (рис. 21в, г), будучи разделены узкой межносковой перегородкой – *septum nasi* (sn) [Jarvik, 1942]. Небная яма у этих форм находится в предносковой области (впереди носовых капсул) (рис. 6в). Стенки носовых капсул несут гребни, подразделяющие носовые полости на верхний, средний и нижний отделы, аналогичные таковым у совре-

менных амфибий. Постназальная стенка имеет заднее внутриносковое отверстие, связующее носовые капсулы с орбитами и, по-видимому, служившее проходом для нервов и кровеносных сосудов. Это отверстие обычно отделено от эндоанального костным мостиком. Ольфакторные каналы (*colf*) длинные, соединяются с переднедорсальными отделами мозговой полости (рис. 3).

Орбиты расположены латерально, либо дорсолатерально, обычно в средней части парietального щита, чаще средних размеров, могут быть окружены кольцом склеротических косточек (рис. 1а). Наружное пинеальное отверстие (*fpi*) открытое (рис. 3), расположено между *parietalia* и может быть окружено шестью и более пинеальными пластинками. Соотношение длины парietального и постпарietального щитов варьирует.

Связь между передним (парietальным) и задним (постпарietальным) щитами подвижна и в ней участвуют четыре парные кости: *parietale* (Pa), *postparietale* (Pp), *intertemporale* (It), *supratemporale* (St) (связь X, по [Andrews, 1973]). Имеется *extratemporale* (Et), которое у продвинутых форм заменяется постспиракулярной пластинкой (Psp). Задний край черепа образован экстраскапулярной серией (*Extl*, *Extm*) (рис. 3, 4, 5а, 6а), в которой боковые *extrascapularia* налегают на медианное. Заглазничная кость – *postorbitale* (Po) варьирует по длине, достигая иногда спиракулярной вырезки (*spir*), и служит связующим звеном между обоими щитами крыши и костями щечной области (рис. 5 а, г, д). Щечный комплекс включает шесть костей: крупное *lacrimale* (La), *jugale* (Ju), единственное *squamosum* (Sq), *preoperculare* (Pop), *quadratojugale* (Qj), которые у продвинутых форм сливаются в единую щечную пластину, перекрывающую *maxillare* (Mx). *Maxillare* с развитым передне-дорсальным отростком формирует вместе с *quadratojugale* верхнюю челюсть. *Preoperculum* в верхнем положении (занимает вертикальное либо наклонное вперед положение) и отделяет *squamosum* от *operculum* (Op) и *suboperculum* (Sop). *Squamosum* контактирует с *maxillare*. *Opereculum* и *suboperculum* обычно крупные, расположены позади *squamosum*.

Субмандибулярная серия (Sbm) из ряда элементов, более или менее длинная (достигает часто симфиза), расположена на вентральной поверхности головы (рис. 6б). Бранхиостегальная серия представлена единственным элементом – *submandibulare* – *branchiostegale* (Sbm-Rbr). Медиальная непарная гулярная пластинка (Gm) – небольшая или средних размеров, может отсутствовать. Парные боковые *gularia* (Gl) чаще узкие и длинные, контактируют друг с другом позади *gulare mediale*. Нижняя челюсть (Lj) горизонтально-овальная в поперечном сечении, без развитого ретроартикулярного отростка. Чаще три короноида (Co) и две – три короноидных ямы. Озубление на *dentale* обычно достигает симфиза. Передний конец челюсти занят небольшой адсимфизной пластинкой (Ads), представляющей один из элементов короноидной серии, распо-

ложенной над симфизом лингвально к зубному ряду на *dentale*, который обычно достигает уровня симфиза (рис. 20б-г). Симфизные кости, связующие ветви нижней челюсти, присутствуют редко. Иногда имеются инфрадентальные фланги. *Prearticulare* обычно достигает симфиза. У древних представителей хорошо развито *mentomandibulare* и меккелева кость, выстилающая дно короноидных ям. Зубы с простой, либо сложной складчатостью, которая относится к полиплокодонтному или зуспендонтному типам [Bystrow, 1939; Воробьева, 1962; Schultze, 1969; Vorobyeva, 1977] (рис. 7а, б). Положение и степень развития сенсорных каналов на черепе варьируют. У продвинутых форм эти каналы расположены более поверхностно, чем у примитивных (в губчатом, трабекулярном слое) и открываются на поверхности двумя или более рядами выводных пор (у примитивных – одним рядом). Помимо пор имеются ямочная линия и группы мелких пор, преимущественно на этмоиде.

Небная поверхность обнаруживает трансформации в размерах и относительном расположении сошников (*Vo*) и парасфеноида (*P*) от примитивных к продвинутым формам. Первые характеризуются маленькими треугольными (без задних отростков) сошниками, не контактирующими между собой и с коротким парасфеноидом (рис. 23а). У вторых (рис. 6в) сошники соединены между собой в области вертикальных озубленных пластин и имеют развитые передние и задние отростки, граничащие с парасфеноидом, который заходит в межсошовую область. Парасфеноид несет более или менее широкую пластину, покрытую шагренью зубов. Имеется отверстие гипофизарного канала (*chy*) и может присутствовать межсошниковый канал (*civ*) между вертикальными пластинами сошников. Имеется одна пара *dermopalatinum* (*Dpl*) (рис. 6в). Небная пластина *premaxillaria* варьирует по степени развития, иногда с медианным выступом, на котором могут быть клыки.

Небно-квадратная кость (*palatoquadratum*) имеет тригоминальную (*iV*) вырезку для выхода *tr.lateralis maxillaris* и *mandibularis* (рис. 2а). Присутствие и расположение на *palatoquadratum* отростков, связующих небо-квадратный комплекс с мозговой коробкой, варьируют. Обычно развиты медиальная этмоидная, иногда латеральная этмоидная, супраорбитальная, базиптеригоидная, посттемпоральная и ушная связи. Они могут быть синхондрозными, лигаментозными и суставными [Воробьева, 1977]. Гипобранхиальный скелет образован двумя базибранхиальными элементами, сублингвальным стержнем и относительно коротким *urohyale* [Jarvik, 1954]. Гиомандибула открытого либо закрытого типа с двумя проксимальными головками.

Позвоночный столб имеет нерасчлененную нотохорду. Позвонки окостеневшие, чаще они относятся к рахитомному типу, свойственному ранним тетраподам [Jarvik, 1952, 1980]. Вентральная часть позвоночника состоит из интерцентров (*ic*) с парапофизами для сочленения с короткими дорсальными ребра-

ми (*rib*) и гемальных дуг [Andrews, Westoll, 1970a] (рис. 9а). Дорсальные элементы представлены невральн дугой (*nar*), коротким невральным отростком над интерцентром и маленьким каудально расположенным парным плевроцентром (*pc*) (*interdorsale*). В процессе эволюции прослеживается тенденция к образованию кольцевидных тел позвонков.

Имеются два дорсальных (*fdi*), брюшной (*fpl*) и анальный (*fa*) плавники (рис. 1, 9), со слабо развитыми мясистыми лопастями (или без них), поддерживаемыми проксимальной базальной пластиной, которая образована одним-тремя неразделенными радиалиями (*ra*) (рис. 9а). Хвостовой плавник гетеро- или дифицеркный, с эпи- и гипохордальной лопастями, содержит серию радиалий, связанных с гемальными дугами и дорсальными отростками. Парные плавники расположены низко на теле, с мясистыми лопастями средних размеров и сравнительно длинными ветвистыми лепидотрихиями. Их эндоскелет построен по унисеральному типу: монобазальный короткий проксимальный элемент, гомологичный *humerus* (*Hu*) или *femur* тетрапод [Vorobyeva, Hinchliffe, 1996], входит в гленоидную впадину скапулоракоида и сочленяется дистально с двумя стержневидными элементами (*radius* и *ulna* или *tibia* и *fibula*). Радиалии, образующие дистальную часть парных плавников, варьируют по числу и расположению (рис. 10). Все плавники поддерживаются у основания крупными парными килевыми чешуями (*scc*).

Экзоскелет плечевого пояса образован *posttemporale* (*Pt*) (связанной с боковыми *extrascapularia* (*Ext.l*)), *supracleithrum* (*ScIm*) и высоким *anocleithrum* (*Aclm*), который перекрывается *cleithrum* (*Clm*) (рис. 6а, б). *Cleithrum* с развитой вертикальной и укороченной горизонтальной ветвями, расположенными обычно в вертикальной плоскости и с отростком на переднем крае. *Clavicula* имеет обычно дорсальный отросток, составляющий естественное продолжение кости и перекрываемый *cleithrum*. Задний ее край налегает на передний край *cleithrum*. Чаще присутствует *interclavicula*. Эндоскелет, представленный скапулоракоидом (*Sc*), имеет тройное крепление к *cleithrum* (рис. 8а, б).

Тазовый пояс представлен маленькой треугольной пластинкой (*plg*) с двумя ветвями (*pubic* и *ilias*), связан с позвоночным столбом с помощью хрящевого подвздошного ребра (рис. 9а).

Дермальные кости покрыты слоем космина, под которым отсутствуют генерации кожных зубов, реже несут костную скульптуру. Для ранних представителей характерна ромбическая чешуя, покрытая паркетом мелкопористого космина с неравномерно расположенными порами, резорбирующегося во время роста рыбы. Под космином имеется толстый губчатый (трабекулярный) слой, в котором отсутствуют предшествующие генерации кожных зубов, а основание чешуи образовано тонким костным слоем – изопедином. Внутренняя поверхность чешуи несет длинное продольное ребро (рис. 12а). В ряде филетических линий у геологически более

поздних представителей наблюдается редукция космина и замена ромбической формы чешуи на овальную или округлую (рис. 12б). Костная поверхность такой чешуи несет обычно тонкий бугорчатый или ребристый орнамент, а внутренняя имеет короткий центральный выступ.

Состав. Три семейства: *Osteolepididae* Woodward, 1891; *Tristichopterygidae* Cope, 1889; *Rhizodopsididae* Berg, 1940.

Семейство *Osteolepididae* Cope, 1889

Типовой род – *Osteolepis* Valenciennes et Pentland, 1829.

Диагноз. Рыбы от 10 см до 1 м длиной. Череп характеризуется изометрическими пропорциями (рис. 4). Постпариетальный щит либо равен, либо длиннее париетального. Набор костей, формирующих передний край рыла, варьирует. Преназальный отдел короткий. Обычны многочисленные кости в этмоидной области крыши. Носовые капсулы небольшие, со слабо окостеневающими стенками и дном, обычно слабо дифференцированные благодаря недоразвитию дерминтермедиального отростка. Межносовая область более или менее широкая, к ней частично, либо полностью приурочена передняя небная яма (рис. 21а, б). Этмоид длинный, составляет до 1/2 длины этмосфеноида. Имеется *extratemporale*. Постспиракулярная пластинка отсутствует. Пинеальное отверстие обычно без пинеальных пластинок. Щечная область сравнительно короткая, щечные кости обычно подвижно связаны между собой. Отмечается слабое развитие покровных костей на небной поверхности этмоида и на медиальной стороне нижней челюсти. Небная пластина *premaxillare* может иметь срединный отросток. *Postorbitale* обычно короткое, не достигает спиракулярной вырезки. Имеется длинная субмандибулярная серия, маленькое *gulare mediale*, которое может отсутствовать. Нижняя челюсть чаще широкая и низкая, горизонтально-овальная в поперечном сечении (рис. 20б). Меккелева кость хорошо развита. *Praearticulare* почти достигает симфиза. Адсимфизная пластинка покрыта шагренью мелких зубов. Прекоронаидная яма обычно неглубокая, либо отсутствует (*Viluichthyinae*). Характерна относительно слабая дифференциация озубления на короноидах и *dentale*. Симфизных костей нет. Сошники обычно без задних отростков, могут не контактировать между собой. Череп высококинетичный благодаря подвижной связи небно-квадратного комплекса с мозговой коробкой, изолированности щечных костей (особенно в области *postorbitale*) и разделению черепной крыши на передний и задний щиты. Палатоквадратные связи, в основном, лигаментозные, либо отсутствуют (в частности, *postorbitale* и латеральная этмоидная). Передние премаксиллярные зубы обычно мелкие (исключение – карбоновый *Megalichthys* Agassiz и пермский *Ectosteorhachis* Cope). Микро-

структура зубов – простая складчатость либо полиплокодонтного типа. Полость пульпы свободная. *Clavicula* обычно с развитым восходящим отростком, задний край перекрывается *cleithrum* [Jarvik, 1944b] с одной, либо с обеих сторон. *Cleithrum* с передним отростком. Имеется *interclavicula*. Скапулокораконд обычно с тремя подошвами и округло-овальной гленоидной ямкой для *humerus*. Позвонки диплоспондильные, состоят из крупных парных интерцентров и плевроцентров [Andrews, Westoll, 1971b]. У большинства видов хвостовой плавник гетероцеркный (рис. 1а), гетеро-дифицеркный, либо дифицеркный, грудные плавники более или менее короткие. Чешуя чаще ромбическая, реже округло-ромбическая, прямоугольная или овальная и покрыта слоем космина, под которым отсутствуют зубы предшествующих генераций; базальный и губчатый слои обычно хорошо развиты. На внутренней стороне чешуй развит продольный гребень.

Состав. Шесть подсемейств: *Osteolepidinae* Cope, 1889; *Gyrotychiinae* Berg, 1955; *Glyptopominae* Goodrich, 1909; *Megistolepidinae* Vorobyeva, 1975; *Thysanolepidinae* Vorobyeva, 1977; *Viluichthyinae* Vorobyeva, 1977.

Замечания. Э. Ярвик [Jarvik, 1985], ссылаясь на неполноту знаний, предпочитает различать среди *Osteolepiformes* только два семейства: *Osteolepididae*, которые характеризуются ромбической чешуей, покрытой космином и *Rhizodontidae*, округлые чешуи которых не имеют космина. Однако ныне, в связи с новыми находками, этот отличительный признак теряет свою ценность, а огромное разнообразие форм не вмещается в жесткие рамки такого подразделения. Вместе с тем, следует признать, что семейство является, в достаточной мере, сборным, а присутствие космина в покровах, объединяющее все подсемейства, могло быть конвергентным приобретением, связанным с морским происхождением их представителей [Thomson, 1967].

Подсемейство *Osteolepidinae* Cope, 1889

Диагноз. Мелкие пелагические формы (до 30 см длиной), с торпедообразным стройным телом, более или менее короткими лопастями грудных плавников и гетероцеркным хвостом (рис. 1а). Череп умеренно широкий у преорбитальных углов. Постпариетальный щит равен или короче париетального: соотношение длины щитов крыши от 0,8 до 1,5 (рис. 5а-в). Этмоид более 1/2 длины этмосфеноида. Заднее внутреннее носовое отверстие обособлено от хоаны. Экзохоанальная вырезка маленькая. Носовые капсулы небольшие, широко раздвинуты (рис. 21б). Степень развития дерминтермедиального отростка варьирует (рис. 21а, б). Передняя небная яма со слабо развитой дермальной выстилкой расположена в межносовой области. Передние кости рыла слиты обычно без швов. Носовая и постростральная серии длинные (рис. 4, 5а), состоят из многочисленных элементов. Посторбитальная связь *palatoquadratum* не диффе-

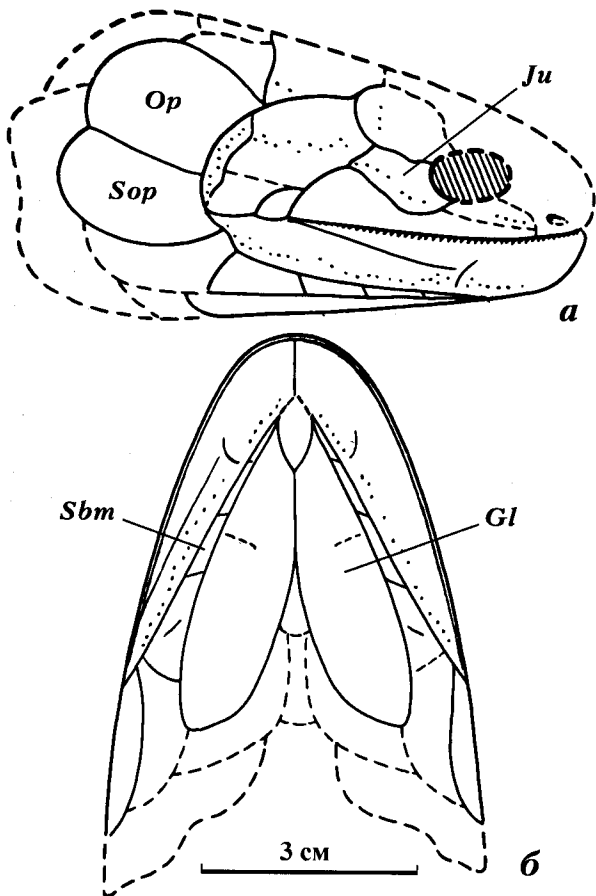


Рис. 22. *Thursius talsiensis* Vorobyeva, 1971. Голо-тип – ПИН, № 2914/2

Местонахождение Талсы, Северо-Восточная Латвия; пярнуские слои, средний девон. Реконструкция черепа: а – сбоку, б – снизу [Воробьева, 1971а]

ренцирована и занимает вентральное положение; медиальная этмоидная и базиптеригоидная – представлены простым сочленением; ушная – лигаментозная; латеральная этмоидная – отсутствует [Воробьева, 1992]. Положение орбит и длина орбитальной вырезки варьируют (рис. 5а-в, 22а). Пинеальное отверстие расположено в интерорбитальной области. Сошники короткие, с низкой зубной пластиной, обычно не контактируют между собой и с парасфеноидом, который едва заходит в этмоидную область (рис. 23а) и может иметь широкое шагреневое поле. Щечная пластина умеренно длинная. Субмандибулярная серия (Sbm) длинная: достигает (либо почти достигает) симфиза (рис. 22б). Медианное гуларе маленькое. Нижние челюсти широкие и низкие. Инфрадентальные фланги слабо развиты или отсутствуют (рис. 20б). Симфизных костей нет. Корonoиды со слабо дифференцированным озублением; корonoидные ямы мелкие. Адсимфизная пластинка не обособлена от корonoидов, несет шагрень зубов. Praearticulare достигает симфиза. Передние верхнечелюстные и нижнечелюстные зубы мелкие. Складчатость зубов слабо развита, и кость между складками дентина обычно не заходит. Сенсорные каналы проходят на

границе губчатого и базального слоев, слабо ветвистые и открываются одним рядом пор. Cleithrum с высокой вертикальной ветвью и с отростком на переднем крае. Задний край clavícula нередко сливается с cleithrum. В составе позвонков – intercentra и pleurocentra. Чешуя ромбическая, покрыта тонким слоем мелкопористого космина, без орнамента.

Состав. *Thursius* Traquair, 1888; *Osteolepis* Agassiz, 1835; *Callistiopterus* Thomson et Hahn, 1968; *Sterropterygion* Thomson, 1972; *Shirolepis* Vorobyeva, 1977; *Greiserolepis* Vorobyeva, 1977; *Geptolepis* Vorobyeva et Lebedev, 1986; *Gogonasmus* Long, 1985; *Kenichthys* Chang, Zhu, 1993.

Распространение. Европа, Азия, Индия, Китай, Иран, Россия, Сев. Америка, Вост. Гренландия; средний девон – нижний карбон.

Замечание. Включение *Kenichthys* в подсемейство остеолепидин условно; эта форма из среднего девона Китая рассматривается как стволовая для тетраподоморфов [Chang, Zhu, 1993].

Род *Thursius* Traquair, 1888

Thursius: Traquair, 1888, p. 516; Woodward, 1891a, p. 373–375; Jarvik, 1948, p. 198; 1985, p. 31; Воробьева, Обручев, 1964, с. 293; Воробьева, 1971a, с. 209; 1977, с. 124.

Osteolepis: Pander, 1860, p. 2.

Dipterus: Sedgwick, Murchison, 1829, p. 143; Agassiz, 1835, p. 111–116.

Типовой вид – *Dipterus macrolepidotus* Sedgwick et Murchison, 1829.

Диагноз. Стройные рыбы до 30 см длиной. Щиты крыши примерно равной длины. Ростральная часть черепа круто изогнута вниз. Ноздри занимают вентральное положение, антеро-дорсально к субнариальному углу, редко видны сверху. Орбитальные вырезки приурочены к средней части париетального щита, крупные: около 1/2 длины заднего щита, глубина их варьирует. Посторбитальная область – до 1/3 суммарной длины орбитальной и преорбитальной. Пинеальное отверстие расположено на уровне задней части орбиты, латерально к париетальным ямочным линиям. Ямочные линии на parietale короткие, либо достигают заднего края щита латерально к медианному шву. Длина intertemporale варьирует. Длина щечной пластины менее чем вдвое превосходит длину париетального щита. Jugale участвует в образовании орбиты. Длина lacrimale в 2–2,5 раза больше высоты. Postorbitale короче постпариетального щита в 1,5–1,8 раза. Длина operculum варьирует, обычно ненамного превосходит высоту и короче постпариетального щита. Длина боковых gula в 2,5–3,2 раза больше ширины и составляет 0,8–0,9 длины нижней челюсти. Ямочная линия на quadratojugale в средней части кости. Субмандибулярная серия достигает переднего конца медианного гуларе. Поры сенсорных каналов обычно однорядные. Спинные плавники сближены между собой и с хвостовым. Расстояние от медианного extrascapulare до первого спинного плавника, по крайней мере, в

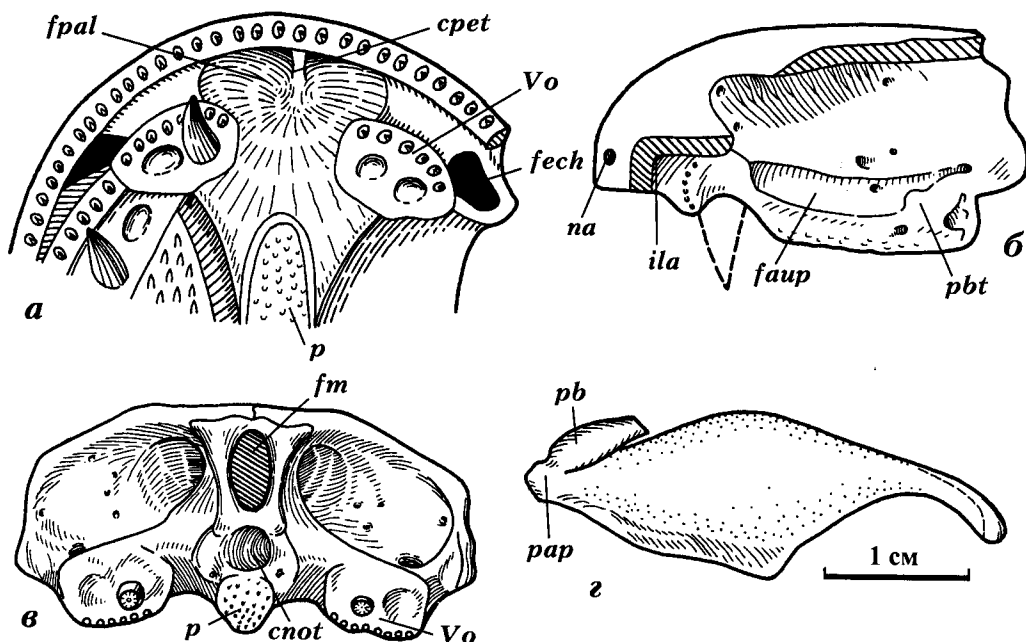


Рис. 23. *Thursius estonicus* Vorobyeva, 1977. Голотип – GI, Pi 1061

Местонахождение Тамме, Эстония; арукюлаские слои, средний девон. Череп: а – небная поверхность этмоида, б – этмофеноид сбоку, в – сзади; г – небно-квадратный комплекс медиально [Воробьева, 1977]

пять раз больше длины постпариетального щита. Первый спинной плавник примерно на уровне брюшного, второй спинной – на уровне анального. Мясистые лопасти в парных плавниках короткие. Чешуя ромбическая.

Видовой состав. *Th. macrolepidotus* (Sedgwick et Murchison, 1829); *Th. pholidotus* Traquair, 1888; *Th. moythomasi* Jarvik, 1948; *Th. talsiensis* Vorobyeva, 1971; *Th. fischeri* (Eichwald, 1860); *Th. estonicus* Vorobyeva, 1977; *Th. minor* Jarvik, 1985; *Th.?* sp. [Jessen, 1966b].

Распространение. Северо-запад России, Прибалтика, Шотландия, Германия, Восточная Гренландия; средний – верхний девон.

Замечания. Род наиболее полно изучен [Jarvik, 1948] на трех видах из среднего девона Шотландии: *Th. macrolepidotus*, *Th. moythomasi*, *Th. pholidotus*. Он отличается от других родов семейства положением спинных плавников, которые сближены друг с другом и с хвостовым; вентральным положением ноздрей; крутым изгибом роstralной области. На основе последних признаков к этому роду отнесены описываемые ниже два вида из северо-западных районов России и Прибалтики [Воробьева, 1971a, 1977], представленные фрагментарным черепным материалом. Один из них – *Th. estonicus* демонстрирует нейрокраниальные структуры и элементы висцерального скелета, неизвестные для других видов.

Thursius talsiensis Vorobyeva, 1971

Рис. 22

Thursius talsiensis: Воробьева, 1971a, с. 209, рис. 1, 2; Воробьева, 1977, с. 125, табл. 1, фиг. 1, рис. 23.

Голотип – ПИН, № 2914/2, орбитальная и посторбитальная части черепа (без крыши) с частью чешуйного покрова; местонахождение в окрестностях г. Талсы, 50 км к западу от Риги, Северо-Восточная Латвия; керн гл. 375,3 м, пярнуские сл., средний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Длина рыб 20–25 см, реконструированная длина черепа – 4 см. Череп, по-видимому, сравнительно узкий и низкий. Орбиты небольшие (около 1/3 длины париетального щита), расположены вентро-латерально, в средней части париетального щита, который примерно равен по длине постпариетальному. Посторбитальный отдел – около 1/3 длины орбитального и посторбитального. Длина щечной пластины в 2,4 раза превосходит ее высоту. Длина jugale в 1,6 раза превосходит наибольшую высоту и вдвое больше ее высоты на границе с lacrimale. Длина postorbitale в 1,7, squamosum в 1,6, quadratojugale вдвое больше их высоты. Ямочная линия в передней части quadratojugale. Maxillare высокое по заднему краю: высота в 4–4,5 раза меньше длины. Бранхиостегальная серия достигает срединного gulare и состоит не менее чем из пяти пластинок. Длина боковых gularia не менее чем втрое превосходит ширину и почти равна длине нижней челюсти. Gulare mediale узкое: длина вдвое превосходит ширину. Нижняя челюсть более чем вдвое длиннее этмофеноида. Передняя ямочная линия на нижней челюсти расположена относительно каудально: $k/m = 2,1-2,2$. Поры сенсорных каналов мелкие и редкие. Чешуи средних размеров (диаметром 3–5 мм), в передних дорсолатеральных рядах насчитывается 10–11 рядов. Косминовый покров тонкий, на отдельных чешуях имеет волнистый рельеф, отражающий костную скульптуру под ним.

Распространение. Латвия; пярнуские слои, средний девон [Воробьева, 1971a].

Замечания. По конфигурации черепа и щеки близок к *Th. mouythomasi* и особенно к *Th. macrolepidotus* из Шотландии [Jarvik, 1948]. Отличается от этих видов более узким и низким черепом, вентральным положением орбит, высоким maxillare и его конфигурацией, более низким squamosum, jugale и lacrimale, передним положением ямочной линии на quadratojugale.

Thursius estonicus Vorobyeva 1977

Табл. II, фиг. 1–4; рис. 206, 23

Thursius estonicus: Воробьева, 1977, с. 126, табл. 1, фиг. 2–3, рис. 25.

Голотип – GI, Pi, 1061, этмофеноидный отдел черепа с палато-квадратным комплексом и нижней челюстью; местонахождение Тамме, восточный берег оз. Выртсъярв, Эстония; арукюлаские слои, средний девон.

Материал. Помимо голотипа, этмоид, GI, Pi 1607; две нижние челюсти, фрагмент постпариетального щита GI, Pi 1061/3; (колл. В. Пауля), типовое местонахождение. Передний конец нижней челюсти и чешуя – ПИН, № 835/1-3, местонахождение Ново-Сиверская, р. Оредеж, Ленинградская область; арукюлаские слои, средний девон.

Диагноз. Рыбы длиной 30–35 см. Череп относительно широкий. Крыша черепа круто изогнута вниз у переднего края и в области слезно-челюстных выемок. Ноздри треугольные, вентрально расположенные, не видны сверху. Слезно-челюстные выемки короткие, глубокие, прямоугольные (рис. 236). Parietalный щит длиннее постпариетального. Орбитальные вырезки маленькие (менее 1/3 длины париетального щита), глубокие (длина вдвое превосходит глубину), широко расставлены, расположены впереди ($v/w = 1,3$) и латерально (табл. II, фиг. 1). Ширина крыши у преорбитальных углов – 1,0, у орбитальных вырезок – 0,9–1,0, в области посторбитальных выемок – 0,8 длины париетального щита. Посторбитальный отдел относительно длинный: вдвое короче суммарной длины преорбитального и орбитального отделов; преорбитальный отдел менее 0,7 орбитального и посторбитального. Пинеальное отверстие маленькое, расположено медиальнее передних концов париетальных ямочных линий ($c/d = 0,32$) [Jarvik, 1948]. Parietalные ямочные линии короткие, расположены на уровне посторбитальных углов. Intertemporale длинное и узкое, по-видимому, не участвует в образовании орбит. Сошники короткие, широко раздвинуты (рис. 23а, г), с низкой озубленной вертикальной пластиной. Передняя небная яма далеко заходит в широкую межносовую область, слабо подразделена впереди низким эндокраниальным выступом (рис. 23а). Носовые капсулы небольшие, вытянуты вдоль боковой стенки этмоида. Дерминтермедиальный отросток слабо развит. Эндохоанальные вырезы круп-

ные. Базиптеригонидный отросток низкий (рис. 23б), слабо связан с мозговой коробкой. Супраптеригонидный отросток не развит. Аутопалатинная яма глубокая (рис. 23б), в виде продольного желоба вдоль ольфакторного выступа. Palatoquadratum (рис. 23в) с развитым апикальным отростком; базальный отросток (pb) стержневидный; восходящий и ушной отростки не развиты. Гиомандибула длинная и уплощенная, с открытым гиомандибулярным проходом. Стилохиале в 2,5 раза короче гиомандибулы [Воробьева, 1977]. Нижняя челюсть почти вдвое длиннее этмофеноида (табл. II, фиг. 1, 2). Адсимфизная пластинка смыкается с озубленным по верхнему краю прекоронаидным отростком (рис. 206). Передняя ямочная линия относительно впереди ($k/m = 2,5–2,9$) [Jarvik, 1948]. Поры сенсорных каналов мелкие, редкие, слабо заметные. Группы сенсорных пор на этмоиде не прослеживаются. Чешуя относительно крупная (до 10 мм диаметром) (табл. II, фиг. 3, 4), косминовый слой относительно толстый.

Распространение. Эстония и Ленинградская область России; арукюлаские слои, средний девон [Воробьева, 1977].

Замечания. Это единственный вид рода, для которого известно строение эндокrania, щечной поверхности черепа и висцерального скелета. Сравнение его с другими видами возможно лишь на основании дермального черепа. Вид сближается с *Th. pholidotus* из Шотландии размерами, относительно коротким постпариетальным щитом, широкой крышей у преорбитальных углов, вентральным положением ноздрей, глубокими слезно-челюстными выемками. Отличается от *Th. pholidotus* относительно длинным посторбитальным отделом. От других видов отличается пропорциями крыши, а также маленькими, широко расставленными и латерально расположенными орбитами.

Thursius fisheri (Eichwald, 1860)

Osteolepis fisheri: Eichwald, 1860, p. 1554, pl. 57: 15, 16; Woodward, 1891a, p. 372; Gross, 1933a, S. 56; Jarvik, 1937, p. 121.

“*Osteolepis fisheri*”: Jarvik, 1948, p. 282, fig. 85 F, G.

Osteolepis macrolepidotus: Pander, 1860, p. 75–76, pl. 3: 11 (pars).

Thursius fisheri: Воробьева, 1977, с. 125, табл. II, фиг. 1–2, рис. 24.

Лектотип – ПИН, № 1897/32, париетальный щит; местонахождение на р. Славянка у д. Марьино, Ленинградская область, Россия; нарвские слои, средний девон. Выделен Э.И. Воробьевой [1977, с. 125] из синтипов, описанных Э. Эйхвальдом [Eichwald, 1860, p. 1554; Jarvik, 1948, p. 282].

Материал. Помимо лектотипа и нижней челюсти, описанных Э. Эйхвальдом [Eichwald, 1860], постпариетальный щит – ПИН, № 1897/33, передняя часть этмоида, extrascapulare mediale, нижняя челюсть, чешуи, зубы – ПИН, № 1897/1-8, типовое местонахождение [Воробьева, 1977].

Диагноз. Длина рыб 20–25 см (длина парие- тального щита 9–14 мм). Череп умеренно широ- кий. Ноздри расположены антеродорсальнее суб- нариального угла слезно-челюстной выемки, час- тично видны сверху. Parietalный щит равен или чуть длиннее постпарие- тального. Орбитальные вырезки крупные (составляют около 0,4 длины парие- тального щита) и глубокие (длина их в 3–3,5 раза превышает глубину), занимают антеро- дорсальное положение в средней части парие- тального щита ($v/w = 1,1$). Посторбитальный отдел короткий, около $1/3$ длины преорбитального и ор- битального; преорбитальный – чуть больше $1/2$ суммарной длины орбитального и посторбиталь- ного. Крыша сравнительно широкая у преорби- тальных углов ($d/b = 0,86$), узкая у орбитальных ($e/b = 0,5–0,6$) и посторбитальных углов ($f/b = 0,5–0,6$), расширяясь в области спиракулярной вырез- ки ($g/a = 0,9$) и у заднего края постпарие- тального щита ($h/a = 1,5$). Пинеальное отверстие маленькое, округлое, без пинеальных пластинок, расположе- но в задней части орбитального отдела, антеро- медиальнее парие- тальных ямочных линий ($c/b = 0,3$). Parietalные ямочные линии достигают заднего края щита вблизи срединного шва; передние кон- цы их расположены на уровне посторбитальных углов. Intertemporale короткое. Нижняя челюсть высокая, длина в 4,5 раза превосходит высоту, пе- редняя ямочная линия впереди ($k/m = 5,5$). Поры сенсорных каналов многочисленны, сравнитель- но крупные, однорядные. Группы мелких пор имеются вблизи субнариальных углов, на уровне передней части орбит и у задних углов парие- тального щита. Чешуя мелкая.

Распространение. Эстония и Ленинградская область России; арукюлаские и наровские слои, средний девон [Воробьева, 1977].

Замечания. Сближается с *Th. pholidotus* конфи- гурацией рыла, положением парие- тальных ямоч- ных линий и пинеального отверстия, длинными ор- битальными вырезками [Jarvik, 1948]. Отличается от этого вида укороченным преорбитальным отде- лом и меньшей шириной крыши у преорбитальных углов. От *Th. talsiensis* отличается более широкой головой и передним положением ямочной линии на нижней челюсти.

Род *Osteolepis* Agassiz, 1835

Osteolepis: Agassiz, 1835, p. 117; Woodward, 1891a, p. 368; Säve-Söderbergh, 1933, p. 11; Westoll, 1936, p. 157; Обручев, 1941, с. 40, 46; Jarvik, 1948, p. 141; Берг, 1955, с. 89; Воробьева, Обручев, 1964, с. 292.

Triplopterus: McCoy, 1855, p. 589.

Синонимия до 1891 г. см. также Woodward, 1891a, p.368; Jarvik, 1948, p.141.

Типовой вид – *Osteolepis macrolepidotus* Agas- siz, 1835.

Диагноз. Стройные рыбы, длиной 20–30 см (рис. 1а). Parietalный щит в 1,1–1,5 раза длиннее пост-

париетального (рис. 5а). Рostrальная и передне- боковые части черепа умеренно круто изогнуты вниз. Ноздри расположены относительно дорсально и впереди, над слезно-челюстной выемкой. Орби- тальные вырезки занимают переднее положение, средних размеров или крупные, до 0,4 длины пост- парие- тального щита, мелкие (длина более чем втрое превосходит глубину). Посторбитальная область ко- роткая, менее $1/3$ суммарной длины орбитальной и посторбитальной. Пинеальное отверстие небольшое, округлое, без пинеальных пластинок, расположено в межглазничной области, рострально к парие- тальным ямочным линиям, которые обычно достигают меди- анного шва между parietalia. Intertemporale относи- тельно короткое. Щечная пластина более чем вдвое длиннее парие- тального щита. Jugale участвует в фор- мировании орбиты. Длина lacrimale более чем втрое превосходит высоту. Postorbitale составляет половину длины постпарие- тального щита. Длина operculum не- сколько превосходит высоту и длиннее либо равной длины с постпарие- тальным щитом. Длина maxillare более чем в 6 раз превосходит высоту. Субмандибу- лярная серия не достигает симфиза. Длина боковых gularia втрое больше их ширины и достигает 0,8–0,9 длины нижней челюсти. Ямочная линия на quadrato- jugale расположена вблизи переднего края кости. Выводные поры сенсорных каналов на крыше черепа и нижней челюсти расположены обычно в один ряд. Вертикальная ветвь cleithrum высокая. Передний спинной плавник приурочен к средней части тела; брюшной – между спинными плавниками, анальный – между вторым спинным и дорсальной лопастью ге- тероцеркного хвостового (рис. 1а). Грудной плавник имеет развитую лопасть. Чешуя ромбическая.

Видовой состав. *O. macrolepidotus* (Agassiz, 1835); *O. panderi* (Pander, 1860); *O. baltica* Voro- byeva, 1972.

Распространение. Шотландия, Прибалтика, се- веро-запад России, ? Антарктика, ? Австралия, ? Турция; средний – верхний девон.

Замечания. К этому роду относят также множе- ство других видов, представленных фрагментар- ными остатками. Полные экземпляры известны только по двум видам: *O. macrolepidotus* Agassiz, 1835 и *O. panderi* [Pander, 1860] из среднего девона Шотландии [Jarvik, 1948]. *O. fisheri* Eichwald, 1860 из наровских слоев среднего девона Ленинградской обл. позже отнесен к роду *Thursius* как *Th. fisheri* [Jarvik, 1948]. *O. grewinkii* Gross, 1933 из низов верхнего девона Латвии позже включен в род *Latvius* [Jarvik, 1948]. Виды *O. intermedia* Eichwald, 1844; *O. nana* Eichwald, 1844; *O. tsherskyi* Rohon, 1889; *O. striata* Gross, 1942; *O. sp.* Obbruchev, 1941 остаются проблематичными [Jarvik, 1948].

Osteolepis baltica Vorobyeva, 1972

Osteolepis baltica: Воробьева, 1972, с. 485, табл. III, фиг. 1, 2

Голотип – GI, Pi 1622, парие- тальный щит; местонахождение Тамме, восточный берег оз.

Выртсыярв, Эстония; арукюлаские слои, средний девон.

Материал. Помимо голотипа, найденного В. Паулем [Paul, 1940], в этот вид включен парietальный щит – LDM, № 43/4004, местонахождение скв. в окрестностях Сарцены, Северо-Восточная Латвия; арукюлаские слои, средний девон.

Диагноз. Мелкие рыбы 12–15 см длиной. Рыло неширокое. Край рыла впереди и в области слезно-челюстной выемки умеренно круто изогнут вниз, не перегибаясь назад. Ноздри расположены сравнительно низко, вблизи края слезно-челюстных выемок. Преорбитальный отдел не превышает 0,8 суммарной длины орбитального и посторбитального. Крыша широкая у преорбитальных углов ($d/b = 0,88$) и у орбитальных вырезков ($c/b = 0,74$), сужается в области посторбитальных выемок ($f/b = 0,44$). Орбитальные вырезки в переднем положении ($v/w = 1,1$), неглубокие, длина – 0,3–0,4 парietального щита. Пинеальное отверстие небольшое, находится на уровне средней части орбитальных вырезков и впереди длинных парietальных ямочных линий, которые достигают заднего края щита вблизи его срединного шва. Пory сенсорных каналов крупные, немногочисленные, расположены обычно в один ряд.

Распространение. Эстония, Латвия; арукюлаские слои, средний девон [Воробьева, 1972].

Замечания. Отличается от шотландских видов рода конфигурацией парietального щита – широко в области орбитальных вырезков и резко сужающегося в области посторбитальных. В качестве ? *Osteolepis* sp. нами [Воробьева, 1972] описан постпарietальный щит – LDM, № 43/4005, из скважины восточнее г. Лиепая; огрская свита, фран, верхний девон. По размерам и основным пропорциям щита этот вид похож на *O. macrolepidotus*. Однако более поздний геологический возраст вызывает сомнения в их идентичности. Как *Osteolepididae* gen. indet. описаны очень мелкие чешуйки (0,4–0,5 мм в поперечнике), ПИН, № 1737, местонахождение Паста-Муйжа, лев. берег р. Даугава, Латвия; аматские слои, верхний девон [Воробьева, Лярская, 1968].

Род *Shirolepis* Vorobyeva, 1977

Shirolepis: Воробьева, 1977, с. 131.

Типовой вид – *Shirolepis ananjevi* Vorobyeva, 1977.

Диагноз. Длина – 15–20 см. Парietальный и постпарietальный щиты примерно равной длины. Передний край рыла высокий, отвесный. Крыша этмофеноида впереди орбит выпуклая, умеренно круто изогнута вниз по бокам рыла. Ноздри расположены антеродорсально, над вершиной субнариального угла, видны сверху. Носовые капсулы небольшие, округлые, находятся относительно далеко от роstralного края, разделены широкой межносовой областью, вдвое превосходящей ширину капсулы. Орбитальные вырезки – в относительно заднем положении, небольшие и глубокие (длина в 2,5–3 раза превосходит глубину) и длинные (длина

их составляет 0,35 длины постпарietального щита). Длина посторбитального отдела – 0,3–0,35 орбитального и преорбитального вместе. Преорбитальный отдел составляет 0,8–0,9 длины орбитального и преорбитального вместе. Ширина крыши у преорбитальных углов – 0,8–0,9, у орбитальных вырезков – 0,7–0,75, у заднего края парietального щита – 0,4–0,5 его длины (рис. 24). Пинеальное отверстие без пластинок, расположено позади орбит, на уровне посторбитальных углов, впереди или медиальнее передних концов парietальных ямочных линий, которые достигают заднего края щита вблизи его медианного шва. *Intertemporale* короткое. Щечная пластина невысокая, не менее чем вдвое превосходит длину парietального щита. *Jugale*, возможно, не участвует в формировании орбит. *Postorbitale* не достигает 1/2 длины постпарietального щита. Длина *maxillare* в 9–10 раз превосходит высоту заднего края. Субмандибулярная серия, по видимому, не достигает симфиза. Нижние челюсти относительно низкие: длина в 5–5,5 раз превосходит наибольшую высоту впереди длинной и покатой площадки налегания *quadratojugale*. Передние нижнечелюстные зубы мелкие. Пory сенсорных каналов мелкие, с однорядным либо двурядным расположением. Вертикальная ветвь *cleithrum* широкая и относительно низкая. Чешуя ромбическая с закругленными краями или яйцевидной формы.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Красноярский край и Тува; илеморовская свита среднего девона.

Замечание. Близок к роду *Osteolepis*, отличаясь от него, главным образом, задним положением орбит, низким *cleithrum* и формой чешуи.

Shirolepis ananjevi Vorobyeva, 1977

Рис. 24

Shirolepis ananjevi: Воробьева, 1977, с. 131, табл. II, фиг. 3–6

Голотип – ПИН, № 782/1, этмофеноидный щит; местонахождение Ширы у оз. Круглого, Минусинская котловина, Красноярский край, Россия; сарагашская фация илеморовской свиты, живет, средний девон.

Материал. Помимо голотипа, 25 экземпляров, включая щиты крыши черепа, ПИН № 783/7, 781/75; нижние челюсти, ПИН, № 781/75–79; изолированные кости черепа и плечевого пояса, а также около 80 чешуй, ПИН, № 782/1–II, 783/2–6, 1741 из ряда местонахождений Минусинской котловины у поселка Ширы и в районе оз. Круглое, Красноярский край, Россия; илеморовская свита, живет, средний девон. Этмофеноидный щит и чешуя – ПИН, № 789, местонахождение Кызыл-Джара, Тува, Россия; илеморовская свита, средний девон. Фрагменты черепа СНИИГИМС, № 87, типовое местонахождение.

Диагноз. Ноздри крупные, вытянуты вдоль верхнего края слезно-челюстной выемки (рис. 24), длина которой в 3–5 раз превосходит глубину и почти рав-

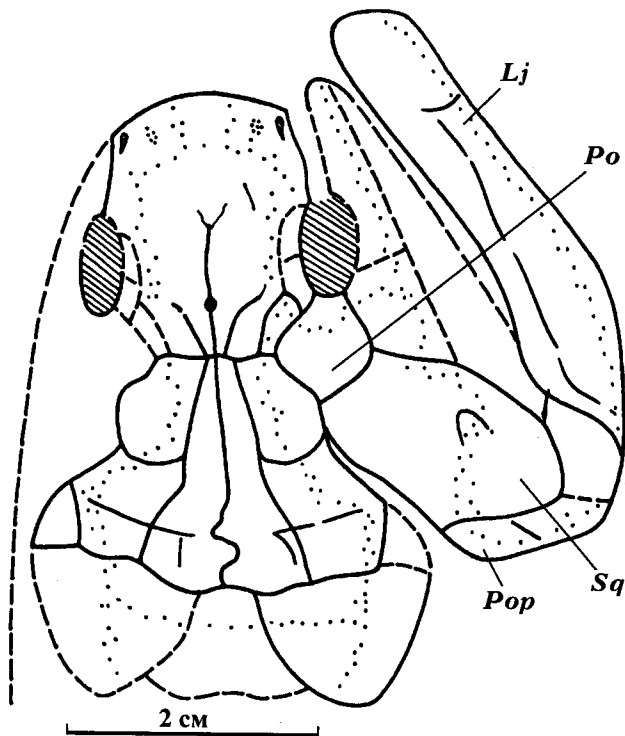


Рис. 24. *Shirolepis ananjevi* Vorobyeva, 1977. Экз. ПИН, № 782, 783, 1741. Местонахождение Шира, Красноярский край, Россия; илеморовская свита, средний девон. Реконструкция черепа сверху [Воробьева, 1977]

на длине орбитальных вырезок. Субнариальный и преорбитальный углы прямые. Орбиты латерально расположены, занимают среднюю и частично заднюю половину щита ($v/w = 1,4-1,5$). Пинеальное отверстие маленькое, округлое. Intertemporale составляет 0,3 длины париетального щита. Боковые gularia относительно узкие, длина в 2,5–3 раза превосходит ширину. Ямочная линия на нижней челюсти в переднем положении ($k/m = 3,1$). Передние нижнечелюстные зубы мелкие и низкие (высота вдвое превосходит диаметр основания). Пульпарная полость большая, стенки зубов тонкие. Чешуя длиной 5–15 мм.

Распространение. Местонахождение Шира у оз. Круглое, Минусинская котловина, Красноярский край, Россия; саргашская фация, илеморовская свита, средний девон, живет. Кызыл-Джара, Тува, Россия; илеморовская свита, живет, средний девон [Воробьева, 1977].

Род *Greiserolepis* Vorobyeva, 1977

Greiserolepis: Воробьева, 1977, с. 134.

Типовой вид – *Greiserolepis minusensis* Воробьева, 1977.

Диагноз. Рыбы длиной около 30 см. Parietalный щит ненамного длиннее постпариетального. Передний край рыла низкий. Крыша в передней части черепа уплощена, круто изогнута вниз у боковых краев рыла. Ноздри расположены относи-

тельно низко, вплотную к вершине длинной слезно-челюстной выемки, соответствующей по длине орбитальной вырезке. Носовые капсулы маленькие, находятся по бокам рыла, позади небной ямы. Межносовая область широкая (*G. tulensis*). Орбитальные вырезки расположены в средней части щита дорсолатерально, сравнительно мелкие и длинные: достигают 0,3–0,4 длины щита. Преорбитальный отдел составляет 0,7–0,8 суммарной длины орбитального и посторбитального. Ширина крыши у преорбитальных углов 0,8–1, у орбитальных вырезок 0,6–0,7, у заднего края париетального щита – 0,5 его длины. Пинеальное отверстие без пластинок, расположено на уровне посторбитальных углов, рострально или антеромедиально к передним концам париетальных ямочных линий, достигающих заднего края щита латеральнее медианного шва. Intertemporale короткое и узкое. Jugale может участвовать в образовании орбит. Postorbitale составляет 0,4 длины постпариетального щита. Имеется gulare mediale. Нижняя челюсть высокая (длина в 4–4,5 раза больше высоты средней части), с покатым заостренным и низким задним концом (рис. 25б-д). Вертикальная ямочная линия на нижней челюсти далеко впереди ($k/m = 2-3$). Поры сенсорных каналов крупные, расположены в один, иногда в два ряда. Cleithrum с высокой и узкой дорсальной ветвью. Чешуя ромбическая.

Видовой состав. *G. minusensis* Vorobyeva, 1977; *G. tulensis* Vorobyeva et Lebedev, 1986.

Распространение. Минусинская котловина, Красноярский край и Тульская область России; быстринская свита и малевский горизонт, нижний карбон [Воробьева, 1977; Воробьева, Лебедев, 1986а].

Замечание. По-видимому, принадлежит к одной филетической линии с *Shirolepis*, имея близкое региональное распространение и морфологическое сходство.

Greiserolepis minusensis Vorobyeva, 1977

Рис. 25б-з

Greiserolepis minusensis: Воробьева, 1977, с. 134, табл. II, фиг. 7–10.

Голотип – ПИН № 781/93, неполный череп; местонахождение у села Медведское, р. Караульная, Минусинская котловина, Красноярский край, Россия; быстринская свита, нижний карбон.

Материал. Помимо голотипа, париетальные и постпариетальные щиты, нижние челюсти, изолированные кости черепа и плечевого пояса, многочисленные чешуи – ПИН, № 781/94-97, 2661/1-4, типовое местонахождение.

Диагноз. Передний край рыла слегка нависает над ртом. Ноздри почти не видны сверху, овальные или округлые, расположены вплотную к вершине слезно-челюстных выемок, которые ненамного короче орбитальных вырезок. Преорбитальный угол острый. Пинеальное отверстие средних размеров, округлое, расположено в межглазничной области,

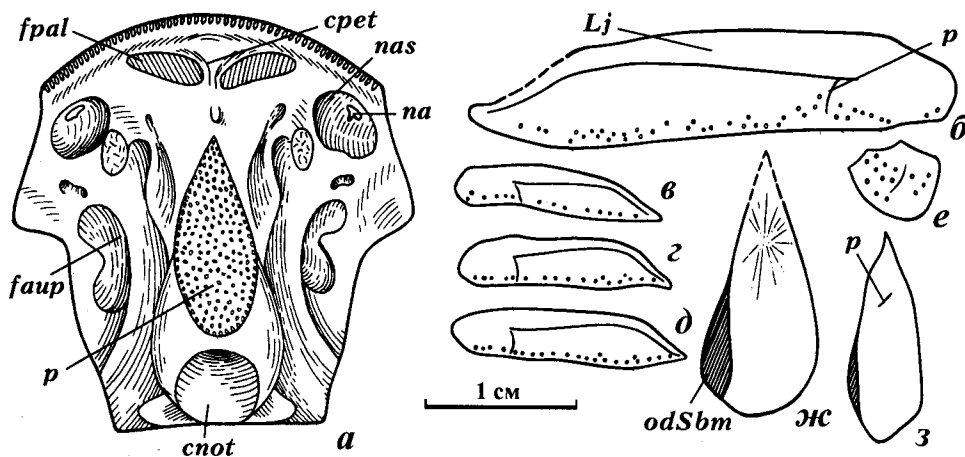


Рис. 25. а – *Greiserolepis tulensis* Vorobyeva et Lebedev, 1986. Голотип – ПИН, № 2921/1. Местонахождение Андреевка, Тульская обл., Россия; малевский горизонт, нижний карбон. Череп – этмосфеноид вентрально. б–з – *Greiserolepis minusensis* Vorobyeva, 1977. Экз. – ПИН, № 781/94-97. Местонахождение Медведское, Красноярский край, Россия; быстрянская свита, нижний карбон. Разрозненные че-

репные кости: б–д – нижняя челюсть; е – postorbitale; ж, з – gulare laterale; е – extratemporale laterale (а [Воробьева, Лебедев, 1986а]; б–з [Воробьева, 1977])

впереди парietальных ямочных линий. Pariетальные ямочные линии длинные, их передние концы находятся на уровне, либо немного позади посторбитальных углов, а задние обычно достигают заднего края parietale. Орбита расположена дорсолатерально ($v/w = 1,4-1,5$). Intertemporale у большинства особей не участвует в образовании орбиты, будучи отделено от нее задним краем supraorbitale. Lacrimale короткое и высокое: длина в 1,5 превосходит высоту. Postorbitale короткое, явно не достигает спиракулярной вырезки (рис. 25е). Длина боковых gularia в 2,5–3 раза превосходит ширину; ямочная линия в передней части костей (рис. 25ж, з). Gulare mediale короткое и узкое. Чешуя ромбическая, длиной 3–6 мм и высотой 5–9 мм, нередко с закругленными краями.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, 1977].

Greiserolepis tulensis Vorobyeva et Lebedev, 1986

Табл. II, фиг. 6; рис. 25а

Greiserolepis tulensis: Воробьева, Лебедев, 1986а, с. 74, рис. 3–4.

Голотип – ПИН, № 2921/1, этмосфеноидный отдел черепа; местонахождение в 700 м выше д. Андреевки, р. Тресна, Тульская область, Россия; упинские слои, малевский горизонт, нижний карбон.

Материал. Помимо голотипа, этмосфеноидный щит, lacrimale, фрагменты gulare laterale и чешуи – ПИН, № 2921/2-7, типовое местонахождение.

Диагноз. Передний край рыла отвесный. Ноздри видны сверху, овальные, вытянуты вдоль передней части верхнего края слезно-челюстных выемок, которые равной длины с неглубокими орбитальными вырезками (табл. II, фиг. 6). Преорбитальный угол тупой. Маленькие носовые капсулы расположены по бокам рыла позади мелкой и короткой парной небной ямы (рис. 25а). Ширина межносовой области составляет около 0,6 длины этмосфе-

ноида. Пинеальное отверстие маленькое, находится немного впереди передних концов парietальных ямочных линий. Pariетальные ямочные линии короткие, их передние концы расположены на уровне каудальной части орбит, а задние не достигают конца parietale. Postrostrale posterior длинное, глубоко вклинивается между parietalia, в задней половине щита. Intertemporale образует край орбиты. Lacrimale длинное и низкое: длина в 3,5 превышает высоту у переднего края орбитальной вырезки. Ямочная линия на боковых gularia расположена вблизи бокового края средней части кости. Gulare mediale короткое и широкое. Парасфеноид с широкой озубленной пластиной, которая достигает межносовой области. Чешуи от длинноромбических низких до высоких, субквадратных длиной 1–10 мм.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, Лебедев, 1986а].

Замечание. Отличается от типового вида меньшими размерами ноздрей и пинеального отверстия, низким lacrimale, формой преорбитальных углов, широким gulare mediale, положением и протяженностью гулярной и парietальной ямочных линий.

Род *Geptolepis* Vorobyeva et Lebedev, 1986

Geptolepis: Воробьева, Лебедев, 1986а, с. 70.

Типовой вид – *Geptolepis donensis* Vorobyeva et Lebedev, 1986.

Диагноз. Небольшие рыбы до 25 см длиной. Pariетальный щит длиной 2 см. Рыло впереди высокое с крутым изгибом. Ноздри крупные, дорсально расположены над передней частью мелкой и длинной слезно-челюстной выемки, видны сверху. Носовые капсулы средних размеров, вытянуты вдоль переднебоковых краев рыла (рис. 26а). Межносовая область умеренно широкая. Дерминтермидиальный отросток развит умеренно. Преорбитальный угол прямой, субнариальный острый. Орбиты приурочены к задней половине щита, составляя

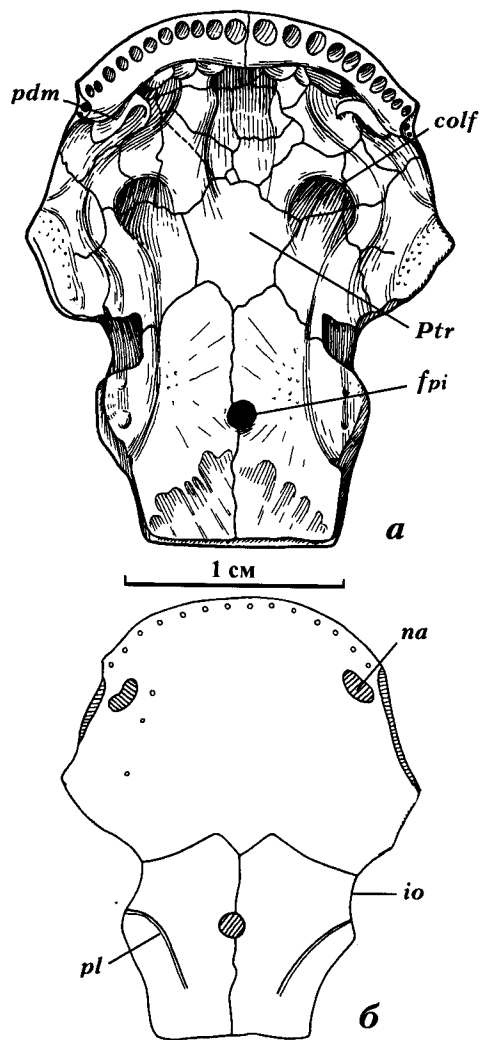


Рис. 26. *Geptolepis donensis* Vorobyeva et Lebedev, 1986. Голотип – ПИН, № 2752/2. Местонахождение у д. Петино, Воронежская обл., Россия; алатырская свита, фран, верхний девон. Черепная крыша: а – вентрально, б – дорсально [Воробьева, Лебедев, 1986а]

менее 0,2 его длины. Длина преорбитального отдела – около 0,9 суммарной длины орбитального и посторбитального. Nasorostropremaхillare со слабо развитой небной пластиной, несет сравнительно крупные передние зубы. Постростральная серия длинная (около 1/2 парietального щита): включает одну переднюю и две задние postrostralia. Носовая серия содержит семь костей, из которых третья пара контактирует между собой. Имеются самостоятельные posterior tectale и переднее supraorbitale. Пинеальное отверстие сравнительно крупное, без пинеальных пластинок, расположено на уровне задней части орбитальной вырезки и впереди передних концов коротких парietальных ямочных линий, занимающих латеральное положение и не достигающих заднего края щита (рис. 26 б). Постпинеальная длина парietального щита составляет около 1/3 его длины. Lacrimale низкое: длина почти втрое превосходит высоту. Пores сенсорных каналов мелкие, редкие,

расположены однорядно. Чешуя ромбическая, со слегка закругленными краями, до 1 см в высоту.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Воронежская область, Россия; алатырская свита, фран, верхний девон [Воробьева, Лебедев, 1986а].

Geptolepis donensis Vorobyeva et Lebedev, 1986

Рис. 26

Geptolepis donensis: Воробьева, Лебедев, 1986а, с. 71, рис. 1, 2а-в

Голотип – ПИН, № 2752/2, парietальный щит; местонахождение у д. Петино, пр. берег р. Дон, Воронежская область, Россия; алатырская свита, фран, верхний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, Лебедев, 1986а].

Замечания. Форма и пропорции парietального щита близки к таковому у *Shirolepis*. Отличается от последнего формой и более задним положением носовых капсул, латеральным положением парietальных ямочных линий и редким расположением сенсорных пор.

Подсемейство Gyroptychiinae Berg, 1955

Типовой род – *Gyroptychius* McCoy, 1848.

Диагноз. Пелагические и мелководно-придонные рыбы от 20 см до 1 м длиной с относительно узким или широким черепом. Хвостовой плавник дифицеркный с большой эпихордальной лопастью (рис. 16). Положение непарных плавников варьирует. Лопасты грудных плавников маленькие. Череп у преорбитальных углов умеренно широкий. Длина этмоида менее 1/2 длины этмосфеноида. Постпарietальный щит короче парietального. Кости рыла слиты. Иногда различимы многочисленные postrostralia. Внутреннее задненосовое отверстие обособлено от небольшой экзоанальной вырезки. Носовые капсулы широко разделены межносовой областью и приурочены к боковым стенкам этмоида. Дерминтермедиальный отросток развит умеренно (рис. 21а). Передняя небная яма заходит в межносовую область, ее дермальная выстилка слабо развита (рис. 27а). Супраптеригоидный отросток не развит, боковая этмоидная связь palatoquadratum отсутствует (рис. 27в). Базиптеригоидная связь представлена сложным замковым сочленением. Ушная связь осуществляется дорсально расположенным ушным отростком palatoquadratum в области крыши черепа (рис. 27б) [Воробьева, 1977]. Орбитальные вырезки небольшие, дорсо-латерально расположенные. Пинеальное отверстие обычно находится в посторбитальной области. Щечная пластина длинная (рис. 28). Жаберная область средней длины. Субмандибулярная серия длинная. Медианное gulare относительно крупное. Сошники с низкими вертикальными

пластинами, контактирующие между собой медиано, с короткими задними отростками. Парасфеноид заходит в межносовую область и несет узкую шагреньевую пластину. Нижняя челюсть с инфраден- тальными флангами. Симфизных костей нет. Перед- ний прекоронаидный отросток иногда покрыт ша- гренью зубов (табл. II, фиг. 5). Коронаидные ямы мелкие. Коронаидные клыки небольшие. Адсиф- физная пластина слабо дифференцирована от коро- ноидной серии. Praearticulare достигает симфиза. Предчелюстные и передние нижнечелюстные зубы некрупные. Дентиновые складки зубов простые, между ними заходит кость (примитивный полипло- кодонтный тип). Сенсорные каналы проходят в тра- бекулярном слое и открываются одним рядом пор. Cleithrum без выраженного переднего отростка. По- звонки кольцевидные, образованные интерцентрами и плевроцентрами. Чешуи ромбические либо округ- лые, покрыты тонким слоем космина.

Состав. Типовой род.

Род *Gyroptychius* McCoy, 1848

Diplopterus: Traill, 1841, p. 89–92; Agassiz, 1845, p. 55; McCoy, 1848, p. 305; Traquair, 1888, p. 516 (pars); 1890, p. 484; 1894, p. 285 (pars); 1895, p. 248 (pars); Woodward, Sherborn, 1890, p. 68 (pars); Woodward, 1891a, p. 375; Goodrich, 1904, p. 521; Watson, 1935, p. 162.

Gyroptychius: McCoy, 1848, p. 308; 1855, p. 597; Pander, 1860, p. 79; Traquair, 1888, p. 514 (pars); 1895, p. 247; Woodward, 1891a, p. 358 (pars); Wat- son, Day, 1916, p. 18 (pars); Jarvik, 1948, p. 236; 1949, p. 5; 1950a, p. 10; 1950c, p. 20; 1985, p. 12; Берг, 1955, с. 90; Воробьева, Обручев, 1964, с. 293; Воробьева, 1977, с. 137.

Diplopterax: McCoy, 1855, p. 586; Pander, 1860, p. 23; Säve-Söderbergh, 1933, p. 103–105; Westoll, 1936, p. 167.

Canningius: Säve-Söderbergh, 1937, p. 20.

Типовой вид – *Diplopterus agassizi* Traill, 1841.

Диагноз. Рыбы от 20 см до 1 м длиной. Перед- ний край рыла загнут внутрь. Parietalный щит в 1,35–1,55 раза длиннее постпариетального. Ноздри расположены вентрально, частично видны, либо не видны сверху. Межносовая область широкая. Дли- на и ширина преорбитальной области изменчивы. Посторбитальная область составляет более 1/3 длины орбитальной плюс преорбитальной. Череп значительно расширяется в области коротких и глубоких орбитальных вырезок. Пинеальное отвер- стие смещено назад, в посторбитальную область, его положение варьирует по отношению к париетальным ямочным линиям. Швы между пинеаль- ными пластинками обычно хорошо различимы, ли- бо пластинки отсутствуют. Intertemporale длинное и узкое. Щечная пластина в 2,2–2,5 раза длиннее постпариетального щита. Lacrimale высокое и час- то контактирует с postorbitale, отделяя jugale от ор- биты. Postorbitale длинное и низкое: длина состав-

ляет 1,4–2 высоты и несколько более 0,5 длины заднего щита. Maxillare низкое. Субмандибулярные и branхиостегальные серии почти достигают сим- физа. Боковые gularia составляют менее чем 0,75 длины нижней челюсти. Нижняя челюсть длинная (более чем в 2,5 раза длиннее постпариетального щита), с развитыми инфраден- тальными флангами, передние нижнечелюстные зубы мелкие. Сенсор- ные каналы умеренно ветвистые, выводные поры расположены обычно в один ряд. Первый спинной плавник меньше второго; оба находятся несколько позади уровня начала брюшного и анального, соот- ветственно. Гипохордальная лопасть хвостового плавника выше эпихордальной (рис. 16). Чешуи не- большие и многочисленные, округлые, либо ромби- ческие, дорсальный ряд в передней части тела может насчитывать свыше 30 чешуй и превосходит длину постпариетального щита более чем в 7 раз.

Видовой состав: *Gyroptychius agassizi* (Traill, 1841); *G. milleri* Jarvik, 1948; *G. kiaeri* Jarvik, 1949; *G. groenlandicus* Jarvik, 1950; *G. ? taylori* Jessen, 1968; *G. ? tuwensis* Vorobyeva, 1972; *G. pauli* Voro- byeva, 1977; *G. elgae* Vorobyeva, 1977; *G. ? latvicus* Vorobyeva, 1981; *G. ? grossi* Vorobyeva, 1981; *G. ? tuwensis* Vorobyeva, 1972; *G. australis* Young et Cor- ter, 1981; *G. dolichotatus* Jarvik, 1985.

Распространение. Шотландия, Канада, Восточ- ная Гренландия, Норвегия, Австралия, Латвия, Эс- тония, Россия (Ленинградская область, ? Краснояр- ский край, ? Тува); средний девон.

Замечания. Виды, объединенные в этом роде, основаны на неадекватном материале, их таксоно- мический статус условен. Диагноз покровного че- репа и посткраниального скелета основаны на це- лых рыбах, найденных в Шотландии [Jarvik, 1948] и Восточной Гренландии [Jarvik, 1985]; эндокрани- альные характеристики даны по фрагментарным остаткам прибалтийских форм [Воробьева, 1977].

Gyroptychius pauli Vorobyeva, 1977

Табл. I, фиг. 1; Табл. II, фиг. 5; рис. 27

Gyroptychius pauli: Воробьева, 1977, с. 138, табл. III, фиг. 1–3; табл. IV, фиг. 8.

Голотип – GI, Pi 1063, неполный череп; место- нахождение Тамме у оз. Выртсъярв, Эстония; ару- кюлаские слои, средний девон.

Материал. Помимо голотипа, в колл. GI, Pi имеются пять этмоидов, нижняя челюсть GI, Pi 1619, неполный постпариетальный щит, чешуя GI, Pi 1558; местонахождения Тамме, Арукюля и Хаа- слава; арукюлаские слои, средний девон.

Диагноз. Рыбы длиной не менее 40 см. Череп слегка уплощен дорсовентрально. Передний край рыла выступает над ротовой щелью. Ноздри округ- лые, расположены в верхней половине субнариаль- ных углов, частично видны сверху. Субнариальный угол прямой, преорбитальный – почти прямой. Но- совые капсулы небольшие, овально вытянуты вдоль боковой стенки этмоида, достигают переднего края

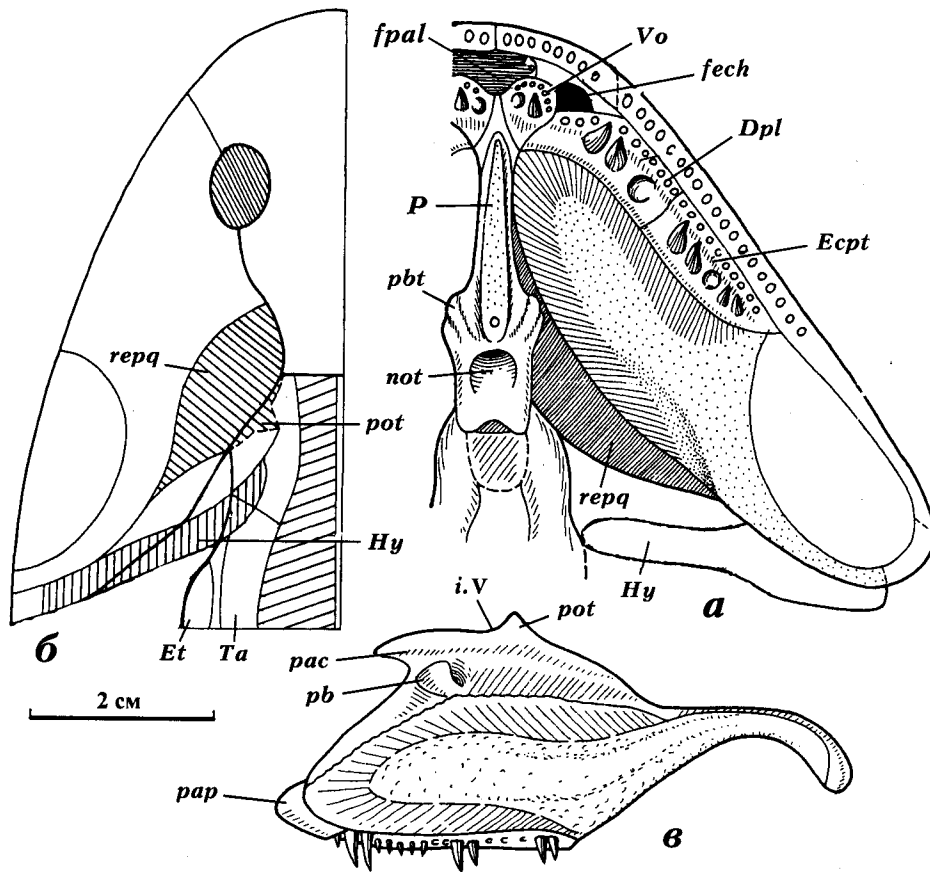


Рис. 27. *Gyroptychius pauli* Vorobyeva, 1977. Голо-тип – GI, Pi 1063. Местонахождение Тамме, Эстония; арукюлаские слои, средний девон. Реконструкция черепа с небно-квадратным комплексом: а – вид на небную поверхность черепа, б – вид на крышу черепа, в – небно-квадратный комплекс медиально [Воробьева, 1977]

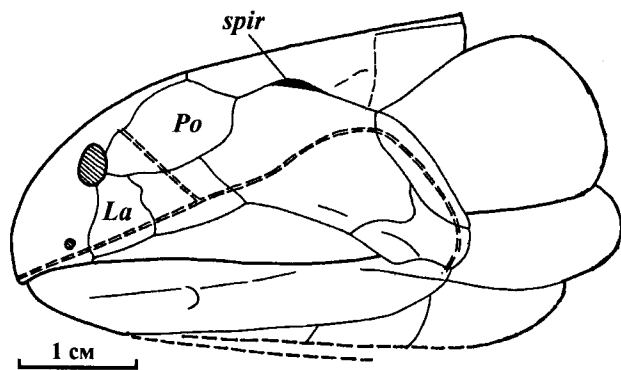


Рис. 28. *Gyroptychius elgae* Vorobyeva, 1977. Экз. GI, Pi 1508, 1520, 1565, 1570. Местонахождение Каркси, Эстония; буртнекские слои, средний девон. Реконструкция черепа сбоку на основе разрозненных костей

рыла, длина их в 1,6 больше ширины. Межносовая область широкая, около 0,4 ширины этмоида у субнариональных углов и до 0,5 на уровне носовых капсул. Небная яма заходит в межносовую область, короткая (не более 0,15 длины этмосфеноида), широкая, задние 2/3 разделены высоким и широким медианным эндокраниальным выступом (табл. I, фиг. 1). Крыша в области слезно-челюстных выемок умеренно круто изогнута вниз. Слезно-челюстные выемки неглубокие, длиннее орбитальных

вырезок, расположенных дорсолатерально. Длина маленьких орбитальных вырезок вдвое превосходит их глубину и составляет менее 1/5 длины париетального щита. Орбиты расположены дорсолатерально (рис. 27б). Преорбитальный отдел – около 3/5 суммарной длины орбитального и посторбитального. Ширина крыши у преорбитальных углов, в области орбит и заднего края париетального щита составляет: 4/5, 1/2 и 2/5 его длины. Пинеальное отверстие маленькое, без пластинок, расположено позади уровня посторбитальных углов и антеромедиальнее передних концов париетальных ямочных линий (с/б – 0.23) [Jarvik, 1948]. Париетальная ямочная линия достигает уровня посторбитальных углов и срединного шва вблизи заднего края щита. Наибольшая высота этмосфеноида в средней части втрое меньше его длины. Линия контакта эндокраниальных блоков наклонена постероventрально, нижние сочленовные отростки хорошо развиты, дорсальные едва различимы. Базиптиригоидный отросток сильно выдается от боковой стенки этмосфеноида, его передняя поверхность ступенчатая (рис. 27а), без периостальной выстилки. Базиптиригоидное сочленение замкового типа. Супраптиригоидный отросток не развит. Нотохордальная фасетка высокая. Небно-квадратный комплекс занимает относительно горизонтальное положение (учитывая широкий и уплощенный череп). Передний конец palatoquadratum крепился медиально над основанием наружного сошникового клыка. За-

глазничные связи сближены с этмоидной. Восходящий отросток (pr. ascendens) высокий и тонкий. Ушной отросток (рис. 27б, в) пластинчатый, дорсально-горизонтально расположенный впереди спиракулярной вырезки. Stylohyale четко не обособлено от стержневидной hyomandibulare, формируя вместе с нею спиракуло-гиомандибулярную нишу (герq). Длина щечной пластины в 2,4 раза превосходит высоту и не более чем в 2,3 раза длину постпариетального щита. Длина lacrimale и quadratojugale почти вдвое, maxillare в 6 раз, postorbitale и squamosum в 1,4 раза превосходит их высоту. Jugale может участвовать в образовании орбиты. Ямочная линия quadratojugale расположена вблизи переднего края кости. Нижняя челюсть короткая, примерно в 2,5 раза превышает длину постпариетального щита. Ямочная линия на нижней челюсти занимает переднее положение ($k/m > 3$). Корonoиды несут по верхнему краю кромку шагрени, смыкающуюся с адсимфизной пластинкой (табл. II, фиг. 5). Имеется один ряд мелких, слабо прослеживаемых сенсорных пор по нижнему краю челюсти. Зубы невысокие, с толстыми стенками, с двойными либо тройными широкими складками в основании. Чешуя ромбическая, до 6 мм длиной.

Распространение. Эстония, арукюлаские слои среднего девона [Воробьева, 1977].

Замечания. По пропорциям крыши черепа занимает промежуточное положение между *G. agassizi* и *G. kiaeri*, сближаясь с широкоголовыми формами – *G. milleri* и *G. groenlandicus*. От всех этих видов отличается маленькими размерами орбит, высокими maxillare и передним положением ямочной линии на нижней челюсти.

Gyroptychius elgae Vorobyeva, 1977

Рис. 21а, 28

Gyroptychius elgae: Воробьева, 1977, с. 142, табл. IV, фиг. 1–7.

Голотип – GI, Pi 1520, передняя часть этмоида; местонахождение Каркси, Эстония; буртнекские слои, верхи среднего девона.

Материал. Помимо голотипа, фрагментарные остатки черепа, нижних челюстей, плечевого пояса, зубы, чешуи GI, Pi 1521, 1522, 1527, 1627, 1583, 1589, типовое местонахождение.

Диагноз. Рыбы до 1 м длиной. Череп сильно уплощен дорсовентрально: крыша занимает горизонтальное положение над слезно-челюстной выемкой (рис. 28), верхняя часть щечной пластины (в частности, lacrimale) участвовала в формировании черепной крыши. Передний край рыла отчетливо выдается над ротовой щелью. Ноздри треугольные или овальные расположены в верхней половине субнариального угла, частично видны сверху. Носовые капсулы небольшие, овальные, расположены вдоль переднего края рыла, широко раздвинуты (рис. 21а). Ширина межносовой области – около 0,3 ширины этмоида на уровне субнариальных углов. Передняя

небная яма находится в межносовой области. Слезно-челюстные выемки глубокие, дорсо-латерально расположенные, вдвое длиннее небольших и глубоких орбитальных вырезок, расположенных дорсально. Ширина черепа у преорбитальных углов в 1,2–1,8, в области орбит в 0,8–1,3 превосходит длину париетального щита до соответствующего уровня. Кости преорбитальной части крыши слиты без швов. Premaxillaria с хорошо развитыми небными пластинами и боковыми отростками. Щечная пластина невысокая, длина примерно в 2,3 раза превосходит ее высоту. Длина squamosum почти вдвое, postorbitale в 1,7, lacrimale равна, operculum более или менее равна, quadratojugale в 1,5, maxillare в 6 раз превосходит высоту этих костей (рис. 28). Ямочная линия на quadratojugale пересекает нижний край кости посередине, либо смещена вперед. Jugale не участвует в образовании орбит. Боковые гугария длинные и узкие, длина втрое превосходит ширину. Передняя ямочная линия нижней челюсти расположена на уровне интеркорonoидной ямы ($k/m < 3$). Пory сенсорных каналов мелкие, однорядные. Зубы невысокие, конусовидные. Передние 4–5 зубов в 1,5 раза крупнее задних. Стенки оснований крупноскладчатые, вершины гладкие. Чешуя ромбическая, не превышает 16 мм в длину.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, 1977].

Замечание. Относится к числу широкоголовых видов. Сближается с *G. milleri*, *G. groenlandicus*, *G. pauli* уплощенной крышей черепа, глубокими, прямоугольными и сравнительно длинными слезно-челюстными выемками. Выделяется крупными размерами, более дорсальным положением орбит, высоким и коротким lacrimale, низким squamosum, высоким quadratojugale, узкими гулярными пластинками. Не исключена принадлежность к новому роду.

Gyroptychius ? latvicus Vorobyeva, 1981

Gyroptychius ? latvicus: Воробьева, 1981, с. 441, рис. 78.

Голотип – LDM, № 43/4007, этмосфеноид; местонахождение в окрестностях г. Резекне, скважина 22 – Шкипе, гл. 377,1 м; пярнуские слои, низы среднего девона.

Материал. Голотип.

Диагноз. Рыбы до 25–30 см длиной, с относительно широкой и выпуклой в области орбитальных вырезок крышей черепа. Крыша впереди орбит круто изогнута вниз и назад. Край рыла нависает над ротовой щелью. Ноздри впереди и на уровне вершины слезно-челюстной выемки вытянуты параллельно оральному краю. Субнариальный угол прямой, преорбитальный слегка заострен. Носовые капсулы расположены вдоль боковой стенки этмоида, немного не достигают переднего края рыла. Небная яма мелкая, парная, между носовыми капсулами, подразделена каудально широким и низким срединным выступом. Слезно-челюстные вы-

емки прямоугольные, неглубокие, равны по длине орбитальным вырезками. Орбитальные вырезки маленькие, глубокие, составляют 0,2 длины париетального щита, длина их вдвое больше глубины. Преорбитальный отдел более, чем в 1,5 раза длиннее посторбитального. Ширина крыши у посторбитальных углов, орбитальных вырезок и заднего края щита достигает, соответственно: 0,8, 0,75 его длины. Пинеальное отверстие, по-видимому, располагалось в посторбитальном отделе. Передние концы париетальных ямочных линий значительно каудальнее посторбитальных углов. Базиптеригоидные отростки широко отходят в стороны, формируя широкий карман для базальных отростков *palatoquadratum*. Зубы относительно крупные, часто расположенные, передние не превышают по высоте задние. Складки имеются только в основании, стенки относительно тонкие, гладкие, полость пульпы широкая, почти достигает вершины зуба.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, 1972].

Замечание. По размерам тела и короткому орбитальному отделу сближается с *G. kiaeri* из низов среднего девона Норвегии, отличаясь от него глубокими орбитальными вырезками и более широким передним щитом.

Gyroptychius ? grossi Vorobyeva, 1981

Gyroptychius ? grossi: Воробьева, 1981, с. 443, рис. 79.

Голотип – ПИН, № 2914/1, передний черепной щит; местонахождение в окрестности г. Талси, скв. гл. 2749 м, северо-восточная Латвия; наровские слои, низы среднего девона.

Материал. Помимо голотипа, передняя часть этмофеноида – ПИН, №835/6, местонахождение у д. Хотенжи, р. Лемовжа, Ленинградская обл., Россия; наровские слои, верхний девон. Две нижние челюсти – ПИН, № 805/1-2, местонахождение в Витебской обл., скважина у г. Орши, 365–375 м; наровский горизонт, верхний девон.

Диагноз. Рыбы до 0,5 м длиной, с узкой головой и выпуклой крышей черепа. Край рыла загнут вниз и нависает над ротовой щелью. Ноздри расположены впереди слезно-челюстных выемок, почти параллельны их переднему краю. Субнариальный угол не выдается назад, преорбитальный – прямой. Слезно-челюстные выемки расположены латерально, короче орбитальных вырезок. Орбитальные вырезки средних размеров – около 0,3 длины париетального щита, глубина втрое уступает длине, расположены в средней части щита. Преорбитальный и посторбитальный отделы примерно равной длины. По-видимому, имеются четыре отдельных *nasalia*. *Postrostrale posterior* крупное. Ширина крыши у преорбитальных углов, орбитальных вырезок и заднего края щита, соответственно, 0,8, 0,56, 0,43 его длины. Пинеальная вырезка большая, овальная, заостренная сзади, расположена антеромедиальнее передних концов ямочных линий (*c/b* – 0,28), кото-

рые находятся на уровне, либо впереди посторбитальных углов. Пинеальное отверстие окружено тремя крупными пластинками. Ширина *intertemporale* втрое меньше длины. Боковые *gularia* узкие, срединное – вытянуто в длину. Нижняя челюсть вдвое длиннее париетального щита, относительно высокая. Зубы стройные, высокие, с маленькой пульпарной полостью, с умеренно толстыми стенками. Складчатость почти достигает их вершины. Поры сенсорных каналов сравнительно крупные, обычно однорядные. В передней части крыши на уровне ноздрей различается парная группа мелких пор. Чешуя ромбическая.

Распространение. Латвия, Ленинградская обл. России, Белоруссия; наровские слои, низы среднего девона [Воробьева, 1972].

Gyroptychius ? tuwensis Vorobyeva, 1972

Gyroptychius ? tuwensis: Воробьева, 1972, с. 557, табл. IX, фиг. 1–3.

Голотип – ПИН, № 789/2, этмофеноидный щит; местонахождение Бай-Булун, Тува, Россия; сарагашская фация, илеморовская свита, средний девон.

Материал. Помимо голотипа, чешуя из типового местонахождения; постпариетальный щит и чешуя – ПИН, № 789, местонахождение Красный Камень (Назаровская впадина), Минуса, Красноярский край, Россия [Воробьева, 1972].

Диагноз. Рыбы около 20 см длиной, длина париетального щита – 25 мм, постпариетального – 12 мм. Край крыши впереди слезно-челюстной выемки круто изогнут вниз, образуя нависающую “губу”. Ноздри сравнительно крупные, треугольной формы, расположены непосредственно впереди слезно-челюстной выемки, относительно высоко над ее верхним краем, видны сверху. В области слезно-челюстной выемки крыша относительно пологая, *lacrimale* занимает дорсолатеральное положение. Слезно-челюстная выемка с прямым верхним краем, глубокая. Ширина черепа на уровне ноздрей в 2,6 раз превосходит его пренариальную длину. Ширина постпариетального щита у переднего края составляет 0,72, в области спиральной вырезки – 1,0 и у заднего края щита – 1,4 его длины. Задний край щита выпуклый. *Extratemporale* слито с *tabulare*. *Intertemporale* длинное, почти равно *parietale*. Поры сенсорных каналов крупные, многочисленные, местами двурядные. Чешуя высокая: высота свободной поверхности равна или превосходит длину чешуи. Перекрываемая поверхность узкая, отделена от свободной поверхности тонкой бороздой. Ширина гребня на внутренней поверхности варьирует от тонкого (экземпляры из Бай-Булун) до широкого, составляющего 1/5 длины чешуи (Красный камень).

Распространение. Назаровская впадина Минусы, Красноярский край, илемовская свита, средний девон; Бай-Булун, Тува, сарагашская фация илемовской свиты, средний девон [Воробьева, 1977].

Замечание. Вид отнесен к роду *Gyroptychius*, исходя из конфигурации переднего края рыла. Отличается от многих известных видов дорсальным положением ноздрей.

Подсемейство Glyptopominae Goodrich, 1909

Типовой род – *Glyptopomus* Agassiz, 1844

Диагноз. Относительно стройные и, по-видимому, глубоководные рыбы, достигавшие 25–100 см в длину. Хвостовой плавник гетероцеркный либо гетеродифицеркный (с тремя лопастями). Спинные плавники сближены между собой и с хвостовым, противостоят анальному и брюшным. Лопастей грудных плавников несколько удлинены. Передний и задний черепные щиты примерно равной длины. Длина этмоида – около половины длины этмосфеноида. Заднее внутриносое отверстие сообщается с хоаной. Носовые капсулы сравнительно узкие, вытянуты вдоль боковой стенки этмоида. Межносовая стенка широкая, около 1/2 ширины этмоида. Передняя носовая яма двойная, короткая и глубокая, расположена в предносовом отделе, разделена широким эндокраниальным выступом, высланным сошником и небной пластиной. Ушные отростки занимают верхнее положение, ушная связь palatoquadratum, вероятно, лигаментозная. Ростральные кости неразличимы. Орбитальные вырезки относительно крупные. Пинеальное отверстие расположено в посторбитальной области либо может отсутствовать. Наружная щечная пластина относительно короткая. Жаберная область длинная, особенно у геологически более молодых форм. Субмандибулярная серия относительно короткая. Медианное гугале маленькое, либо отсутствует. Сошники с относительно высокими вертикальными пластинами, смыкающимися между собой, с короткими задними отростками. Нижние челюсти с укрупненными передними, либо с парой клыковидных крупноскладчатых зубов. Структура зубов простого полиплокодонтного типа. Малые челюстные зубы с гладкой наружной поверхностью. Ветвящиеся сенсорные каналы с несколькими рядами выводных пор. Каналы проходят через верхнюю часть трабекулярного слоя. Cleithrum может сливаться с clavícula. Ромбические чешуи покрыты гладким слоем тонкопористого космина, который может отсутствовать на костях черепа и чешуе, последние в этом случае несут костную скульптуру.

Состав. *Latvius* Jarvik 1948; *Megapomus* Vorobyeva 1977; *Glyptopomus* Agassiz, 1844; *Cryptolepis* Vorobyeva, 1975; ? *Megadonichthys* Vorobyeva, 1972; ? *Peregrinia* Vorobyeva et Lebedev, 1986; *Litoptychus* Denison, 1951 (Schultze, Chorn, 1998); ? *Marsdenichthys* Long, 1985; ? *Medoevia* Lebedev, 1995.

Замечания. Подсемейство сборное, поскольку рода трудно сопоставимы. Помимо Прибалтики и России, представители известны из С. Америки и Австралии.

Род *Latvius* Jarvik, 1948

Osteolepis: Gross, 1933a, S. 55; 1935, с. 42; 1936a, с. 133.

Latvius: Jarvik, 1948, p. 280; Gross, 1956, S. 39; Jessen, 1966b, p. 308–309; 1973, S. 160; Воробьева, 1972, с. 570; 1977, с. 147; 1981, с. 81.

Eusthenopteron: Gross, 1936a, S. 71.

Типовой вид – *Osteolepis growingki* Gross, 1933.

Диагноз. Длина тела от 16 см до 1 м. Череп постепенно расширяется в каудальном направлении. Жаберная область средних размеров. Parietalный щит немного длиннее постпариетального. Крыша черепа круто изогнута вниз в передней части рыла и умеренно в области слезно-челюстной выемки. Ноздри занимают относительно дорсальное положение: в верхней половине субнариального угла, который, как и преорбитальный угол, прямой. Пинеальное отверстие ромбической формы, расположено впереди уровня посторбитальных углов и медиально, либо антеромедиально к передним концам париетальных ямочных линий, которые могут достигать заднего края щита латеральнее медианного шва. Орбиты крупные, латерально расположенные. Щечная пластина относительно высокая; высота squamosum и quadratojugale в 1,5 и 1,7 раза превышает их длину. Имеется медианное гугале. Задний край постпариетального щита перекрывается extrascapularia. Область базикапсулярной фонтанели окостеневаает. Bullae acustica слабо развиты. Типичный постушной отросток отсутствует. Бриджиевы ямы большие, сближены, широко открыты вентрально. Затылочный гребень представлен развилкой над foramen magnum и коническим отростком ниже fossa supraoticum, пронизанным каналом. Канал нотохорды умеренно широкий (рис. 29a). Передние нижнечелюстные зубы могут быть укрупненные. Сенсорные каналы погружены в трабекулярный слой, открываясь на поверхности костей чаще двумя рядами пор. Ромбическая чешуя и дермальные кости несут тонкий косминовый слой.

Видовой состав. *Latvius growingki* [Gross, 1933]; *L. deckerty* Jessen, 1966; *L. niger* Jessen, 1973; *L. obrutus* Vorobyeva, 1977; *L. ? sibiriacus* Vorobyeva, 1972.

Распространение. Латвия, Рейнская область Германии, Ленинградская область и, вероятно, Красноярский край, Россия; фран, верхний девон [Gross, 1956; Jessen, 1966a; Воробьева, 1972, 1977].

Замечания. Среди известных остеолепид *Latvius* выделяется присутствием большого числа сенсорных пор, сближаясь в этом отношении с *Glyptopomus*. В то же время по пропорциям черепа он обнаруживает сходство с *Osteolepis*, в особенности с *O. macrolepidotus*, отличаясь от него, однако, не только более развитой сенсорной системой, но и формой черепа в области слезно-челюстных выемок, положением пинеального отверстия, париетальных ямочных линий и некоторыми характеристиками щечной пластины.

Latvius grewingki (Gross, 1933)

Osteolepis grewingki: Gross, 1933a, S. 55–56, Taf. 6, Fig. 2, 3, 30a, c; 1935, S. 42, 59, Taf. 5, Fig. 1; 1936b, S. 133–135, Abb. 2; 1942, S. 392–394; Воробьева, Обручев, 1964, с. 293.

Eusthenopteron foordi: Gross, 1936a, S. 130, Abb. 4 (pars).

Eusthenopteron saevesoederberghi: Gross, 1941, S. 44, Abb. 24a.

Latvius grewingki: Jarvik, 1948, p. 280; Gross, 1956, S. 7, 39, Abb. 36D, Taf. 9, fig. 8; Jessen, 1966b, p. 308. Воробьева, 1977, с. 147; 1981, с. 445, рис. 80.

Голотип – МВ, f. (№ не указан), отико-окципитальный щит; местонахождение Кокнесе, р. Персе, Латвия; снеготорские слои, фран, верхний девон [Gross, 1933a, Taf. 6, Fig. 2; 1936b, Abb. 80D].

Материал. Неполные четыре париетальных и семь постпариетальных щитов, десять нижних челюстей, чешуя – МВ, f.161, 162, 196, 545, 262, 316, 175, 546 и др. Кости плечевого пояса (cleithrum и claviculae), разрозненные черепные кости (squamosum, gulare, dentale) – NHRM, p. 3240, 3135, 3128, 3250, 3306 и др. [Jarvik, 1948; Gross, 1956]. Черепные кости (нижняя челюсть, два постпариетальных щита и др.) – LDM, № 43; типовое местонахождение и пос. Кандава, р. Атава; чешуя, нижняя челюсть – ПИН, № 2917, местонахождение д. Вачукинцы, р. Оять; псковские слои, фран, верхний девон.

Диагноз. Маленькие рыбы, по-видимому, около 15–20 см длиной. Ноздри продольно-овальной формы, расположены над вершиной субнариального угла, видны сверху. Орбитальные вырезки относительно длинные и мелкие, занимают почти 1/2 длины средней части щита. Преорбитальный отдел щита составляет около 0,65 длины орбитального и посторбитального вместе. Пинеальное отверстие ромбовидное, расположено впереди, либо медиальнее передних концов париетальных ямочных линий (с/б – 0,25), которые достигают задней части медианного шва между parietalia. Череп расширяется каудально: ширина крыши у посторбитальных выемок 0,6–0,65 или менее, у спиракулярной вырезки – 0,75–0,9 длины париетального щита. Постпариетальный щит широкий сзади, с длинными и глубокими спиракулярными выемками, выпуклый по заднему краю в области медианного шва между postparietalia. Lacrimale невысокое: длина в 2,5 превышает его наибольшую высоту у переднего края орбитальной вырезки. Maxillare высокое по заднему краю: высота в 5 раз меньше длины. Длина quadratojugale менее, чем в 1,5 раза превышает высоту средней части; ямочная линия находится вблизи переднего края кости. Судя по площадке на gulare laterale, имелось широкое gulare mediale. Длина и конфигурация нижней челюсти варьируют. Ее верхний край прямой. Вентральная поверхность широкая и плоская, латеральная – узкая, зубной ряд на dentale длинный, передние зубы небольшие. Снаружи от них прослеживаются многочисленные ряды мелких зу-

бов. Spleniale короткое: вдвое короче postspleniale, которое пересекается в средней части вертикальной ямочной линией (k/m – 1,88–2,0), достигающей шва с dentale. Сенсорный мандибулярный канал проходит вдоль нижнего края челюсти, открываясь на нем и в средней части infradentalia двойным рядом пор. Поры сенсорных каналов сравнительно крупные, расположены в 2–3 ряда: около 70 на каждой стороне париетального и 40–60 – постпариетального щитов. Cleithrum с длинным передним отростком, перекрываемым clavicula, и с развитым медиальным флангом, формирующим заднюю стенку жаберной полости. Обе кости нередко прочно соединены в cleithroclavicula. На переднем конце clavicula имеется шовная линия для interclavicula. Форма и размеры чешуи вариабельны, нередко чешуя с развитым передним отростком на перекрываемой поверхности.

Распространение. Типовое местонахождение [Jarvik, 1948].

Latvius obrutus Vorobyeva, 1977

Рис. 29

Latvius obrutus: Воробьева, 1977, с. 148, табл. V, фиг. 1–2, рис. 32.

Голотип – ПИН, № 54/243, задняя часть черепа; местонахождение д. Столбово, р. Сясь, Ленинградская область, Россия; шелонские слои, франский ярус, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, чешуя и фрагментарные остатки дермальных костей черепа – ПИН, № 54/243, типовое местонахождение.

Диагноз. Крупные рыбы длиной около 1 м или более. Отико-окципитальный отдел широкий в области спиракулярной выемки. Задний край постпариетального щита вогнутый с выступающими назад extratemporalia и tabularia. Максимальная ширина отико-окципитального отдела совпадает с передним краем сильно развитых паротикальных гребней и с передним краем tabularia, превосходя здесь высоту затылка в 1,3–1,4 раза. Постушные отростки неразвиты (рис. 29а). Срединный затылочный гребень над верхним краем foramen magnum расширяется в массивный раздвоенный дорсальный выступ. Бриджиевы ямы составляют около 1/2 ширины черепа между вершинами паротикальных гребней. Диаметр нотохорды более 1/4 высоты затылка и втрое больше foramen magnum (рис. 29б). Поры сенсорных каналов мелкие, многочисленные, до 15–20 рядов на постпариетальном щите. Чешуя ромбическая, невысокая, диаметром менее 10 мм, с закругленными нижним и задним краями.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, 1977].

Замечание. Особенности строения нейрокrania, включенные в диагноз рода, даны на основе *L. obrutus*.

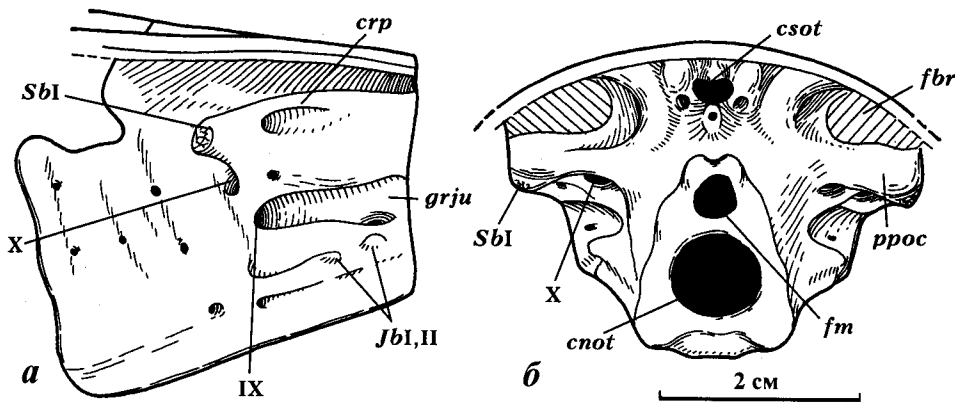


Рис. 29. *Latvius obrutus* Vorobyeva, 1977. Голотип – ПИН, № 54/243. Местонахождение Столбово, Ленинградская обл., Россия; шелонские – порховские слои, верхний девон. Отико-окципитальный отдел черепа: а – латерально, б – сзади [Воробьева, 1977]

Latvius ? sibiriacus Vorobyeva, 1972

Latvius ? sibiriacus: Воробьева, 1972, с. 575, табл. X, фиг. 1–6.

Голотип – ПИН, №783/12, фрагмент этмоида; местонахождение в 1 км ниже д. Ивановка, р. Урюп, бассейн р. Оби, Красноярский край; кохайская свита, фран, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, разрозненные кости черепа, нижней челюсти и чешуя – ПИН № 783/13, 14.

Диагноз. Рыбы средних размеров (длина maxillare – 5 см) с крупными, округлыми, относительно вентральными ноздрями, расположенными вплотную к слезно-челюстной выемке и вблизи вершины прямого субнариального угла. По нижнему краю ноздри развит длинный, с узким основанием дерминтермедиальный отросток, который тянется назад и вверх. Maxillare достигает наибольшей высоты в средней части, на границе squamosum с jugale, длина кости в 5–6 раз превышает ее высоту. Нижняя челюсть с сильно выпуклым нижним краем, передние зубы не крупные, с игольчатыми, загнутыми лингвально вершинами. Стенки зубов гладкие, складчатость развита только у основания. Полость пульпы расширена в средней части зуба. Поры сенсорных каналов средних размеров, в два–четыре ряда. Впереди ноздри, вблизи орального края имеется группа мелких сенсорных пор. Чешуи ромбические, нередко с закругленными краями, иногда овальные, высота в 1,3–1,6 превышает длину. Передний сочленовный отросток не прослеживается. Слой космина на костях и чешуе гладкий.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, 1972].

Замечания. От *L. grewingki* и *L. deckerti* отличается низким положением ноздрей, конфигурацией нижней челюсти и строением зубов. От *L. obrutus* – менее интенсивной ветвистостью сенсорных каналов и относительно более крупной чешуей.

Род *Megapomus* Vorobyeva, 1977

Megapomus: Воробьева, 1977, с. 150.

Типовой вид – *Megapomus markovskiyi* Vorobyeva, 1977.

Диагноз. Рыбы средних размеров (до 20–40 см), с ланцетовидной (“змеевидной”) головой и длинной жаберной областью (табл. I, фиг. 3). Parietalный щит ненамного длиннее постпариетального. Крыша черепа почти отвесно изогнута вниз в передней части рыла и в области мелких слезно-челюстных выемок (табл. I, фиг. 2). Ноздри расположены относительно низко, вплотную к средней части этих выемок, почти не видны сверху. Субнариальный и преорбитальный углы прямые. Слезно-челюстная выемка мелкая и пологая. Пинеальное отверстие крупное, ромбической формы, расположено в посторбитальном отделе, на уровне передних концов париетальных ямочных линий ($c/b = 0,25$), которые достигают заднего края щита в латеральной части parietale. Орбитальные вырезки относительно крупные и неглубокие: длина втрое превосходит глубину и составляет более 0,3 длины париетального щита. Преорбитальный отдел длинный: около 1/2 длины париетального щита. Ширина крыши у преорбитальных углов около 0,9; у орбитальных вырезок – 0,6 длины щита. Щечная пластина вдвое длиннее постпариетального щита. Длина quadratojugale в 1,5 раза больше высоты, ямочная линия проходит в передней части кости. Длина squamosum ненамного превосходит высоту. Operculum длиннее постпариетального щита и составляет 2/5 длины черепа. Maxillare высокое: высота в 4 раза меньше длины. Субмандибулярная серия из трех костей, короткая, достигает впереди уровня заднего края maxillare. Боковые gularia узкие и короткие: далеко не достигают симфиза. Срединное gulare отсутствует. Oticooccipitale полностью перекрыто дорсально постпариетальным щитом. Базикапсулярная фонтанель не окостеневает. Bulla acustica представлена массивным выступом. Супрафарингеальный элемент первой жаберной дуги крепится к постушному отростку. Бриджиевы ямы широко разделены, средний затылочный гребень непрерывный. Нотохордальный канал широкий. Сенсорные каналы проходят в трабекулярном слое, открываясь многочисленными порами. Лопасть груд-

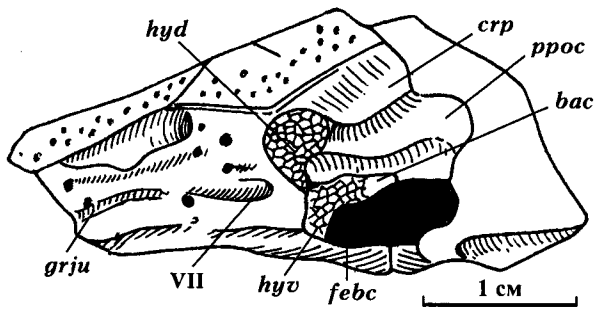


Рис. 30. *Megapomus heckeri* Vorobyeva, 1977. Голо-тип – ПИН, № 835/1. Местонахождение д. Билово, Ленинградская обл., Россия; биловские слои, верхний девон. Отико-окципитальный отдел черепа сбоку [Воробьева, 1977]

ного плавника удлинённая. Кости и чешуи покрыты толстым слоем космина. Чешуя ромбическая.

Видовой состав. *Megapomus heckeri* Vorobyeva, 1977; *M. markovskiyi* Vorobyeva, 1977; *M. punctatus* Vorobyeva, 1977.

Распространение. Ленинградская и Орловская области России, Белоруссия; фамен, верхний девон [Воробьева, 1977].

Замечания. Род представляют, по-видимому, более продвинутые формы по сравнению с родом *Latvius*. По основным пропорциям черепа и форме черепных костей обнаруживает сходство с *Glyptopomus*.

Megapomus heckeri Vorobyeva, 1977

Табл. I, фиг. 5–7; Рис. 30

Megapomus heckeri: Воробьева, 1977, с. 152, табл. VI, фиг. 1, рис. 34.

Голотип – ПИН, № 835/1, отико-окципитальный отдел черепа; местонахождение окрестности Билово, пр. берег р. Малый Тудер, Ленинградская область; биловские слои, фамен, верхний девон.

Материал. Голотип и чешуя – ПИН, № 835/2, типовое местонахождение.

Диагноз. Отико-окципитальный отдел черепа узкий и низкий впереди, значительно повышается и расширяется сзади (рис. 30). Швы между покровными костями постпариетального щита широкие и глубокие. Ширина крыши в посторбитальной выемке – 0,6, в области спиракулярной вырезки – 0,8 и у заднего края щита – 1,6 его длины. Спиракулярная вырезка мелкая, занимает не более 1/3 длины щита; большая ее часть образована *supratemporale*, которое длиннее *tabulare*, имея равную с ним ширину. *Postparietalia* составляют более 1/2 ширины переднего края щита, расширяясь вдвое сзади. Височная стенка впереди низкая. Борозда для яремной вены узкая, латерально замкнутая. Отверстие для церебральной вены (*v. cerebralis media*) небольшое, расположено в передней части яремной борозды. Отросток базальной пластинки, ограничивающий латерально бази-капсулярную вырезку, короткий. Вентральная гио-

мандибулярная фасетка (*hyv*) расположена медиальнее и позади дорсальной (*hyd*) (рис. 31). Базискапсулярная фонтанель широкая (табл. I, фиг. 5). Нотохордальный канал диаметр около 1/2 высоты заднего края отико-окципитального отдела. Чешуя ромбическая, низкая (табл. I, фиг. 6, 7).

Распространение. Типовое местонахождение.

Megapomus markovskiyi Vorobyeva, 1977

Табл. I, фиг. 2, 3; рис. 31

Megapomus markovskiyi: Воробьева, 1977, с. 150, табл. V, фиг. 3, рис. 33.

Голотип – ПИН, № 2657/1, голова с передней частью тела, включая грудной плавник; местонахождение с. Русский Брод, левый берег р. Любовша, Орловская область, Россия; задонские слои, фамен, верхний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Голова около 40 см длиной, плавно сужается позади праеорегскулум, где череп достигает наибольшей высоты: в 2,5 раза меньше его длины (до заднего края *oregsculum*) (табл. I, фиг. 2, 3, рис. 31а). Посторбитальный отдел составляет около 2/5 орбитального и преорбитального вместе. Отико-окципитальный отдел низкий и узкий. Ширина крыши в посторбитальной выемке около 0,5, в спиракулярной вырезке и у заднего края щита – 1,5 его длины. Спиракулярная вырезка (рис. 31б) глубокая, образована в равной мере *supratemporale* и широким *tabulare*. *Extratemporale* длинное, по-видимому, достигает спиракулярной вырезки. Высота щечной пластины – около 1/2 ее длины. *Lacrimale* одинаково высокое у переднего и заднего краев орбитальной вырезки, длина в 1,6 раза превосходит высоту. Нижняя челюсть вдвое длиннее постпариетального щита (рис. 31в). Передняя вертикальная ямочная линия на нижней челюсти сдвинута рострально (*k/m* – около 2,7) (рис. 31а). Группы мелких сенсорных пор на черепе не прослеживаются. Чешуя ромбическая, мелкая на лопасти грудного плавника (рис. 31в).

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, 1977].

Megapomus punctatus Vorobyeva, 1977

Megapomus punctatus: Воробьева, 1977, с. 155, табл. VI, фиг. 2–4.

Голотип – ПИН, № 805/2, фрагмент отико-окципитального отдела черепа; местонахождение с. Масловка, р-н Орши, Белоруссия; данково-лебединские слои, фамен, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, чешуя – ПИН, № 805/3, типовое местонахождение. Возможно, чешуя – ПИН, № 805, местонахождения в Орловской и Великолукской областях, Россия; данково-лебединские слои, верхний девон.

Диагноз. Относительно крупная форма. Отико-окципитальный отдел равновысокий у переднего и заднего краев, слегка понижается спереди. Спира-

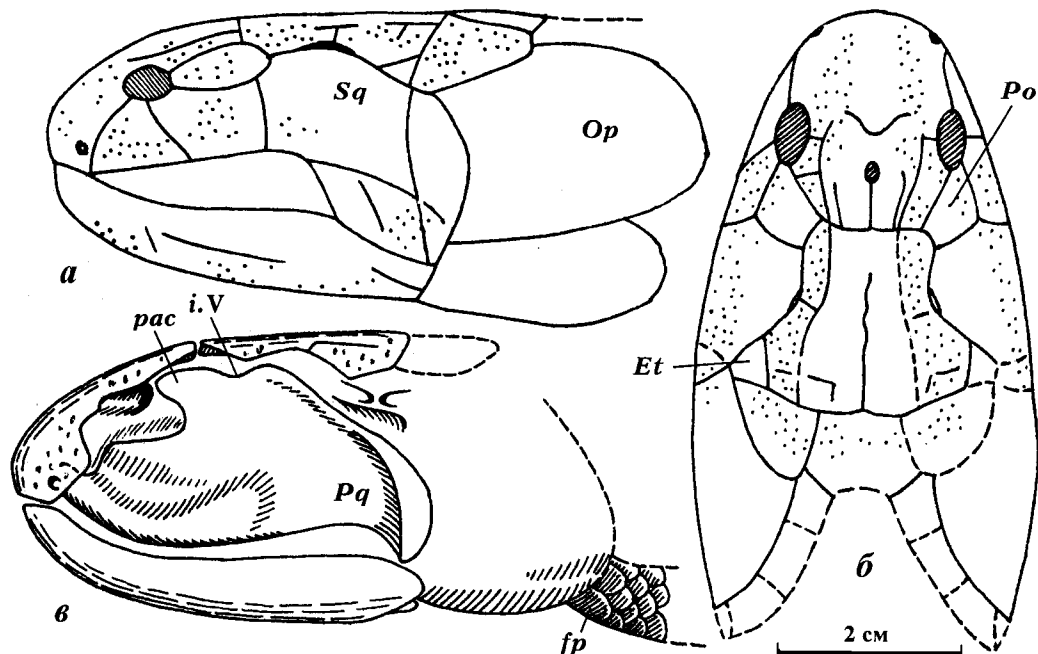


Рис. 31. *Megapomus markovskiy* Vorobyeva, 1977. Голотип – ПИН, № 2657/1. Местонахождение Русский Брод, Орловская обл.; задонские слои, верхний девон. Реконструкция черепа: *a* – сбоку, *b* – сверху, *в* – вид на нейрокраний и palatoquadratum сбоку [Воробьева, 1977]

кулярная выемка мелкая и длинная, образована преимущественно tabulare, которое длиннее supratemporale. Височная стенка в передней части сравнительно высокая. Яремная борозда широкая, латерально открытая; отверстие для *v.cerebralis media* крупное, расположено в ее средней части. Отросток базальной пластинки, ограничивающий латерально базискапулярную вырезку, длинный. Вентральная гиомандибулярная фасетка расположена почти в одной вертикальной плоскости с дорсальной. Чешуя ромбическая, высокая: высота вдвое превосходит длину; сочленовный отросток слабо развит. Под слоем космина – грубая костная скульптура.

Распространение. Помимо типового местонахождения, возможно, также Орловская область (р. Цон, ниже с. Сабурово) и Великолукская область (у д. Лукьяново); данково-лебедевские слои фамена [Воробьева, 1977].

Замечание. Чешуя из Орловской области была частично [Воробьева, 1977, табл. VI, фиг. 4] отнесена О. Лебедевым [Lebedev, 1995b] к *Cryptolepis grossi* Vorobyeva.

Род *Glyptopomus* Agassiz, 1844

Glyptopomus: Agassiz, 1844; Newberry, 1889; Goodrich, 1909, p. 490; Watson, Day, 1916, p. 8; Berg, 1940, c. 11; Gross, 1941, S. 41; Jarvik, 1950b, p. 10; Воробьева, Обручев, 1964, с. 293; Воробьева, 1972, с. 577; Lebedev, 1995b, p. 367.

Синонимию см. также Woodward, 1891a, p. 389.

Типовой вид – *Glyptopomus minor* Agassiz, 1844.

Диагноз. Стройные шукообразные рыбы длиной 0,6–1 м. Голова впереди узкая, плавно расширяется к умеренно длинной жаберной области. Парияльный щит равен либо короче постпарияльного

нога. Рыло умеренно круто изогнуто вниз. Ноздри сдвинуты назад и дорсально над мелкими слезночелюстными выемками, видны сверху. Субнариальный угол прямой, преорбитальный – тупой. Пинеальное отверстие маленькое, расположено в орбитальном или посторбитальном отделах, рострально к длинной парияльной ямочной линии, достигающей заднего края щита вблизи медианного шва. Орбитальные вырезки небольшие, находятся в средней части щита и составляют не более 0,3 его длины. Преорбитальный отдел длиннее посторбитального. Щечная пластина низкая, вдвое длиннее постпарияльного щита. Длина squamosum в 1,5–1,7 раза, quadratojugale более чем вдвое превосходит высоту этих костей. Maxillare невысокое. Субмандибулярная серия не достигает симфиза. Срединное gulare маленькое, либо отсутствует. Передние нижнечелюстные зубы могут быть крупными. Сенсорные каналы ветвистые, проходят поверхностно, поры часто многорядные. Передний спинной плавник расположен позади середины тела, брюшной и анальный – в промежутках между спинным и хвостовым. Лопасты грудных плавников короткие. Хвост дифицеркный. Кости и часто чешуя без паркета кожных зубов, с костными гребешками, образующими сеть. Чешуя ромбическая.

Видовой состав. *Glyptopomus minor* Agassiz, 1844; *Gl. kinnairdi* [Huxley, 1859]; *Gl. ? sayeri* [Newberry, 1889]; *Gl. elginensis* Jarvik, 1950; *Gl. ? giganteus* Vorobyeva, 1972; *Gl. ? bystrowi* [Gross, 1941].

Распространение. Сев. Америка, Шотландия, ? Прибалтика, ? Центр. Казахстан; фамен, верхний девон.

Glyptopomus ? giganteus Vorobyeva, 1972

Glyptopomus ? giganteus: Воробьева, 1972, с. 577.

Голотип – ПИН, №2879/2, отпечаток и противоотпечаток постпариетального щита; местонахождение Бетпакдала, северо-западное крыло Саракмышской мульды, Центральный Казахстан; ? верхний фамен, верхний девон.

Материал. Голотип.

Диагноз. Постпариетальный щит длиной 7 см, узкий, особенно в области спиракулярной выемки, принадлежал крупной рыбе, не менее 1 м длиной. Extratemporale, судя по выемке на tabulare, короткое (около 1/4 длины щита). Надглазничный сенсорный канал проходит непосредственно под космином и сильно ветвится, открываясь мелкими, многочисленными порами.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, 1972].

Замечания. Сближается по многим параметрам с американским *G. ? sayeri* [Newberry, 1886]. Отличается от него и от типового вида присутствием покрова космина [Воробьева, 1972, с. 577, табл. X, фиг. 7].

Glyptopomus ? bystrowi (Gross, 1941)

Panderichthys bystrowi: Gross, 1941, S. 41, fig. 22; Воробьева, 1960a, с. 88; 1962, с. 89.

Glyptopomus ? bystrowi: Lebedev, 1995b, p. 366.

Голотип. Не выделен.

Материал. Экземпляры ПИН (№ не указаны), нижние челюсти, чешуя; местонахождение Рыбницкий карьер, Орловская обл., Россия; орловско-сабуровские слои, фамен, верхний девон [Lebedev, 1995b, p. 366].

Диагноз. Орнамент покровных костей черепа в виде сети костных гребней. Передний конец нижней челюсти несет клыки.

Замечания. На основании скульптуры покровных костей в синонимии вида сведены остатки нижней челюсти, в том числе голотип, описанные ранее В. Гроссом [Gross, 1941, S. 41, Abb. 22] и Э.И. Воробьевой [1960, 1962, с. 89, рис. 33] как *Panderichthys bystrowi*, которые характеризуются присутствием клыков на переднем конце dentale и происходят из местонахождения Кетлери на р. Венте, Латвия; светеская свита, фамен, верхний девон. Валидность вида вызывает сомнения.

Род *Cryptolepis* Vorobyeva, 1975

Osteolepis ?: Gross, 1942, S. 426.

Cryptolepis: Воробьева, 1975, с. 233.

Chrysolepis: Лебедев, 1983, с. 68.

Типовой вид – *Cryptolepis grossi* Vorobyeva, 1975.

Диагноз. Рыбы больше 1 м длиной (длина черепа – 25 см), с узким рылом. Этмосфеноид длинный и низкий, этmoid короткий (около 1/4 длины этмосфеноида). Париетальный щит, по-видимому, длиннее постпариетального. Ноздри сдвинуты назад и расположены дорсально, хорошо видны сверху (рис. 32a). Межносовая стенка широкая. Длинные носовая и постростральная серии составляют

около 1/2 длины париетального щита. Пинеальное отверстие без пластинок, расположено в посторбитальной области, позади передних концов длинных париетальных ямочных линий, которые достигают средней части заднего края parietalia. Орбитальные вырезки маленькие и мелкие, расположены латерально в средней части этмосфеноида, размеры орбит неясны. Преорбитальный отдел – около 0,42 суммарной длины орбитального и посторбитального. Ширина крыши в орбитальной области – около 0,5 длины париетального щита. Supratemporale большое и широкое. Медианное gulare отсутствует. Ectascapulare mediale почти треугольное: передний край втрое уже заднего, глубоко выемчатого края, ширина которого втрое превосходит длину кости. Базиптеригонидные отростки массивные, супраптеригонидные отсутствуют. Нижняя челюсть с мелкими краевыми зубами, клыкоподобными передними и крупными прекоронаидными клыками, с длинной постдентальной порцией. Имеется небольшой инфрадентальный фланг, образованный spleniale и postspleniale, и задний инфрадентальный фланг. Prearticulare круто изогнуто вверх к симфизу; его шагреневая площадка не достигает уровня прекоронаидных клыков. Имеются три короноида. Прекоронаидная яма небольшая, но глубокая. Вертикальная пластина прекоронаида высокая, выдается над озубленным краем dentale. Адсимфизная пластинка покрыта шагренью зубов. Сошник с коротким задним отростком. Шагреневая пластинка парасфеноида короткая. Зубы с резко выраженным плевродонтным прикреплением и округлым сечением в основании. Нижняя половина клыков несет грубые, широкие, подразделенные складки. Стенки малых челюстных зубов гладкие. Микроструктура полиплокодонтного типа. Складки в основаниях клыков иногда имеют до трех боковых ответвлений, между ними заходят узкие костные перемычки, одиночные или двойные. Полость пульпы широкая. Мандибулярный сенсорный канал с широким просветом, проходит вблизи вентрального края челюсти, открываясь на поверхности тремя–четырьмя рядами редких и умеренно крупных сенсорных пор. Чешуя крупная, прямоугольная, до 1 см в поперечнике, высокая, массивная, с длинным и широким гребнем на внутренней поверхности, достигающим 1/2 поперечника чешуи. Кости и чешуя покрыты тонким паркетом космина, скульптура под ним в виде высоких бугорков и гребней, переплетающихся в сеть.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Латвия, Орловская область России; кетлерская свита и орловско-сабуровские слои, фамен, верхний девон.

Замечания. Включен в подсемейство на основе многочисленного расположения сенсорных пор, присутствия клыков на dentale и полиплокодонтной складчатости зубов. Сближается с *Megapomus* длинной протяженностью носовой и постростральной серии, отсутствием медианного gulare. Отлича-

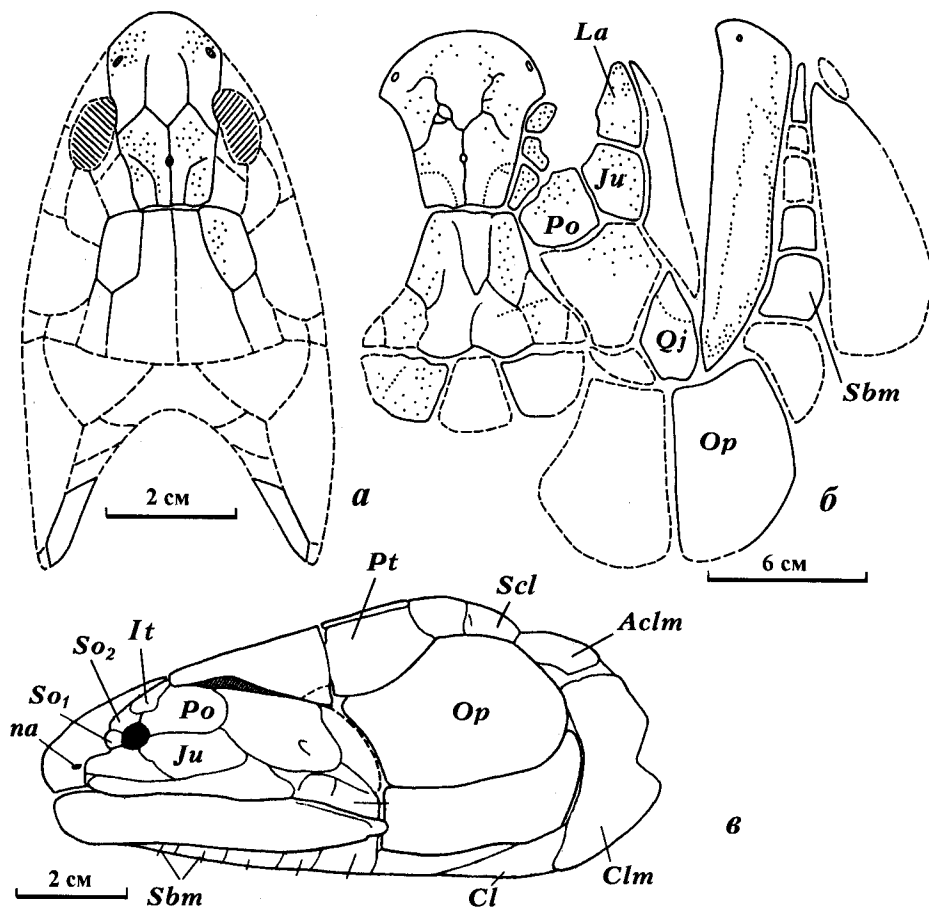


Рис. 32. *Cryptolepis grossi* Vorobyeva, 1975. Экз. ПИН, № 3725/500, 501, 511. Местонахождение Рыбницкий карьер, Орловская обл., Россия; данковский горизонт, верхний девон. Череп: а – реконструкция крыши [Лебедев, 1983]. *Perigrinia krasnovi* Vorobyeva et Lebedev, 1986. Голотип – ПИН, № 3047/1. Местонахождение: Еней-Мусюр, Архангельская обл., Россия; ?фамен, верхний девон. Череп: б – реконструкция, вид сверху [Воробьева, Лебедев, 1986б]. *Medoevia lata* Lebedev, 1995. Голотип – ПИН, № 2879/5. Местонахождение и возраст неизвестны. Череп: в – сбоку (модифицировано [Lebedev, 1995а])

ется крупной и толстой чешуей с массивным сочленовным гребнем на ее внутренней поверхности, почти треугольной формой extrascapulare mediale, низким этмосфеноидом, пропорциями и деталями строения черепной крыши.

Cryptolepis grossi Vorobyeva, 1975

Табл. I, фиг. 4; рис. 32а

Cryptolepis grossi: Воробьева, 1975, с. 234, табл. I, фиг. 1–5.

Chrysolepis orlensis: Лебедев, 1983, с. 69, рис. 1–3.

Голотип – LDM, 15/49, передняя часть нижней челюсти; местонахождение Кетлери, р. Вента, Латвия; кетлерская свита, фамен, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, фрагмент нижней челюсти – LDM № 43/402, местонахождение Павари, Латвия. Экстракапюлярная кость около 40 чешуй – LDM, № 43/336 (табл. I, фиг. 4); типовое местонахождение. Этмосфеноид – ПИН, № 3725/500; неполный отико-окципитальный отдел – ПИН, № 3725/501, 511; фрагменты нижней челюсти – ПИН, № 3725/519, 532; местонахождение Рыбницкий карьер, 8 км южнее г. Орел, Россия; орловско-сабуровские слои, фамен, верхний девон.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Местонахождения Кетлери и Павари, Латвия; кетлерская свита, фамен, верхний

девон [Воробьева, 1975]; Рыбницкий карьер, Орловская область, Россия; орловско-сабуровские слои, фамен, верхний девон [Lebedev, 1995б].

? Род *Megadonichthys* Vorobyeva, 1972

Megadonichthys: Воробьева, 1972, с. 495

Типовой вид – *Megadonichthys kurikae* Vorobyeva, 1972.

Диагноз. Небольшие рыбы, длина тела – 20–25 см. Преорбитальный отдел крыши черепа круто изогнут вниз. Передний край рыла высокий и отвесный. Субнариальный угол прямой. Ноздри крупные, расположены постеродорсально вблизи вершины длинной и неглубокой слезно-челюстной выемки, видны сверху. Носовые капсулы небольшие, сближены с передним краем рыла, дерминтермедиальный отросток хорошо развит. Межносовая область широкая. Орбиты находятся в передней половине щита. Преорбитальный отдел составляет 0,57 длины орбитального и посторбитального – 0,66 длины орбитального и преорбитального. Ширина крыши на уровне орбитальных вырезов – 0,7, у заднего края щита – не менее 0,7 его длины. Передние концы париетальных ямочных линий расположены вблизи посторбитальных углов. Пинеальное отверстие средних размеров, без пинеальных пластинок, расположено впереди либо медиально к ко-

ротким париетальным ямочным линиям. Нижняя челюсть с развитым передним инфрадентальным флангом и клыкоподобными передними зубами, расположенными в общем краевом ряду мелких зубов на *dentale*. Клыки с крупными двойными складками в основании, вероятно, полиплокодонтная складчатость. Мандибулярный сенсорный канал расположен дорсально, широкий в сечении. Поры канала редкие, чаще расположены в один ряд. Чешуи крупные (до 1 см длиной), ромбические.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Эстония, Ленинградская область России; фран, верхний девон [Воробьева, 1972].

Замечания. Включен в подсемейство на основании присутствия переднего инфрадентального фланга, наличия клыков на переднем конце *dentale*, вероятно, с полиплокодонтной складчатостью, сближаясь по этим признакам с *Cryptolepis*. Выделяется однорядным расположением сенсорных пор.

Megadonichthys kurikae Vorobyeva, 1972

Megadonichthys kurikae: Воробьева, 1972, с. 497, табл. IV, фиг. 1–6.

Голотип – GI, Pi 1597, нижняя челюсть; местонахождение Ратта-Мююр, р. Выханду, юго-восточная Эстония; гауйские слои, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, передняя часть нижней челюсти, фрагмент этмосфеноидного щита и этмоида, около 50 чешуй – GI, Pi 1597/1–10, типовое местонахождение. Этмоидная часть черепа, около 10 чешуй – ПИН, № 1737/1–11, местонахождение д. Горынь, р. Оредеж, Ленинградская обл., Россия; аматские слои, фран, верхний девон. Этмосфеноид – ПИН, № 1353, местонахождение Андомские высоты, Ленинградская обл., Россия; снегорские слои, фран, верхний девон.

Диагноз. Крыша этмосфеноида куполообразно выпуклая. Ноздри овальные, вытянуты параллельно передней части верхнего края слезно-челюстной выемки. Небная яма расположена в широкой межносовой области. Крыша широкая в преорбитальной области: 0,75–0,9 длины париетального щита. Parietale составляет менее 1/2 длины переднего щита и вдвое длиннее intertemporale. Praearticulare образует сравнительно высокую медиальную стенку прекороноидной ямы. Прекороноидная яма сравнительно большая. Адсимфизная пластинка не обнаружена. Прекороноид с низкой вертикальной пластиной. Передний его отросток контактирует с prearticulare. Dentale образует антеро-медиальное расширение на уровне пары передних клыкоподобных зубов. Мандибулярный сенсорный канал проходит по верхнему краю переднего инфрадентального фланга. На уровне прекороноидной ямы и вдоль передней вертикальной ямочной линии на *dentale* прослеживаются скопления мелких сенсорных пор. Чешуя высокая (высота свободной части в 1,5 раза превосходит длину чешуи), покрыта гладким космином.

Распространение. Эстония, гауйские слои; Ленинградская обл.; аматские и снегорские слои, верхний девон [Воробьева, 1972].

? Род *Perigrinia* Vorobyeva et Lebedev, 1986

Perigrinia: Воробьева, Лебедев, 1986б, с. 123.

Типовой вид – *Perigrinia krasnovi* Vorobyeva et Lebedev, 1986.

Диагноз. Рыбы средних размеров до 0,5 м в длину с длинной жаберной областью (рис. 326). Постпариетальный щит длинный, немного короче париетального. Протяженность постростральной и назальной серии превышает 1/2 длины париетального щита. Передний край рыла отвесный и низкий. Дорсальная поверхность этмоида куполовидная. Ноздри видны сверху, расположены вблизи вершины слезно-челюстной выемки. Субнариальный угол заострен, слабо выдается назад. Пинеальное отверстие без пинеальных пластинок, находится позади посторбитальных углов, рострально к передним концам париетальных ямочных линий, которые могут достигать заднего края щита. Орбитальные вырезки расположены посередине париетального щита, мелкие, короткие, составляют около 0,2 его длины. Преорбитальный отдел почти равен по длине орбитальному и посторбитальному. Ширину крыши в орбитальной области составляет 0,8, в области преорбитальных углов – 0,9–1 от общей длины париетального щита. Intertemporale широкое, postorbitale высокое (высота примерно равна длине), не достигает спиракулярной вырезки. Lacrimale относительно низкое. Jugale участвует в образовании орбиты. Maxillare невысокое. Боковые гularia широкие, срединное gulare маленькое и узкое. Субмандибулярная серия достигает симфиза. Передние зубы на *dentale* мелкие, на premaxillare укрупненные. Поры сенсорных каналов мелкие, многочисленные. Чешуя ромбическая, покрыта космином.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. По-видимому, Новая Земля, Россия; ? фамен, верхний девон.

Замечания. Валун с остатками этих рыб обнаружен в Большеземельской тундре на возвышенности Еней-Мусюр, Ненецкий национальный округ. Скорее всего, он принесен на материк ледником с Новой Земли. Вид включен в подсемейство на основе многочисленных сенсорных пор на костях черепа, покрытых космином.

Perigrinia krasnovi Vorobyeva et Lebedev, 1986

Рис. 326

Gyroptychius peregrinus: Воробьева, 1972, с. 554, табл. VIII, фиг. 5–7.

Peregrinia krasnovi: Воробьева, Лебедев, 1986б, с. 123, рис. 1,2 а-в.

Голотип – ПИН, № 3047/1, этмосфеноидный щит в валуне из верхней части морены; местонахождение на возвышенности Еней-Мусюр, р. Пярц-

вор, Ненецкий национальный округ, Архангельская обл., Россия; по-видимому, фамен, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, отдельные кости черепа и посткраниального скелета, в том числе: парietальный, три неполных постпарietальных щита, фрагменты четырех правых и пяти левых ветвей нижних челюстей, около 70 чешуй и многочисленныe лепидотрихии – ПИН, № 3047/1-27, типовое местонахождение.

Диагноз. Мелкие рыбы: длина черепа около 8 см. Соотношение длины парietального и постпарietального щитов 1:2. Ноздри крупные, вертикально вытянутые. Орбиты крупные, образована двумя supraorbitalia, postorbitale, jugale и lacrimale. Длина postorbitale в 1,5, jugale в 1,3, lacrimale в 1,7, quadratojugale в 2 раза превосходит высоту этих костей. Parietalia занимают примерно 1/2 длины щита. Parietальные ямочные линии достигают заднего края щита латеральнее медианного шва между parietalia либо сходятся к этому шву. Inter-temporale не участвует в образовании орбиты, его ширина достигает 0,6 длины. Ширина постпарietального щита превосходит длину. Щит по заднему краю вогнутый. Tabulare уже и короче supratemporale. Субмандибулярная серия состоит из 6 костей. Реконструированная длина suboperculum примерно равна длине парietального щита. Высота нижней челюсти составляет 1/4–1/5 ее длины. Корonoидная серия слабо дифференцирована: все корonoидные клыки примерно равныe размеров. Остальные характеристики см. диагноз рода.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, Лебедев, 1986б].

? Род *Medoevia* Lebedev, 1995

Medoevia: Lebedev, 1995a, p. 294.

Типовой вид – *Medoevia lata* Lebedev, 1995.

Диагноз. Длина 40–50 см. Череп относительно широкий и низкий. Соотношение длины этмоида к длине этмосфеноида – 0,44. Наибольшая ширина у преорбитальных углов. Постпарietальный щит относительно длинный, ненамного короче парietального. Передняя и боковая стенки рыла почти вертикальные. Наружные ноздри расположены у вершины субнариальных углов, видны сверху (рис. 32в). Слезно-челюстные выемки глубокие. Пинeальное отверстие находится на уровне середины орбит и передних концов латерально расположенных парietальных ямочных линий. Орбиты маленькие, находятся в задней половине щита. Длина преорбитального отдела составляет 0,56 длины орбитального и посторбитального вместе. Длина щечной пластины в 1,5 раза превосходит длину постпарietального щита. Maxillare низкое. Боковые gularia узкие. Имеется gulare mediale. Субмандибулярная серия длинная. Четвертый гипобранхиальный элемент сочленяется с третьим. Пory сенсорных каналов мелкие, многочисленныe. Чешуи преимущественно округлые, покрыты космином, со срединным выступом на внутренней стороне.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Неизвестно; возможно, верхний девон бывшей территории Советского Союза.

Medoevia lata Lebedev, 1995

Рис. 32в

Medoevia lata: Lebedev, 1995a, p. 295, fig. 1–25.

Голотип – ПИН, № 2879/5, передняя часть тела, включая череп, плечевой пояс, humerus, позвонки и чешуи; местонахождение неизвестно.

Материал. Голотип.

Диагноз. Длина черепа около 10 см, примерно в 1,5 раза превышает его наибольшую ширину на уровне преорбитальных углов. Кости этмоида слиты без швов и покрыты космином, как и большая часть плечевого пояса. Наружные ноздри овальной формы, расположены впереди и дорсально к вершине субнариального угла (рис. 32в). Передний край рыла слегка вогнутый. Глубина слезно-челюстной выемки вдвое превышает длину. Соотношение парietального и постпарietального отделов черепа 1:2,2. Высота maxillare составляет 0,2 его длины. Длина gulare laterale в 2,3 раза больше ширины, ямочная линия расположена в передней трети кости. Субмандибулярная серия не достигает симфиза. Передний конец парасфеноида расщеплен. Ушные капсулы расположены в задних углах трапециевидного отико-окципитального отдела. Другие особенности см. диагноз рода.

Распространение. Неизвестно [Lebedev, 1995a].

Замечания. Голотип был передан автору Г.Д. Медоевым (Институт зоологии и генофонда животных, Алма-Ата, Казахстан). Местонахождение и возраст неизвестны. Этот вид сближается с *Marsdenichthys longioccipitus* Long из верхнего девона Австралии [Long, 1985c]. Обе формы рассматриваются как возможное связующее звено между Osteolepididae и Tristichopteryidae [Lebedev, 1995a]. Вид включен в подсемейство условно на основе развитой сенсорной системы и ряда других особенностей морфологии черепа.

Подсемейство Megistolepidinae Vorobyeva, 1975

Типовой род – *Megistolepis* Obruchev, 1955.

Диагноз. Крупные рыбы, не менее 1 м в длину, с коротким покатым рылом. Череп умеренно расширен в области преорбитальных углов. Этмоид короткий, около 1/3 длины этмосфеноида (рис. 33а). Ростральные кости и кости крыши слиты без швов. Внутреннее задненосовое отверстие соединяется с хоаной. Экзохоанная вырезка глубокая и узкая. Носовые капсулы крупные, вытянуты вдоль боковой стенки этмоида, дно капсул окостеневшее. Межносовая область широкая (около 1/2 ширины этмоида). Небная яма глубокая, разделена медиальным выступом небной пластины, расположена в

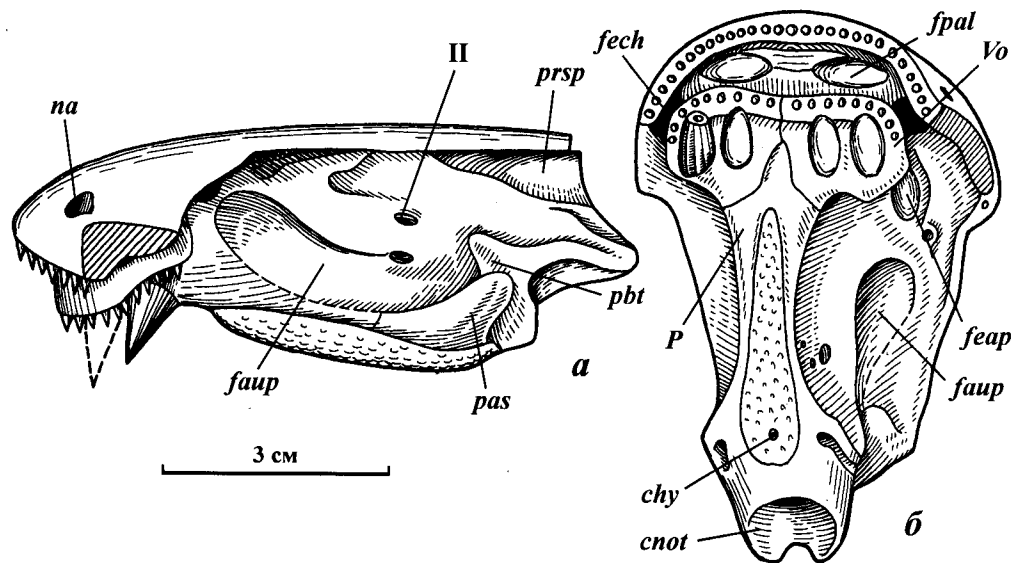


Рис. 33. *Megistolepis klementzi* Obruchev, 1955. Неотип – ПИН, № 781/1. Местонахождение пос. Таловка, Тува; джаргинская свита, верхний девон. Реконструкция этмосфеноида: а – сбоку, б – вентрально [Воробьева, 1977]

предносовом отделе (рис. 33б). Медиальная этмоидная, базиптеригоидная и супраптеригоидная связи palatoquadratum в виде простого сустава. Орбиты латерально расположены в передней половине щита. Пинеальное отверстие находится в посторбитальной области. Сошник с коротким задним отростком и высокой вертикальной пластиной, контактирующей со своей парой. Парасфеноид заходит в межносовую область, контактирует с сошником и несет умеренно короткую шагреневую пластину. Имеется срединное gularae. Нижняя челюсть широкая, с передним и иногда с задним инфрадентальными флангами. Передние премаксиллярные и нижнечелюстные зубы небольшие. Стенки малых челюстных зубов гладкие, клыки с крупными высокими складками в основании и со сложной полиплокодонтной микроструктурой. Сенсорные каналы умеренно ветвящиеся, проходят глубоко в трабекулярном слое, поры в один-два ряда. Чешуя крупная, прямоугольная, покрыта толстым слоем гладкого мелкопористого космина.

Состав. Типовой род.

Род *Megistolepis* Obruchev, 1955

? *Megalichthys*: Обручев, 1941, с. 41.

Megistolepis: Обручев, 1955, с. 45; Воробьева, Обручев, 1964, с. 293; Воробьева, 1977, с. 157; Fox R.C. et al., 1995, p. 109.

Типовой вид – *Megistolepis klementzi* Obruchev, 1955.

Диагноз. Рыбы около 1 м длиной. Этмосфеноид сравнительно низкий (длина в 2,6 раза превосходит высоту), с сильно выступающим связующим выступом (рис. 33а) и крупной нотохордальной вырезкой. Крыша этмосфеноида уплощенная, круто изогнута вниз в области слезно-челюстных выемок и орбит. Короткое рыло широко вогнуто по переднему краю, несущему мелкие зубы. Ноздри находятся вблизи вершин коротких, глубоких и прямоугольных слез-

но-челюстных выемок; субнариальный угол острый, преорбитальный – тупой. Передняя небная яма парная, короткая и глубокая. Пинеальное отверстие маленькое, без пластинок, расположено далеко позади передних концов парietальных ямочных линий, которые могут сходиться к медианному шву. Орбитальные вырезки мелкие. Преорбитальный отдел короткий, посторбитальный – длинный. Парасфеноид узкий впереди, расширяется более чем вдвое в области высоких восходящих отростков, заходит между сошниками в заднюю часть межносовой области (рис. 33б). Intertemporale длинное. Базиптеригоидный и супраптеригоидный отростки массивные. Передние челюстные зубы небольшие. Микроструктура – полиплокодонтного типа. Пory сенсорных каналов немногочисленные, расположены в один-два ряда. Чешуя крупная, прямоугольная или ромбическая, чаще с тонким срединным ребром изнутри, покрыта мелкопористым космином. Остальные признаки см. диагноз подсемейства.

Видовой состав. *M. klementzi* Obruchev, 1955; *M. doroshkoi* Vorobyeva, 1977.

Распространение. Минусинская котловина, Красноярский край и Республика Тува, Россия; кохайская, тубинская и джаргинская свиты, франский ярус, верхний девон.

Замечания. Возможно, филетически близок к нижнекарбовому *Megalichthys* [Janvier et al., 1979], отличаясь от него такими примитивными чертами, как отсутствие передних клыков на этмоиде и нижней челюсти, наличие пинеального отверстия, менее развитая сенсорная система. В этой связи мы исключаем род *Megistolepis* из семейства *Megalichthyidae* Hay, 1902 [Young et al., 1992; Fox et al., 1995].

Megistolepis klementzi Obruchev, 1955

Рис. 33 а, б

Megalichthys? sp.: Обручев, 1941, с. 41, табл. 3, фиг. 1 (pars).

Megistolepis klementzi: Обручев, 1955, с. 45, табл. XXV, фиг. 4; Воробьева, Обручев, 1964, с. 293, табл. IV, фиг. 8; Воробьева, 1977, с. 158, табл. VII, фиг. 1–5, рис. 35.

Голотип – № и место хранения неизвестны, медуллярная чешуя. Местонахождение Минусинская котловина, Красноярский край, Россия; тубинская свита, фран, верхний девон [Обручев, 1955, табл. 25, фиг. 4].

Неотип – ПИН, № 781/1, этмосфеноидный отдел черепа; местонахождение в 5,5 км выше поселка Таловка, левый берег р. Таловка, Тува, Россия; джаргинская свита, фран, верхний девон. Выделен Э.И. Воробьевой [1977, с. 158].

Материал. Помимо голотипа, многочисленные чешуи и изолированные зубы в коллекции ПИН, № 781 из типового местонахождения, а также из ряда местонахождений в Туве на левом берегу р. Ус, выше устья р. Тихая; с. Элегест, правый берег р. Элегест; Туран, урочище Сандыкбар, правый борт лога в 2,6 км от устья р. Песчаная; джаргинская свита, фран, верхний девон. Чешуи, operculum и suboperculum в колл. ПИН, № 789, местонахождение Кызыл-Гира у подножия хр. Хербес, правый берег р. Енисей, Красноярский край; джаргинская свита, верхний девон.

Диагноз. Ноздри овальные, косо вытянуты вблизи вершины отвесной слезно-челюстной выемки, частично видны сверху (рис. 33а). Относительно узкие носовые капсулы расположены вдоль боковой стенки этмоида. Передняя небная яма подразделена на две части низким широким медианным выступом небной пластины, смыкающимся с передним отростком сошника (рис. 33б). Размеры орбит неясны. Пинеальное отверстие ромбовидное, находится далеко позади орбит (c/m – около 0,2). Длина преорбитального отдела составляет 0,4 длины посторбитального и орбитального вместе. Ширина париеального щита у преорбитальных углов достигает 0,6, между орбитами 0,3 и у заднего края не менее 0,3 его длины. Intertemporale составляет около 0,3 длины щита. Клыки крупноскладчатые и округлые в основании, вершины гладкие. Микроструктура клыков сложноскладчатая, полость пульпы небольшая. В малых челюстных зубах, диаметром 4–6 мм, различаются первичные и вторичные складки с боковыми ответвлениями по три–пять с каждой стороны. Костные пластины между складками широкие и доходят до конца складок и их ответвлений. Массивный базиптеригоидный отросток – с глубокой седловидной суставной поверхностью для сочленения с базальным отростком *palatoquadratum*. Крупный супраптеригоидный отросток. Выступ, связующий этмосфеноид с отико-окципитальным отделом, подразделяется на вентральную и дорсальную порции, из которых последняя сильно выдается назад и имеет вырезку по верхнему краю. Межкраниальная щель, по-видимому, отсутствует. Линия контакта блоков образует угол около 45°. Нотохордальная вырезка составляет около 1/2 высоты этмосфеноида. Поры сенсорных каналов средних размеров, распо-

ложены в один-два ряда. Крупные чешуи до 3 см в диаметре, обычно прямоугольные, с коротким сочленовным отростком. Срединное ребрышко на внутренней поверхности чаще длинное и узкое.

Распространение. Ряд местонахождений в Минусинской котловине Красноярского края и Туве; тубинская и джаргинская свиты, фран, верхний девон [Воробьева, 1977].

Замечания. Первоначально описание этого вида основывалось на изолированных чешуях из Минусинской котловины [Обручев, 1955], которые фактически неотличимы от чешуй из Тувы.

Megistolepis doroshkoji Vorobyeva, 1977

Megalichthys ? sp.: Обручев, 1941, с. 41, табл. 3, фиг. 7 (pars).

Megistolepis klementzi: Обручев, 1955, с. 41 (pars); Сергиенко, 1961, с. 566, табл. Д-91, фиг. 1; Воробьева, Обручев, 1964, с. 293.

Megistolepis doroshkoji: Воробьева, 1977, с. 160, табл. VII, фиг. 6–9.

Голотип – ПИН, № 783/10, передняя половина нижней челюсти; местонахождение на р. Берешь, Назаровская впадина, Северная Минуса, Красноярский край, Россия; кохайская свита, франский ярус, верхний девон.

Материал. Голотип. Чешуи и изолированные клыки – ПИН, № 789, 1490, местонахождения на левом берегу р. Кунжарт, Красноярское водохранилище и на правом берегу р. Капчала, станция Капчала, Минусинская впадина, Красноярский край, Россия; кохайская свита, фран, верхний девон.

Диагноз. Нижняя челюсть с умеренно развитым передним инфрадентальным флангом и короткой широкой площадкой для налегания симфизных костей. Меккелева кость широко выходит на медиальную поверхность челюсти. Адсимфизная пластинка покрыта редкими и тупыми шагреневыми зубами, частично перекрывается паркетом космина. Корonoидные пластины низкие. Прекорonoидная яма маленькая – вдвое меньше интеркорonoидной. Клыки с овальным основанием, с большой пульпарной полостью, с высоким цементным цоколем, крупноскладчатые в основании и гребенчатые в верхней половине. Складки – в малых челюстных зубах без боковых ответвлений, в клыках слабоветвистые, вторично подразделенные по периферии. Между складками находятся тонкие костные перекладины. Полость пульпы большая (в клыках диаметром 7–8 мм она составляет до 1/2 диаметра основания). Поры сенсорных каналов мелкие, однорядные. Чешуя прямоугольная или ромбическая, до 2 см в диаметре, высокая (высота равна или в 1,5 больше длины), со слегка закругленным задним краем. Размеры сочленовного отростка на внутренней стороне чешуй варьируют.

Распространение. Минусинская котловина, Красноярский край, Россия; кохайская свита, фран, верхний девон [Воробьева, 1977].

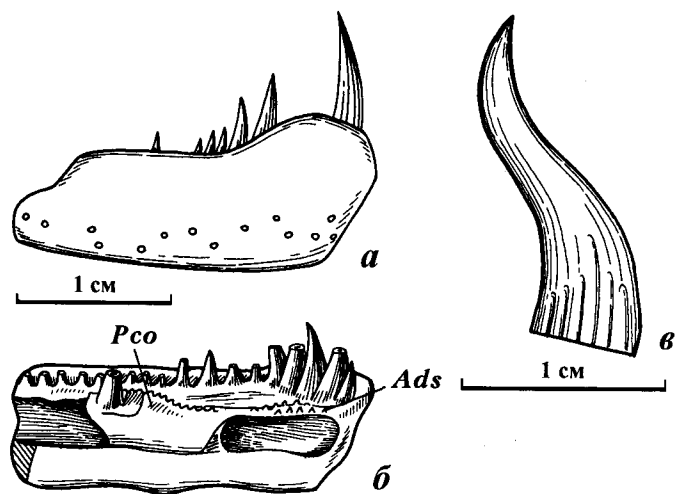


Рис. 34. *Thysanolepis micans* Vorobyeva, 1977. Голотип – ПИН, № 2805/1. Местонахождение Эмяксин-Хаята, Якутия; эмяксинская свита, нижний карбон. Нижняя челюсть: а – латерально. Экз. – ПИН, № 2805/110. Нижняя челюсть: б – медиально. Экз. – ПИН, № 2805. Клык: в – вид сбоку [Воробьева, 1977]

Замечание. Вид отличается от типового менее сложной микроструктурой зубов, меньшими размерами и вариациями в конфигурации чешуи. Другие остатки несопоставимы.

Подсемейство *Thysanolepidinae* Vorobyeva, 1977

Типовой род – *Thysanolepis* Vorobyeva 1977.

Диагноз. Рыбы менее 1 м длиной. Представлены фрагментами черепа и посткраниального скелета. Ротральная часть рыла образована короткой непарной выпуклой косточкой – rostro-premaxillare, пересекаемой этмоидной комиссурой и несущей мелкие зубы. Нижняя челюсть относительно узкая, с высоким выпуклым передне-верхним озубленным краем dentale и с развитыми инфрадентальными флангами (табл. IV, фиг. 7; рис. 34 а, б). Симфизные кости отсутствуют. Prearticularae не достигает симфиза. Адсимфизная пластинка длинная, узкая, обособлена от короноида. Прекороноид с хорошо дифференцированным озублением. Короноидная серия, по-видимому, полная. Прекороноидная яма длинная и мелкая. Передние зубы на dentale крупные, высокие, тонкие, с изогнутой назад вершиной, с глубокими короткими складками в основании и с ребристым дуродентином на вогнутой лингвальной поверхности; выпуклая лабиальная поверхность гладкая (рис. 34в). Зубная микроструктура полиплокодонтного типа с простой складчатостью. Между складками заходит кость. Полость пульпы большая. Восходящий отросток ключицы, по-видимому, не развит. Cleithrum с развитым отростком на переднем крае, перекрываемом clavicula и входящим в выемку на заднем крае этой кости. Скапулокоракоеид не окостеневал, возможно, с одиночным креплением к cleithrum. Кости и чешуи покрыты толстым слоем космина. Губчатый слой вдвое толще базального. Сенсорные каналы проходят в трабекулярном слое, интенсивно ветвистые, открываются на поверхности костей многочисленными порами (табл. IV, фиг. 8). Чешуя ромбическая, на спине округлая. Края перекрываемых площадок нередко изрезаны (ба-

хромчатые). Вдоль переднего и верхнего краев чешуи встречаются отдельные косминовые бугорки. Лепидотрихии неветвящиеся, состоят из простых или двойных чешуеобразных члеников, сочленяющихся в основании по принципу выступа и ямки.

Состав. Типовой род.

Замечания. Трудно сопоставимо с другими подсемействами и семействами остеолепидформов, выделяясь присутствием непарной rostro-premaxillare, формирующей передний край рыла, необычной внешней формой зубов, присутствием серии хватательных зубов на переднем конце нижней челюсти, характером сочленения cleithrum с clavicula и со скапулокоракоеидом, строением лепидотрихий.

Род *Thysanolepis* Vorobyeva, 1977

Thysanolepis: Воробьева, 1977, с. 162.

Типовой вид – *Thysanolepis micans* Vorobyeva, 1977.

Диагноз. Ширина крыши у спиракулярной выемки примерно равна длине постпариетального щита. Ширина переднего края медиального extrascapulare в 5 раз меньше ширины заднего, сильно выпуклого края. Ростропремаксиллярные зубы мелкие, игольчатые. Maxillare высокая сзади. Jugale в 1,5 раза длиннее lacrimale, не участвует в образовании орбиты. Длина operculum в 1,4 раза превосходит высоту. Боковые gularia узкие. Передняя часть верхнего края нижней челюсти высокая, сильно выпуклая и несет пять-шесть крупных высоких зубов (табл. V, фиг. 7; рис. 34 а, б). Короноиды низкие. Передний инфрадентальный фланг короткий, образован spleniale. Задний инфрадентальный фланг длинный, образован angulare и supraangulare. Адсимфизная косточка покрыта узкой полоской шагрени зубов. Мандибулярный сенсорный канал проходит вдоль вентрального края челюсти. Сенсорные поры крупные, нередко многорядные. Передняя ямочная линия расположена на уровне прекороноида. Дуродентин зубов несет тонкие гребешки. Свободная поверхность чешуи отделена от перекрываемой глубокой бороздой.

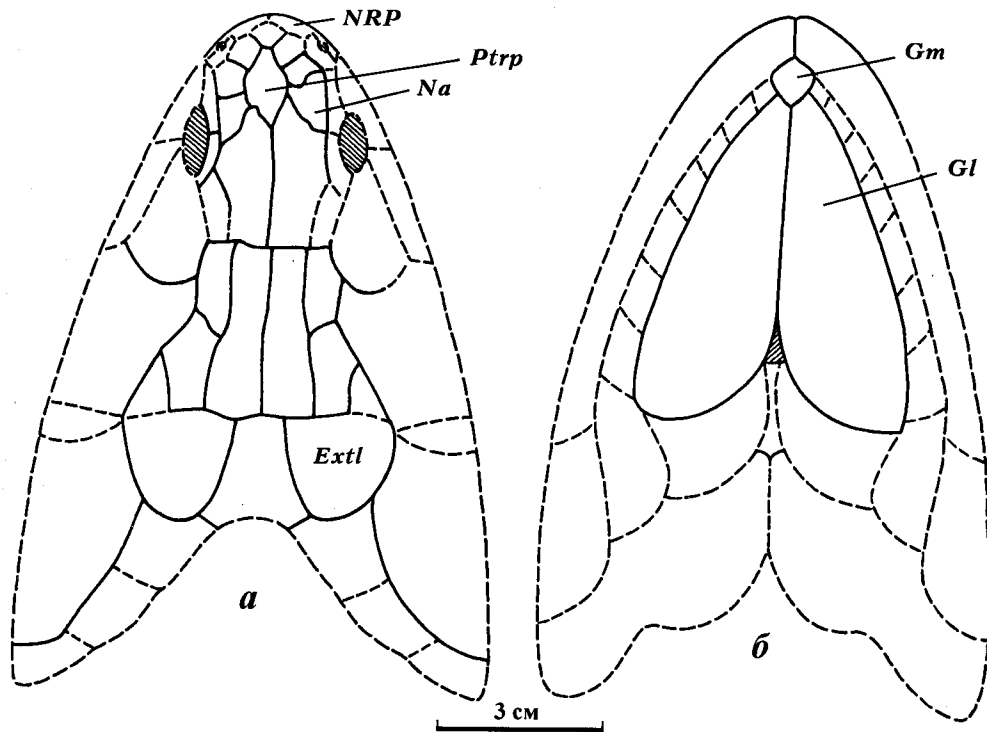


Рис. 35. *Viluichthys fradkini* Vorobyeva, 1977. Голотип – ПИН, № 2847/1.

Местонахождение Онкучах, Ыгытанская котловина, Якутия; верхи эмьяксинской свиты, нижний карбон. Реконструкция черепа: а – сверху, б – снизу

Видовой состав. *Th. micans* Vorobyeva, 1977.

Распространение. Ыгытанская впадина, р. Вилюй, Якутия, Россия; вилючанская и эмьяксинская свиты, низы нижнего карбона.

Thysanolepis micans Vorobyeva, 1977

Табл. IV, фиг. 7–8; рис. 34

Thysanolepis micans: Воробьева, 1977, с. 162, табл. IX, фиг. 1–11.

Голотип – ПИН, № 2805/110, передняя половина нижней челюсти; местонахождение Эмьяксин-Хаята, левый берег р. Вилюя, Якутия; эмьяксинская свита, нижний карбон.

Материал. Голотип. Кости черепа, плечевого пояса, чешуя, зубы, лепидотрихии – ПИН, № 2805, 2847, местонахождения в Ыгытанской впадине; вилючанская и эмьяксинская свиты, нижний карбон.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Ыгытанская впадина Якутии; вилючанская и эмьяксинская свиты, низы нижнего карбона [Воробьева, 1977].

Подсемейство Viluichthyinae Vorobyeva, 1977

Типовой род – *Viluichthys* Vorobyeva, 1977

Диагноз. Крупные рыбы не менее 1 м длиной. Череп относительно узкий. Parietalный щит немного длиннее постпариетального. Этмоид около 1/3 длины париетального щита. Передний край рыла образован парными naso-rostro-premaxillaria, пересекаемыми инфраорбитальным каналом (рис. 35а). Постростральная серия представлена двумя костями

– postrostrale anterior и крупным postrostrale posterior. Носовая серия достигает посторбитальной области. Орбиты, по-видимому, небольшие, расположены в передней половине щита. Пинеальное отверстие, вероятно, отсутствует. Есть extratemporale и gulare mediale. Субмандибулярная серия длинная (рис. 35б). Нижняя челюсть широкая, горизонтально-овальная в поперечном сечении. Коронаидная серия неполная. Прекоронаидная яма не развита. Имеются крупные симфизные кости между ветвями нижней челюсти. Премаксиллярные зубы небольшие, передние нижнечелюстные – клькоподобные. Зубы с двойной крупной складчатостью в основании, с гладкими стенками. Микроструктура зубов эустенодонтного типа, умеренно сложноскладчатая, кость заходит до конца складок. Полость пульпы заполнена остеодентином. Cleithrum с высокой восходящей ветвью. Отросток на его переднем крае слабо развит. Clavicula с восходящим отростком, входит задним краем в выемку между передним краем cleithrum и развитым гребнем на его вентральной поверхности. Есть interclavicula. Скапулокораконид не окостеневает, с тройным прикреплением к cleithrum. Сенсорные каналы проходят на границе базального и губчатого слоев, интенсивно ветвятся. Кости без космина, с бугорчатой скульптурой. Чешуя овальная, с удлиненным срединным выступом на внутренней поверхности, покрыта тонким слоем космина, под которым развит бугорчатый костный орнамент.

Состав. Типовой род.

Замечание. Морфологически сближается с подсемейством Gluportominae. Выделяется наличием крупных симфизных костей, короткой коронаидной серией, характером сочленения cleithrum с clavicula.

Viluichthys: Воробьева, 1977, с. 165.

Типовой вид – *Viluichthys fradkini* Vorobyeva, 1977.

Диагноз. Parietalный щит примерно в 1,2 раза длиннее постпариетального (рис. 35а). Крыша черепа широкая в посторбитальной и спиракулярной выемках ($f/a - 0,7$, $g/a - 0,8$) [Jarvik, 1948]. Postrostralia media отсутствуют. Задние postrostralia представлены непарной крупной костью (рис. 35а). Носовая серия состоит из 4–5 костей. Длина maxillare в 6 раз превосходит высоту. Lacrimale в 1,5 раза длиннее jugale. Postorbitale не достигает спиракулярной вырезки. Нижняя челюсть почти втрое длиннее постпариетального щита. Корonoидная серия – из двух костей. Две глубокие межкорonoидные ямы. Передние премаксиллярные зубы игольчатые. Передние клыкоподобные зубы нижней челюсти расположены в общем зубном ряду. Боковые gularia длинные и узкие. Среднее gulare – маленькое (рис. 35б). Субмандибулярная серия достигает либо почти достигает симфиза. Clavicula перекрывается вентральным гребнем cleithrum. В плечевом поясе присутствуют posttemporale, anocleithrum, supracleithrum и interclavicula. Зубы с заполненной полостью пульпы, складчатость стенок умеренно сложноветвистая, между складками кость.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Ыгыатанская впадина, Якутия, Россия; эмьяксинская свита, нижний карбон.

Viluichthys fradkini Vorobyeva, 1977

Рис. 35

Viluichthys fradkini: Воробьева, 1977, с. 165, табл. VIII, фиг. 1–3, рис. 37, 38.

Голотип – ПИН, № 2847/1, плита с разрозненными костями черепа, плечевого пояса и чешуй; местонахождение в 100 км ниже устья р. Онкучак, левый берег р. Вилюя, Ыгыатанская котловина, Якутия, Россия; верхняя часть эмьяксинской свиты, низы нижнего карбона.

Материал. Голотип.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, 1977].

Семейство Tristichopterididae Cope, 1889

Типовой род – *Tristichopterus* Egerton, 1861.

Диагноз. Рыбы длиной от 30 см до 2,5 м. Пропорции черепа варьируют в направлении укорочения отико-окципитального отдела и сокращения костей в этмоидной области. Передний край рыла образован парными naso-gostro-premaxillaria. Длина преназального отдела варьирует. Носовая серия состоит из 4–7 элементов, постростральная – укорочена (рис. 3, 5г–е). Задний постростральный элемент крупный, непарный. Носовые капсулы вытянуты вдоль боковой стенки этмоида, дно их слабо окосте-

невает, носовая полость дифференцирована развитыми дермальным и тектальным отростками. Передняя небная яма расположена в предносовой области (рис. 6в). Длина этмоида варьирует. Rostrale laterale обособлено от praemaxillare. Extratemporale отсутствует, имеется postspiraculare. Пинеальное отверстие может быть окружено пинеальными пластинками. Кости щеки срастаются в единую пластину. Наблюдается выраженная дермализация небной поверхности и нижней челюсти. Небная пластина praemaxillare с боковыми отростками. Нижняя челюсть горизонтально-овальная в поперечном сечении. Praearticulare достигает симфиза. Три корonoида с дифференцированным озублением. Прекорonoидная яма глубокая. Могут присутствовать мелкие симфизные кости. Сошники с развитыми задними отростками, высокими озубленными вертикальными пластинами, смыкающимися по медианному шву, в котором проходит межсошниковый канал (рис. 6в). Связи palatoquadratum с черепом большей частью синхондрозные. Имеется латеральная этмоидная связь. Nuomandibulare с замкнутым каналом. Передние премаксиллярные зубы мелкие, нижнечелюстные могут быть клыкоподобными. Зубы конусовидные, гладкостенные у вершины, с крупной, двойной складчатостью у оснований. Микроструктура сложноскладчатая – зустиенодонтного либо полиплокодонтного типов (рис. 7а, б). Clavicula с восходящим отростком, перекрывается cleithrum, который имеет развитый передний отросток. Скапулокораконд окостеневший, с тремя подошвами крепления к cleithrum (рис. 8а). Имеется развитая interclavicula. Позвонки образованы парными крупными интерцентрами и маленькими плевроцентрами (рис. 9а). Имеются короткие дорсальные ребра. Сенсорные каналы проходят глубоко в кости, замкнутые, ветвистые, с многочисленными выводными порами. Чешуя округлая с маленьким выступом на внутренней поверхности, либо ромбическая с продольным гребнем снутри, скульптурирована костными гребешками и бугорками, космин в покровах отсутствует.

Состав. Два подсемейства: Tristichopterynae Cope, 1889 и Platysephalichthyinae Vorobyeva, 1975.

Замечания. Диагноз семейства основан на роде *Eusthenopteron*, детально описанном Э. Ярвиком в серии работ. Филетически семейство связано с Osteolepididae, отличаясь от представителей последнего продвинутыми особенностями, в том числе: более высоко дифференцированными носовыми полостями; малочисленностью и упорядоченностью расположения костей в этмоидной области черепа, более выраженной дермализацией неба и нижней челюсти; преобладанием синхондрозных связей palatoquadratum; консолидацией костей щечной области; строением позвонков; усложнением складчатости зубов; элиминацией космина в покровах.

Подсемейство Tristichopterinae Cope, 1889

Типовой род – *Tristichopterus* Egerton, 1861.

Диагноз. Рыбы средних размеров с удлинёнными лопастями грудных плавников (рис. 9а, б), по-видимому, хищники-преследователи. Форма и пропорции черепа, соотношение длины париетального и постпариетального щитов, положение пинеального отверстия, размеры орбит и их положение варьируют. Назальная серия длинная, до 7 элементов (рис. 5г). Носовые капсулы большие, с хорошо окостевшими стенками, разделены тонкой межносовой перегородкой (*septum nasi*) (рис. 46в). Внутреннее задненосовое отверстие отделено костным мостиком от эндоханы. Хоанная вырезка крупная (рис. 6в). Дерминтермедиальный отросток развит умеренно и не достигает медианной стенки носовой капсулы. Ольфакторные каналы длинные. Сошники с длинными задними и короткими передними латеральными отростками. Медианный отросток может отсутствовать. Небная яма расположена в предносовом отделе, размер, глубина и ее подразделенность варьируют. Относительная длина, высота и ширина нижней челюсти меняются на родовом и видовом уровнях, равно как присутствие инфраорбитальных флангов, размеры передних зубов (от мелких до клыков) и характер их микроstructures (полиплокодонтный или зуспенкодонтный типы). Чешуя округлая, относительно тонкая, со срединными коротким выступом на внутренней стороне, скульптура состоит из тонких костных гребней.

Состав: *Tristichopterus* Egerton, 1861; *Eusthenopteron* Whiteaves, 1881; *Eusthenodon* Jarvik, 1952; *Jarvikina* Vorobyeva, 1977; *Spodichthys* Jarvik, 1985.

Род *Eusthenopteron* Whiteaves, 1881

Cricodus (*Polyplocodus*) (pars): Pander, 1860, p. 28; Rohon, 1889, p. 49; Trautshold, 1889, p. 621; Woodward, 1891a, p. 363.

Dendrodus: Trautshold (error), 1880, S. 139–145 (pars).

Eusthenopteron: Whiteaves, 1881a, p. 495; 1981b, p. 160; Traquair, 1890, p. 17; Stensiö, 1925, p. 2; Gross, 1936b, p. 69; Graham-Smith, 1936, p. 598; Jarvik, 1937, p. 63; 1942, p. 348; 1944a, p. 4; 1944b, p. 10; 1954, p. 11; 1996a, p. 287; 1985, p. 36; Westoll, 1937a, p. 20; 1937b, p. 509; 1940, p. 67; Bystrow, 1939, p. 324; Gregory, Raven, 1941, p. 3; Sternberg, 1941, p. 52; Берг, 1940, с. 152; 1955, с. 94; Воробьева, Обручев, 1964, с. 295; Воробьева, 1962, с. 60; 1977, с. 174; Cloutier, 1996b, p. 272.

Polyplocodus: Gross, 1933b, S. 60.

Типовой вид – *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, 1881.

Диагноз. Рыбы длиной от 30 см до 1 м, со сравнительно узким черепом (рис. 9). Передний край рыла относительно высокий. Ноздри расположены высоко по бокам рыла, обычно видны сверху (рис. 3). Постпариетальный щит длинный: равен, либо немного короче париетального. Орбитальные вырезки сравнительно крупные, расположены по бокам черепа, могут составлять до 1/4 длины парие-

тального щита. Имеются склеротические косточки. Пинеальное отверстие небольшое, обычно на уровне центра окостенения *parietale*, окружено пинеальными пластинками. *Supraorbitale posterior* не контактирует с *intertemporale*. *Jugale* и *postorbitale* не участвуют в образовании орбиты. *Lacrimale* высокое впереди, образует большую часть орбитальной вырезки. Щечная пластина умеренно длинная и высокая: длина почти втрое превосходит высоту и в 3,5 раза длиннее постпариетального щита. *Maxillare* длинное, отчетливо повышается сзади, обособлено от *jugale* и *lacrimale*. Нижние челюсти сравнительно короткие (примерно втрое длиннее постпариетального щита), без развитых инфрадентальных флангов. Передние нижнечелюстные зубы обычно не крупные. Квадратная ветвь *palatoquadratum* длинная, пологая (рис. 2а). Имеются латеральная и медиальная этмоидные, супраптеригонидная и паратемпоральная связи *palatoquadratum* с черепом синхондрозного типа. Полиплокодонтный тип микроstructures: складки зубов с немногочисленными боковыми ответвлениями, полость пульпы свободная. В костной скульптуре черепа преобладают мелкие бугорки. Чешуи небольшие, округлые и тонкие, с большой свободной поверхностью, орнаментированы тонкими бугорками и гребешками.

Видовой состав. Пять видов: *E. foordi* Whiteaves, 1888; *E. säevesöederberghi* Jarvik, 1937; *E. obruchevi* Vorobyeva, 1977; *E. traquairi* Westoll, 1940; *E. dalgleisiensis* [Anderson, 1859].

Распространение. Известен из нескольких местонахождений в Прибалтике и северо-западной России, из Шотландии и Восточной Канады; фран, верхний девон.

Eusthenopteron säevesöederberghi Jarvik, 1937

Eusthenopteron foordi: Gross, 1936a, S. 69, Abb. 2, 3 (pars).

Eusthenopteron säevesöederberghi: Jarvik, 1937, p. 70; фиг. 4А, В; Воробьева, 1962, с. 62, табл. I, фиг. 1–3; 1977, с. 175, табл. XI, фиг. 1; 1977, с. 175, табл. XI, фиг. 1; Воробьева, Обручев, 1964, табл. 2, фиг. 5.

Голотип – неполная передняя часть черепа, № не указан, коллекция Палеонтологического Музея в Упсале, Швеция [Jarvik, 1937, фиг. 4А, В]; местонахождение Кокнесе, р. Даугава, Латвия; снеогорские сл., фран, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, нижняя челюсть, ПИН № 54/111; местонахождение р. Кереть, Ленинградская обл., Россия; чудовские слои, фран. Фрагменты нижней челюсти, зубы и чешуи, коллекция Музея Природы в Риге, Латвия; местонахождение: Кандава, Латвия; снеогорские слои, фран, верхний девон.

Диагноз. Рыбы менее 0,5–0,6 м длиной (длина имеющейся полной нижней челюсти – 127 мм). Этмоид относительно узкий и высокий. Предносовой отдел сравнительно длинный и узкий, составляет до 1/5 длины этмофеноида. Назальная серия длинная, достигает уровня середины орбит, грани-

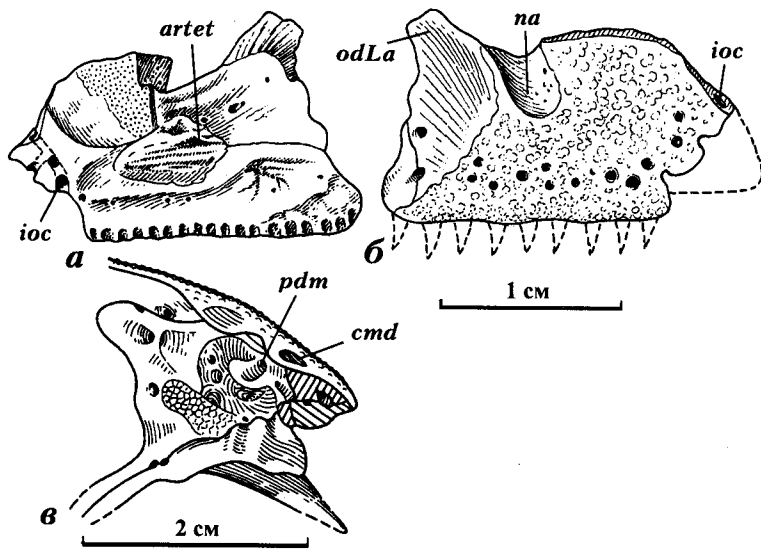


Рис. 36. *Eusthenopteron obruchevi* Vorobyeva, 1977. Экз. – ПИН, № 1737. Местонахождение Ям-Тесово, Ленинградская обл.; аматские слои, верхний девон. Rostrale laterale: а – медиально, б – латерально, в – вид на носовую полость постеролатерально

чит коротким швом с supraorbitale posterior. Пинеальное отверстие находится на уровне центра радиации parietale, окружено крупными пинеальными пластинками. Lamina supraorbitale с двумя длинными, в равной мере развитыми отростками. Передняя небная яма умеренно глубокая, длина ее вдвое меньше ширины; небная вырезка большая. Сошники с развитыми передними срединными отростками, не контактируют позади межсошникового канала. Парасфеноид достигает впереди вертикальной сошниковой пластины. Передний инфрадентальный фланг развит умеренно, задний – отсутствует. Передние нижнечелюстные зубы значительно крупнее задних. Третий короноид имеет две пары клыков. Вершины клыков слегка сплющены. Скульптура дермальных костей и чешуй представлена мелкими, тесно расположенными бугорками. Чешуя тонкая, небольшая (0,5–0,6 см диаметром), орнаментирована тонкими гребешками. Срединное ребрышко на внутренней поверхности может быть удлинненным.

Распространение. Латвия, Ленинградская обл., Россия; снегорские и чудовские слои, верхний девон [Воробьева, 1977].

Замечания. От типового вида отличается относительно длинным преназальным отделом, большей небной ямой, более задним положением пинеального отверстия, двумя парами клыков на третьем короноиде, орнаментом скульптуры и рядом более мелких особенностей.

Eusthenopteron obruchevi Vorobyeva, 1977

Табл. II, фиг. 7; рис. 21в, 36

Eusthenopteron sävesöderberghi: Воробьева, 1962, с. 62; табл. I, фиг. 2, 3; Воробьева, Лярская, 1968, с. 76, табл. XI, фиг. 3.

Eusthenopteron obruchevi: Воробьева, 1977, с. 176, табл. XI, фиг. 2–5, рис. 40, 41.

Голотип – ПИН, № 1737/42, часть этмосфеноида; местонахождение: Ям-Тесово, р. Оредеж, Ле-

нинградская область, Россия; аматские слои, нижний фран, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, черепные кости (rostrale laterale, praemaxillare) – ПИН, № 1737/39, типовое местонахождение. Передняя и задняя части нижней челюсти – ПИН, № 1737/40–41, местонахождение: с. Писковичи, р. Великая, Псковская область; аматские слои, верхний девон. Постпариеальный щит – ПИН, № 1737/24, местонахождение Паста-Муйжа, Латвия; аматские слои, верхний девон. Фрагменты нижней челюсти и плечевого пояса – ПИН, № 54/107–109, типовое местонахождение.

Диагноз. Длина рыб до 1 м (длина этмосфеноида около 4 см). Этмоид низкий и сравнительно широкий. Предносовой отдел короткий (до 0,1 длины этмосфеноида). Назальная серия длинная, достигает уровня середины орбит, не контактирует с supraorbitale posterior. Ноздри (рис. 36а, б) расположены у основания субнариального угла, частично видны сверху. Дерминтермедиальный отросток с высокой восходящей пластиной (рис. 21в, 36в). Пинеальное отверстие расположено каудально, позади центра радиации parietale. Медиальный отросток lamina supraorbitalis широкий и короткий. Латеральный – тонкий и длинный. Передняя небная яма короткая (длина втрое уступает ширине), неглубокая. Сошники не имеют передних срединных отростков, смыкаются позади межсошникового канала. Передний конец парасфеноида далеко не достигает вертикальной сошниковой пластины. Задний инфрадентальный фланг хорошо развит, передний – слабо. Третий короноид с одной парой клыков. Пара передних нижнечелюстных зубов клыкоподобны. Клыки с заостренными вершинами. В орнаменте крыши преобладают короткие бугорчатые гребни.

Распространение. Ленинградская и Псковская обл. России, Латвия; аматские слои, верхний девон [Воробьева, 1977].

Замечание. От типового вида отличается вентральным положением ноздрей, конфигурацией

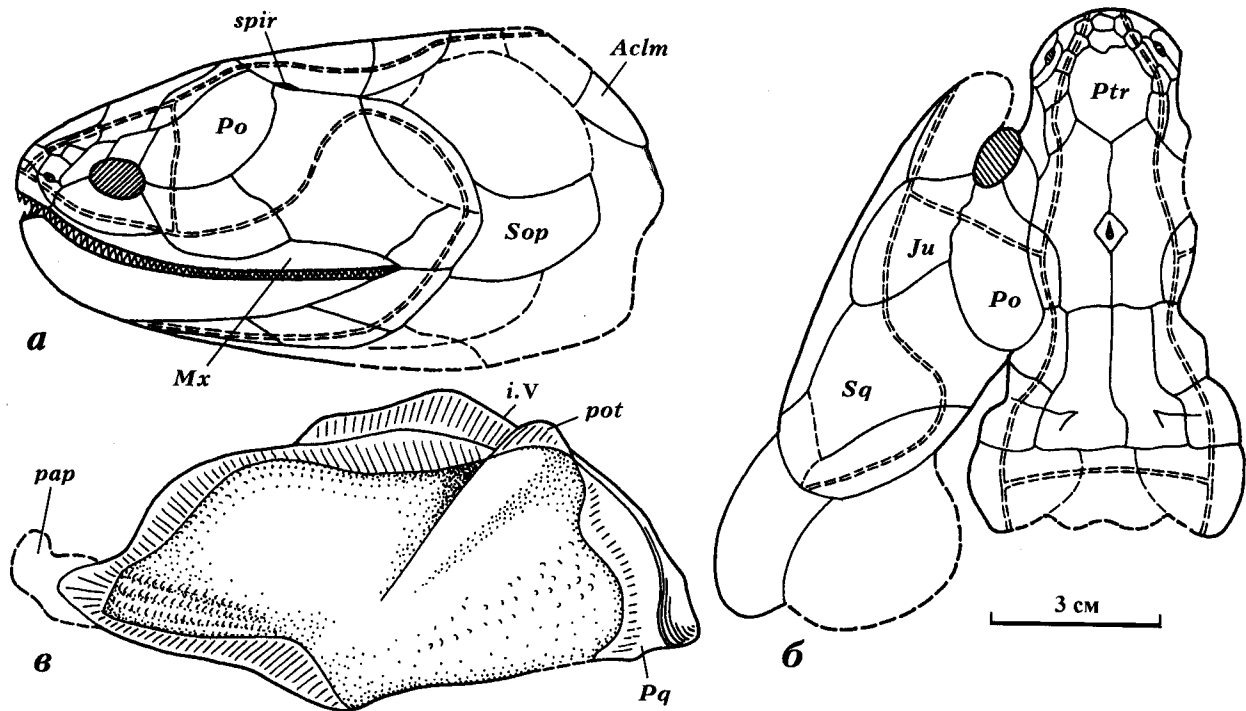


Рис. 37. *Jarvikina wenjukowi* [Rohon, 1889]. Экз. – ПИН, № 54
 Местонахождение Столбово, Ленинградская обл.; шелонские слои, фран, верхний девон. Реконструкция черепа: а – сбоку, б – сверху, в – небно-квадратный комплекс медиально [Воробьева, 1977]

дерминтермедиального отростка, задним положением пинеального отверстия и наличием инфраденальных флангов.

Род *Jarvikina* Vorobyeva, 1977

Cricodus (*Polyplocodus*): Rohon, 1889, p. 49 (pars).

Dendrodus: Rohon, 1889, p. 49 (pars).

Eusthenopteron: Jarvik, 1937, p. 90 (pars); Bystrow, 1939, c. 324.

Eusthenodon: Воробьева, 1960б, с. 121 (pars); 1962, с. 65; 1977, с. 182; Воробьева, Обручев, 1964, с. 295.

Jarvikina: Воробьева, 1977, с. 181; Jarvik, 1985, p. 45.

Типовой вид – *Cricodus* (*Polyplocodus*) *wenjukowi* Rohon, 1889.

Диагноз. Рыбы свыше 1 м длиной, с относительно широким черепом. Передний край рыла короткий, ноздри находятся сравнительно высоко по бокам рыла, видны сверху (рис. 37а, б). Parietalный щит вдвое длиннее постпариетального. Орбиты средних размеров, расположены латерально в передней половине этмосфеноида. Длина орбитальной вырезки – около 1/5, преорбитального отдела – около 0,85 длины париетального щита. Склеротические косточки отсутствуют. Пинеальное отверстие крупное, окружено пинеальными пластинками и расположено позади центра радиации parietale, в задней половине посторбитального отдела. Заднее supraorbitale контактирует коротким швом с intertemporale и не достигает jugale. Postorbitale и jugale участвуют в образовании задней части орбиты. Lacrimale форми-

руют большую нижнюю часть орбитальной вырезки, имея равную высоту у ее переднего и заднего концов. Щечная пластина длинная и сравнительно высокая: длина вдвое превосходит высоту и в 4 раза длиннее постпариетального щита. Maxillare длинное и очень низкое в средней части, увеличивается в высоту каудально, может сливаться с lacrimale и иногда с jugale; squamosum сливается с preoperculum и quadratojugale, формируя щечную пластину. Нижняя челюсть длинная (в 4 раза длиннее постпариетального щита), с развитыми инфраденальными флангами. Передние 4–5 нижнечелюстных зубов крупные. Квадратная ветвь palatoquadratum короткая и круто изогнутая (рис. 37в). Имеется каудально расположенный ушной отросток. Микроструктура зубов зустенодонтного типа: складки зубов с рядом боковых ответвлений, между ними заходит кость, полость пульпы заполнена балками остеодентина (табл. II, фиг. 8). Дermalные кости скульптурированы короткими гребнями с бугорками на вершине. Чешуи сравнительно большие, округлые и тонкие, сильно перекрывающиеся, с сетчатым орнаментом костной скульптуры.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Ленинградская и Вологодская области, Россия; порховские – ильменские слои, фран, верхний девон.

Замечания. По ряду признаков род занимает переходное положение между *Eusthenopteron* и *Eusthenodon*, что привело к разногласиям в определении его систематического положения. Э. Ярвик

[Jarvik, 1937] отнес эту форму ("Cricodus" *wenjukowi*) к роду *Eusthenopteron*, тогда как автор включала ее в род *Eusthenodon* [Воробьева, 1960, 1962], а позже на основе дополнительных материалов выделила в новый род – *Jarvikina* [Воробьева, 1977].

Jarvikina wenjukowi (Rohon, 1889)

Табл. II, фиг. 8; рис. 5д, 37

Cricodus (Polyplocodus) wenjukowi: Rohon, 1889, p. 49, pl. I, fig. 3–11 (pars).

Dendrodus biporcatus: Rohon, 1889, p. 49, pl. I, fig. 1, 9 (pars).

Eusthenopteron wenjukowi: Jarvik, 1937, p. 90, fig. 10, 11; Bystrow, 1939, с. 324, fig. 18–25.

Eusthenodon wenjukowi: Воробьева, 1960, с. 121, рис. 1–3, 5; 1962, с. 66, табл. II–VIII, табл. XXIV, фиг. 4; табл. XXVI, фиг. 1, табл. XXVIII.

Jarvikina wenjukowi: Воробьева, 1977, с. 182, табл. XI, фиг. 6–7, табл. XII, фиг. 1–6.

Лектотип – ЛГУ, № 76/1, этмосфеноид, Горный музей СПГУ (коллекция И.В. Рогона); местонахождение у д. Юхора, р. Сясь, Ленинградская обл., Россия; порховские слои, фран, верхний девон. Выделен Э. Ярвиком [Jarvik, 1937, p. 90] на основе двух возможных типовых экземпляров, описанных в работе И. Рогона [Rohon, 1889, табл. 1, fig. 3] как *Cricodus wenjukowi*.

Материал. Помимо лектотипа, свыше 100 черепных остатков, в том числе почти полный череп, элементы нижней челюсти, крыши черепа, этмосфеноида, небно-квадратного комплекса, посткраниального скелета, зубы, чешуи – ПИН, № 54/116, 54/112, 113–185, ряд местонахождений на р. Сясь (д. Столбово, Мелексы, Юхора, Гверстовка), Ленинградская обл.; порховские сл., фран, верхний девон. Мелкие фрагменты черепа, чешуя, зубы – ПИН, № 2984, 2917, р. Свирь (д. Ровское, Долгая гора, р. Лешенка, ниже д. Городище) и у оз. Онежское (Андомская гора), Ленинградская и Вологодская обл. Россия; ильменские сл., фран, верхний девон.

Диагноз. См диагноз рода.

Распространение. Ленинградская и Вологодская обл., Россия; порховские – ильменские сл., фран, верхний девон.

Подсемейство *Platycephalichthyinae*
Vorobyeva, 1977

Типовой род – *Platycephalichthys* Vorobyeva, 1959.

Диагноз. Крупные рыбы, до 2 м, по-видимому, придонные подстерегающие хищники, с широким и низким рылом и коротким отико-окципитальным отделом черепа. Париагальный щит более чем вдвое длиннее постпариагального. Пинеальное отверстие замкнутое, либо очень маленькое. Назальная серия состоит из немногих (3–4) элементов, короткая. Носовые капсулы небольшие, стенки неполно окостеневают. Межносовая область широкая, внутреннее по-

стназальное отверстие большое, связано с хоаной, вырезка экзохоаны маленькая. Дерминтермедиальный отросток иногда достигает медиальной стенки, подразделяя капсулу на верхний и нижний отделы (рис. 21д). Ольфакторные каналы короткие. Сошники с недоразвитыми задними, с передними боковыми и небольшими срединными отростками, подразделяющими заднюю часть небной ямы. Небная яма находится в предносовой области. Нижняя челюсть широкая, с развитыми передним и задним инфрадентальными флангами и крупными короноидными клыками (рис. 38г, д). Зубы крупноскладчатые в основании, микроструктура зустиенодонтного либо полиплокодонтного типов. Чешуи ромбические, с длинным медианным гребнем, скульптура – костные бугорки.

Состав. Типовой род.

Род *Platycephalichthys* Vorobyeva, 1959

Platycephalichthys: Воробьева, 1959, с. 96; 1962, с. 72; 1977, с. 192; Воробьева, Обручев, 1964, с. 295.

Типовой вид – *Platycephalichthys bischoffi* Vorobyeva, 1959.

Диагноз. Рыбы, достигавшие, вероятно, 2 м в длину, с относительно низким и широким черепом. Постпариагальный щит короче париагального (табл. III, фиг. 1, рис. 38а). Крыша уплощенная, край рыла между ноздрями короткий и прямой. Ноздри расположены низко, у переднего края рыла (рис. 38б). Носовые капсулы приурочены к переднебоковой стенке этмоида (рис. 38в). Небная яма короткая и глубокая. Орбитальные вырезки маленькие, составляют менее 1/5 длины париагального щита, расположены впереди: длина посторбитального отдела – более 1/2 длины щита. *Supraorbitale posterior*, по-видимому, контактировало с *intertemporale* и *lacrimale*, отделяя *postorbitale* и *jugale* от орбиты. *Postorbitale* короткое, далеко не достигает спиракулярной вырезки. Длина щечной пластины более чем в 2,5 раза превосходит высоту (табл. III, фиг. 3). *Maxillare* на всем протяжении низкое, высота более чем в 10 раз уступает длине. Квадратная ветвь *palatoquadratum* длинная и пологая. Передние нижнечелюстные зубы увеличены. Плицидентин в зубах сложноскладчатый, полость пульпы может быть свободной (полиплокодонтный тип) или заполнена остеодентином (зустиенодонтный тип). Скульптура дермальных костей и чешуей образована бугорками и гребнями с гладкими и бугорчатыми вершинами (табл. III, фиг. 1, 3). Чешуя ромбическая.

Видовой состав. *P. bischoffi* Vorobyeva, 1959; *P. rohani* Vorobyeva, 1962; *P. skuenicus* Vorobyeva, 1962.

Распространение. Ленинградская и Новгородская обл., Россия, Латвия; фран-фамен, верхний девон.

Замечание. В основу диагноза рода положен типовой вид.

Platycephalichthys bischoffi Vorobyeva, 1959

Табл. III, фиг. 1–3; рис. 5е, 38а-г

Platycephalichthys bischoffi: Воробьева, 1959, с. 96; рис. 1–3; 1962, с. 73, табл. IX, фиг. 1–3, табл. X–

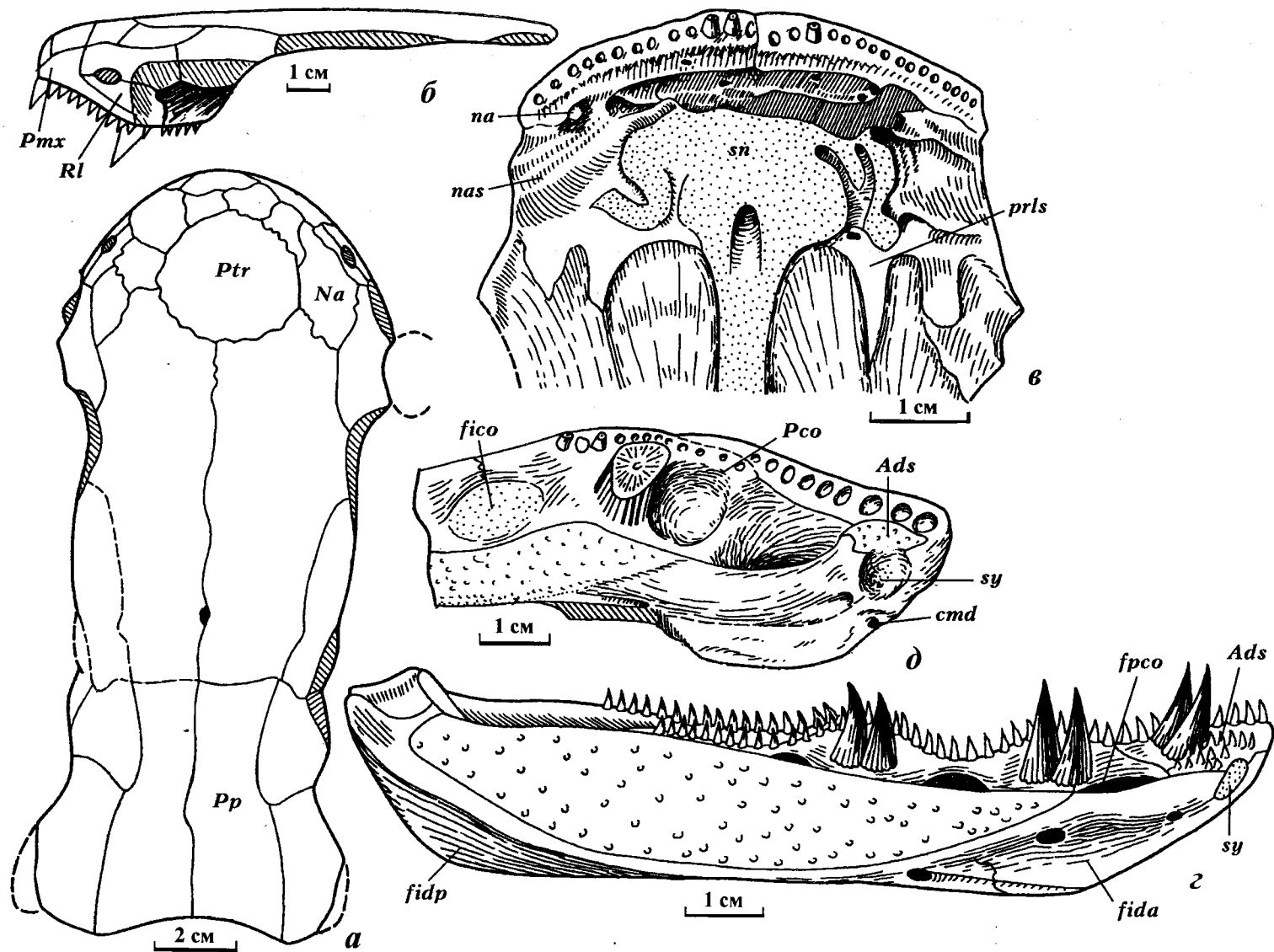


Рис. 38. *Platycephalichthys bischoffi* Vorobyeva, 1977. Экз. – ПИН, № 2917/7 (а, б), ПИН № 54/160а (в), ПИН № 2917/4 (г). Местонахождение: д. Лука, Новгородская обл.; надснежские слои, верхний девон. Реконструкции черепа: а – вид на черепную крышу сверху, б – этмосфеноид латерально, в – этмоид вентрально с удаленными покровными небными костями, г – нижняя челюсть медиально [Воробьева, 1977].

Platycephalichthys rohani Vorobyeva, 1962. Экз. – ПИН, № 2917/13 (д). Местонахождение Вачукинцы, Ленинградская обл.; псковские слои, верхний девон. Передняя часть нижней челюсти лингвально [Воробьева, 1962]

XVI; 1977, с. 193, табл. XIII, фиг. 4–6; табл. XIV, рис. 7, 15, 44; Воробьева, Обручев, 1964, с. 297, табл. III, фиг. 1, 2.

Голотип – ПИН, № 54/155, передний отдел черепа; местонахождение в 1,5 км выше д. Лука, р. Ловать, р-н Старой Руссы, Новгородская обл., Россия; надснежские слои, фран, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, кости черепа, нижние челюсти, фрагменты плечевого пояса, зубы, чешуи (около 80 остатков черепов и костей хорошей сохранности) коллекция ПИН, № 54/160а,б, типовое местонахождение. Фрагментарные остатки черепа и посткраниального скелета, зубы, чешуи – ПИН, № 2917/4,22,23, Ленинградская обл., Россия, Латвия; снежские – надснежские слои, фран, верхний девон.

Диагноз. Parietальный щит в 2,2 раза длиннее постпариетального (см. рис. 38а). Передний край рыла низкий и почти отвесный. Ноздри овальные, расположены ниже вершины глубокой слезно-челюстной выемки, вплотную к небной пластине premaxillare, не видны сверху. Ямки на крыше рostrа отсутствуют. Субнариальный угол острый, посторбитальный прямой (рис. 38б). Носовые капсулы овальные: длина примерно в 1,5 раза превосходит их ширину. Медиальный отросток lamina supraorbitalis длиннее латерального (рис. 38в). Преорбитальный отдел составляет 0,6 длины посторбитального и орбитального вместе. Ширина крыши у преорбитальных углов около 0,7, у орбитальных вырезов – около 0,6 длины париетального щита. Ширина крыши у посторбитальной выемки более 0,6, в области спиракулярной вырезки равна, а у заднего края этмофеноида составляет 1,3–1,4 длины постпариетального щита. Постпариетальный щит относительно узкий по заднему краю, где его ширина менее чем в 1,3–1,4 раза превосходит длину средней части щита. Postparietale почти прямоугольные, сравнительно узкие сзади (рис. 38а). Supratemporale короткое, образует переднюю часть глубокой и короткой спиракулярной вырезки. Бриджиевы ямы длинные и широкие. Высота squamosum у заднего края в 1,7 меньше ее длины. Длина lacrimale в 1,2–1,4 превосходит высоту у заднего края. Длина maxillare в 12–13 раз больше высоты. Субмандибулярная серия достигала (либо почти достигала) симфиза. Нижняя челюсть с парой клыков на переднем конце (рис. 38г). Адсимфизной пластинке соответствует шагреневый выступ. Передний инфрадентальный фланг длинный, формирует глубокую лингвальную нишу, образован, в основном, spleniale. Задний фланг умеренно длинный, образован angulare. Прекоронаидная яма большая. Коронаиды низкие, с тремя парами высоких, массивных клыков с лезвиевидной вершиной и со сложногроздевидной складчатостью толстых стенок. Полость пульпы в клыках и малых челюстных зубах заполнена остеодентином (эустенодонтный тип складчатости). В скульптуре преобладают сливающиеся основаниями мелкие бугорки, локально орнамент ячеистый. Ромбические чешуи сравнительно

тонкие, до 1 см в диаметре, с мелкобугорчатым орнаментом.

Распространение. Новгородская, Ленинградская обл., Россия, Латвия; снежские – надснежские слои, фран, верхний девон [Воробьева, 1959].

Platycephalichthys rohoni Vorobyeva, 1962

Рис. 38д

Cricodus (Polyplacodus) wenzukowi: Rohon, 1889, р. 52, pl. 1, fig. 6 (pars).

Platycephalichthys rohoni: Воробьева, 1962, с. 80, табл. XVIII, фиг. 1а, б; 1977, с. 197, табл. XIII, фиг. 1–3.

Голотип – СПГУ, № 76/2, этмоидный отдел черепа (Горный музей, коллекция И. Рогана); местонахождение у д. Вачукинцы, р. Оять, Ленинградская обл., Россия; псковские слои, фран, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, две передние половины нижней челюсти – ПИН, №2917/13; зубы, чешуи – ПИН, № 2917/15–16, типовое местонахождение.

Диагноз. Соотношение длины париетального и постпариетального щитов неизвестно. Передний край рыла покатый. Ноздри треугольные, расположены на уровне средней части мелкой слезно-челюстной выемки, видны сверху. В роstralной части крыши имеются две ямки, скорее всего, сенсорного происхождения. Субнариальный угол почти прямой. Носовые капсулы овальные: длина вдвое превосходит ширину. Нижняя челюсть с относительно небольшими передними зубами: передние зубы ненамного крупнее задних (рис. 38д). Имеется адсимфизная косточка, покрытая шагренью зубов. Передний инфрадентальный фланг широкий и длинный, образован spleniale и postspleniale; лингвальная ниша мелкая. Прекоронаидная и коронаидная ямы небольшие. Коронаиды высокие. Коронаидные клыки сравнительно короткие, с заостренной вершиной, полость пульпы свободная, складчатость плицидентина умеренно сложная (полиплокодонтный тип). В скульптуре преобладают изолированные, сравнительно крупные бугорки. Чешуя ромбическая, относительно массивная, до 1 см в диаметре, с бугорчатой скульптурой.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, 1962].

Замечания. Возможно, представляет форму более примитивную, чем типовой вид. Отличается от последнего конфигурацией рыла и субнариального угла присутствием роstralных ямок, некоторыми деталями строения нижней челюсти, слабой дифференциацией передних зубов и их менее сложной микроструктурой. Присутствие ямок в роstralной части рыла может указывать на развитие электрорецепции.

Platycephalichthys skuenicus Vorobyeva, 1962

Platycephalichthys skuenicus: Воробьева, 1962, с. 80, табл. XVII, фиг. 2а, б; 1977, с. 198, табл. XIII, фиг. 7, табл. 14, фиг. 2, 3.

Голотип – ПИН, № 54/175, нижняя челюсть; местонахождение Скуене на р. Лиелупе, Ауцкий р-н, Латвия; светеская свита, фамен, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, нижняя челюсть – ПИН, №1491/46; постпариетальный щит с остатками нейрокrania – ПИН, №1491/45; чешуи, зубы – ПИН, № 54, типовое местонахождение. Неописанные нижние челюсти и фрагменты черепа, зубы, чешуи в колл. LGD, типовое местонахождение.

Диагноз. Строение этмосфеноидного отдела черепа неизвестно. Постпариетальный щит короткий и широкий по заднему краю, где его ширина вдвое превосходит длину средней части щита. Ширина крышки в посторбитальной выемке составляет 0,8, в области спиракулярной вырезки – 1,3, у заднего края – 1,9 длины постпариетального щита. Postparietalia трапециевидные, широкие сзади. Supratemporale длинное, образует переднюю половину неглубокой и длинной спиракулярной вырезки. Бриджиевы ямы узкие и короткие. Субмандибулярная серия, по-видимому, далеко не достигала симфиза. Нижняя челюсть с парой крупных клыкоподобных зубов на dentale. Передний инфрадентальный фланг сравнительно узкий и короткий, образован, в основном, spleniale. Задний инфрадентальный фланг короткий, образован supraangulare. Корonoидные клыки с лезвиевидной вершиной, сравнительно тонкие и высокие. Корonoиды невысокие, краевые корonoидные зубы сравнительно крупные. Адсимфизная косточка с парой клыкоподобных зубов, частично покрыта шагренью. Прекорonoидная яма глубокая и широкая. Складчатость плицидентина в малых челюстных зубах сложная, в клыках сложно-гроздевидная. Полость пульпы в клыках и в малых челюстных зубах заполнена остеодентином (эустенододонтная микроструктура). В скульптуре дермальных костей и чешуй преобладают мелкие бугорки. Чешуя ромбическая, массивная и крупная (до 2,5 см в диаметре).

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, 1962].

Замечания. По многим параметрам сближается с *P. bischoffi*. Отличия от *P. rohani* более глубокие и выражаются, прежде всего, в продвинутом состоянии нижней челюсти (присутствии клыков на переднем конце, более дифференцированном озублении и более сложной микроструктуре зубов).

Семейство Rhizodopsididae Berg, 1940

Типовой род – *Rhizodopsis* Young, 1866.

Диагноз. Рыбы средних размеров (до 1 м длиной), со сжатым с боков телом и с маленьким ротовым отверстием. Тело овально-вертикальное в поперечном сечении. Постпариетальный щит превосходит по длине париетальный. Передний край рыла образован парными naso-rostro-premaxillaria. Строение эндокrania сходно с тристохоптеридами. Носовые капсулы относительно крупные. Постростральная серия короткая. Пинеальное отверстие без пинеальных пластинок. Передняя небная

яма короткая и глубокая, расположена в преназальной области. Сошники не контактируют друг с другом. Нижняя челюсть с ретроартикулярным отростком и передним инфрадентальным флангом. Dentale с одной, либо двумя парами передних клыкоподобных зубов. Прекорonoидная яма большая. Микроструктура зубов полиплокодонтного типа. Субмандибулярная серия длинная. Единственный радиобранхистегальный элемент находится между submandibulare и suboperculum. Передний отросток на cleithrum слабо развит. Имеется interclavicula. Скапулокораконид с тройным прикреплением и треугольной гленоидной ямкой для humerus. Парные плавники с удлиненными лопастями. Хвост гетероцеркный. Сенсорные каналы между местами открытые. Чешуи округлые, тонкие. Космин в покровах отсутствует.

Состав. Типовой род.

Род *Rhizodopsis* Young, 1866

Rhizodopsis: Young, 1866, p. 598; Traquair, 1881, p. 170; Säve-Söderbergh, 1936, p. 137; Воробьева, Обручев, 1964, с. 297.

Characodus, Ganolodus, Gastrodus: Owen, 1867, p. 60.

Orthognathus: Barkas, 1873, p. 50.

Holoptychius: Williamson, 1849, p. 450 (pars).

Типовой вид – *Holoptychius sauroides* Williamson, 1837.

Диагноз. Рыбы около 50 см длиной с широким черепом и короткой нижней челюстью. Передний край рыла, по-видимому, образован naso-rostro-premaxillare. Задний черепной блок в 1,5 раза длиннее переднего. Строение эндокrania сходно с остеолепидами. Postrostralia вдвое короче parietalia. Пинеальное отверстие большое, без пинеальных пластинок. Maxillare высокое сзади. Quadratojugale крупное. Передняя небная яма короткая и глубокая. Dentale впереди низкое, несет клык. Передний прекорonoидный отросток длинный, контактирует с адсимфизной пластинкой. Субмандибулярная серия состоит из пяти пластинок. Боковые gularia длинные. Operculum длиннее постпариетального щита. Зубы тонкие, с большой полостью, гладкие снаружи. Клыки складчатые в основании, без режущих краев. Передняя половина тела сильно сжата с боков. Грудной плавник широкий, с округлой и дорсовентрально уплощенной мясистой лопастью, составляющей около 1/2 общей его длины. Спинные плавники расположены против брюшных и анального. Хвост гетероцеркный. Покровные кости с гребенчато-ячеистой или бугорчатой костной скульптурой. Чешуя округло-овальной формы. Орнамент чешуй состоит из очень тонких радиальных костных гребешков с гладкими вершинами.

Видовой состав. *R. sauroides* (Williamson), 1837; *R. savenkovi* Obruchev, 1955.

Распространение. Зап. Европа (Британские острова), Азия; нижний – верхний карбон, возможно, пермь.

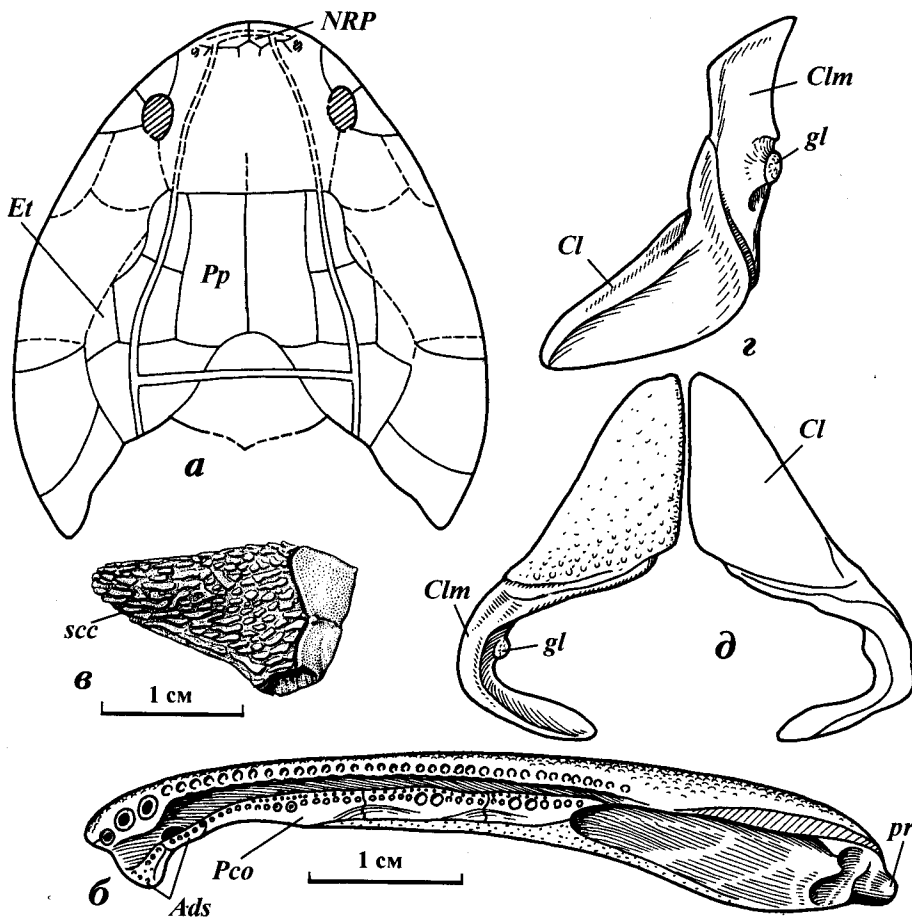


Рис. 39. *Lamprotolepis verrucosa* Vorobyeva, 1977. Колл. ПИН, № 2845. Местонахождение Эмяксин-Хаята, Якутия; эмяксинская свита, нижний карбон. Череп: а – реконструкция крыши черепа по разрозненным костям; б – нижняя челюсть сверху (голотип – ПИН, № 2845/2); в – килевая чешуя; г, д – реконструкция плечевого пояса (clavicula и cleithrum): г – медиально, д – вентрально [Воробьева, 1977]

Rhizodopsis savenkovi Obruchev, 1955

Табл. IV, фиг. 10

Rhizodopsis savenkovi: Обручев, 1955, с. 46; Воробьева, Обручев, 1964, с. 297, табл. IV, фиг. 1 (голотип).

Голотип – чешуя без номера (утерян); местонахождение Минусинская впадина, Красноярский край, Россия; надалтайская свита, нижний карбон.

Неотип – ПИН, №54а/1, чешуя; типовое местонахождение.

Материал. Единичные чешуи – ПИН, №54а, типовое местонахождение.

Диагноз. Чешуя менее 1 см в высоту, тонкая, овальной формы. Задний сектор – около 1/4 общей площади, покрыт волнистыми параллельными гребешками (40–50), разделенными тонкими бороздками (вдвое уже гребешков). Центр радиации несколько смещен в переднюю половину чешуи либо совпадает с геометрическим.

Распространение. Типовое местонахождение [Обручев, 1955], а также ряд чешуй (с сомнением) из Назаровской, Северомиусинской впадин, Алтая, Тувы, Россия, и Донбасса, Украина; быстринская – надалтайская свиты, нижний карбон [Воробьева, Обручев, 1964].

Отряд *Lamprotolepiformes* Vorobyeva
ordo. nov.

Диагноз. Длина до 40–50 см. Тело, вероятно, горизонтально-овальное в поперечном сечении, с уплощенной спиной, на которой располагаются поперечно-вытянутые округлые чешуи. Череп низкий, широкий, с уплощенной крышей, судя по присутствию двух щитов крыши, двухблочный. Область наружных ноздрей неизвестна. Имеется небольшая вырезка экзохоаны. Передний край рыла низкий, образован короткими парными *naso-rostro-premaxillaria* (рис. 39а), имеющими медианный небный выступ с парой клыков и несущими мелкие краевые зубы. Носовая, роstralная и построstralная серии неизвестны. Область пинеального отверстия не сохранилась. Орбиты небольшие, расположены дорсально. Судя по реконструкции, постпариетальный щит ненамного короче париетального. В соединении париетального и постпариетального щитов участвуют *postparietale*, *supratemporale*, по-видимому, *parietale* и *intratorporale* (связь X, по [Andrews, 1973]). Связь между щитами подвижная. Имеется *extratorporale*. Боковые *extrascapularia* налегают на медианное.

Щечный комплекс представлен разрозненными костями, вероятно, подвижно связанными. Судя по площадкам налегания на *quadratojugale*, *preopercu-*

lum занимает заднее и нижнее положение, не контактируя со squamosum и operculum, но налегая на нижнюю челюсть. Помимо главного squamosum, имелось, вероятно, небольшое subsquamosum, налегающее на заднюю часть maxillare. Жаберная область сравнительно короткая.

Субмандибулярная серия короткая, расположена на вентральной стороне черепа, неглубоко заходит между gularia и нижней челюстью. Боковые gularia короткие. Медиальное gulare, по-видимому, отсутствует.

Нижние челюсти узкие: вертикально-овальные в поперечном сечении, с крупным ретроартикулярным отростком (рис. 20а, 39б). Имеется короткий и широкий передний инфрадентальный фланг, формирующий глубокую лингвальную нишу; задний фланг не развит. Praearticulare короткое: далеко не достигает симфиза. Имеются три короноида. Прекороноидная яма отсутствует. Адсимфизная пластинка двойная, является ростральным продолжением прекороноида, несет шагреня зубов. Симфизных костей нет. Передние нижнечелюстные зубы клыкоподобные (табл. IV, фиг. 1, 2), расположены медиальнее обычного зубного ряда на dentale, который достигает уровня симфиза. Клыки высокие, относительно тонкие, крупноскладчатые в нижней половине и тонкобороздчатые в верхней. Складки простые, кость между ними не заходит, полость пульпы большая и свободная. Сенсорные каналы интенсивно ветвятся, проходят в трабекулярном слое, локально открытые.

Сошники, по-видимому, смыкаются по средней линии в области вертикальных озубленных пластин. Задние отростки сошников небольшие. Небная пластина на premaxillare имеет медианный выступ, подразделяющий небную яму. Небно-квадратный комплекс, гиобранхиальный скелет неизвестны.

Позвонки кольцевидные, с признаками пересегментации [Воробьева, 1977]. В основании плавников имеются крупные килевые чешуи, крышеобразно изогнутые (рис. 39в).

Clavicula с массивными восходящим отростком, перекрываемым cleithrum, смыкается с его горизонтальной ветвью (табл. IV, фиг. 4; рис. 39г, д). Вертикальная ветвь cleithrum круто изогнута, медиально налегает на anocleithrum (табл. IV, фиг. 5) и supracleithrum. Горизонтальная ветвь короткая, в вертикальной плоскости, с отростком на переднем крае. Скапулокораконид окостеневший, крепится к cleithrum одной подошвой, гленоидная поверхность для humerus выпуклая (рис. 39г, д).

Чешуя ромбическая или поперечно-овальная (на спине), покрыта, как и кости черепа и экзоскелетные кости плечевого пояса, кожными зубами (табл. IV, фиг. 3). Под поверхностными космоновыми элементами имеются одна-три предшествующие генерации кожных зубов, погруженных в массивный трабекулярный слой. Базальный слой чешуй относительно тонкий [Воробьева и др., 1999]. Внутренняя поверхность чешуй несет длинный продольный гребень. Имеются килевые чешуи (рис. 39в).

Состав. Одно семейство: Lamprotolepididae Vorobyeva, 1977.

Замечания. Эндемичные формы, обитавшие, вероятно, на мелководье в солонатоводных лагунах. Выделяются среди других отрядов особенностями строения позвонков и нижней челюсти, которые обнаруживают “тетраподные” черты: следы пересегментации позвонков, вертикально-овальная конфигурация нижней челюсти, отсутствие прекороноидной ямы, хорошо развитый ретроартикулярный отросток. Сближается с Porolepiformes присутствием замурованных в кость предшествующих генераций кожных зубов, одиночным прикреплением скапулокораконид к cleithrum, низким положением преоперкулум. Отличается от Porolepiformes микроструктурой зубов, составом костей на постпариетальном щите, присутствием naso-rostro-premaxillaria и адсимфизной пластинки, сближаясь по этим признакам с Osteolepiformes.

Семейство Lamprotolepididae Vorobyeva, 1977

Типовой род – *Lamprotolepis* Vorobyeva, 1977.

Диагноз. См. диагноз отряда.

Состав. Типовой род.

Род *Lamprotolepis* Vorobyeva, 1977

Lamprotolepis: Воробьева, 1977, с.169.

Типовой вид – *Lamprotolepis verrucosa* Vorobyeva, 1977.

Диагноз. Череп параболической формы (рис. 39а), рыло низкое. Naso-rostro-praemaxillaria короткие с выпуклым наружным краем и массивным средним небным выступом, несущим пару клыков. Субнариальные углы острые, выдаются назад. Слезно-челюстные выемки глубокие, карманообразные. Преорбитальный отдел короче посторбитального. Орбиты небольшие, широко расставлены. Maxillare низкое сзади. Длина lacrimale, по-видимому, равна длине jugale, достигая наибольшей высоты у заднего края орбитальной вырезки. Длина quadratojugale в 1,6 раза превосходит высоту: ямочная линия находится в передней части кости. Operculum короткое (составляет менее 1/3 длины черепа), не контактирует с преоперкулум. Нижняя челюсть вертикально-овальная в сечении, узкая и низкая (длина в 9–10 раз превышает высоту в средней части) с медиальным расширением на переднем конце, несущем пару клыков (рис. 39б). Прекороноидной яме соответствует неглубокая выемка на медиальной поверхности челюсти. Praearticulare пластинчатое впереди, достигает уровня этой выемки. Вторая и третья короноидные ямы мелкие, с дермальной выстилкой. Две адсимфизные косточки с узкой полоской зубной шагреня окаймляют латерально прекороноидную выемку. Пара передних клыкоподобных нижнечелюстных зубов расположена на медианном выступе, внутрь от

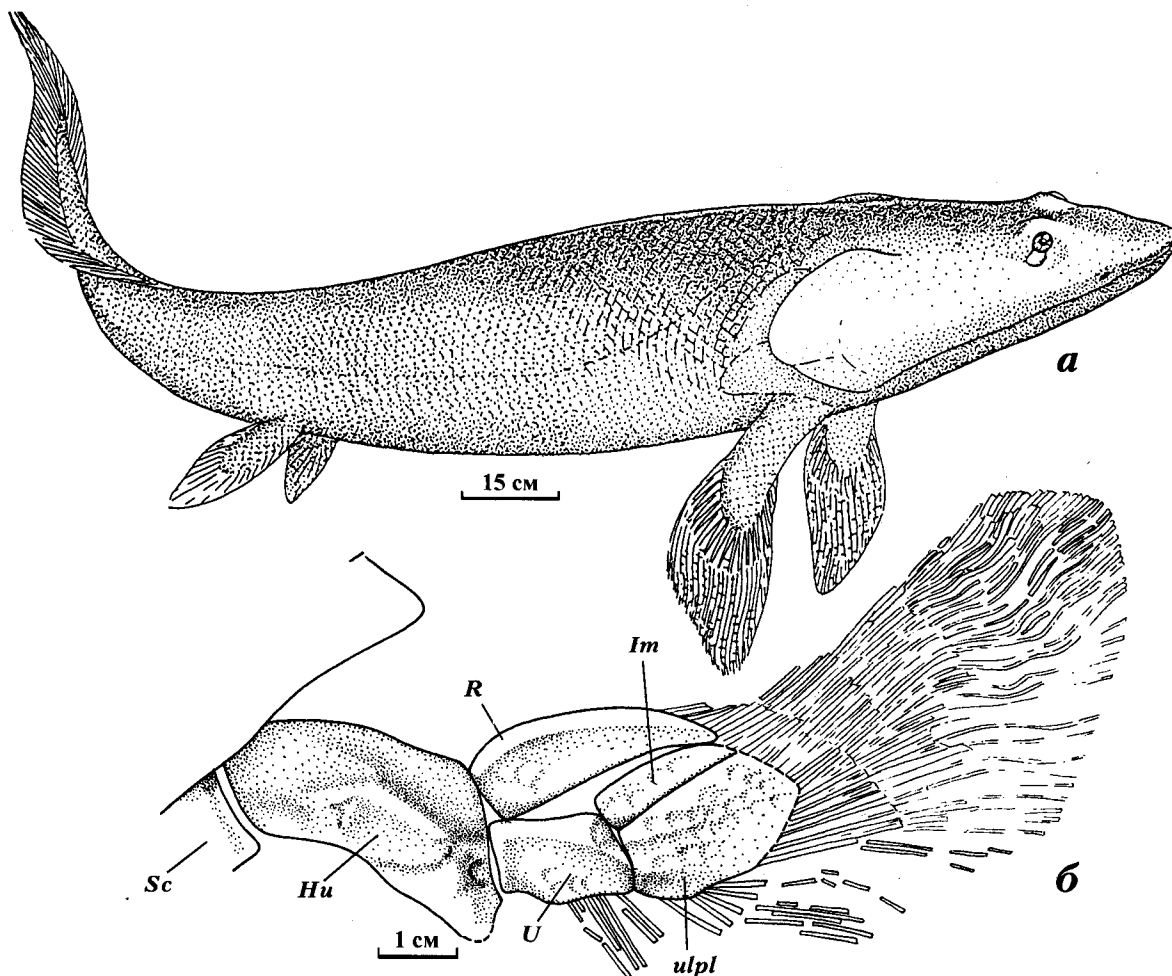


Рис. 40. *Panderichthys rhombolepis* Gross, 1941. Реконструкция: а – общий вид, б – грудной плавник с эндоскелетом [Воробьева, 1977]

зубного ряда на dentale, достигающего впереди симфиза. Зубы тонкостенные. Складчатость простая, полость пульпы большая. Боковые gularia узкие и короткие. Бранхиостегальная серия содержит 3–4 пластинки, неглубоко заходит между боковыми gularia и нижней челюстью. Clavicula широкая вентрально (рис. 39г, д), низкая латерально. Cleithrum с короткой нижней и дугообразно изогнутой медиально (под углом 120–130°) верхней ветвями. Сенсорные каналы открываются многочисленными порами, местами на нижней челюсти и чешуе имеются короткие сенсорные борозды. Чешуя чаще прямоугольная, с отростком по верхнему краю, крупная, с широкой перекрываемой поверхностью, отделенной от свободной части глубокой бороздой. Скульптура – от мелких кожных зубов до коротких косминовых валиков.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Якутия, Россия; эмьяксинская свита, нижний карбон.

Lamprotolepis verrucosa Vorobyeva, 1977

Табл. IV, фиг. 1–6; рис. 20а, 39

Lamprotolepis verrucosa: Воробьева, 1977, с. 170, табл. IX, фиг. 12, табл. X, фиг. 1–14.

Голотип – ПИН, № 2845/2, неполный череп, включая нижнюю часть этмоида, нижние челюсти с отпечатками крышки между ними; местонахождение Эмяксин-Хаята (Бабушкина гора), в 18 км выше поселка Вилочан, левый берег р. Вилюя, Якутия, Россия; верхняя часть эмьяксинской свиты, нижний карбон.

Материал. Голотип. Разрозненные кости черепа, плечевого пояса, чешуи, зубы – ПИН № 2844, 2845/5, 9, 10, 11, 13а, 2805/33, типовое местонахождение.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, 1977].

Отряд Panderichthyiformes

Диагноз. Отряд объединяет крупных рыб от 1 до 2 м длиной (рис. 40а), принадлежащих, по-видимому, к подстерегающим мелководным лагунным хищникам, способным к передвижению по твердому субстрату [Vorobyeva, Kuznetsov, 1992]. Тело вытянуто в длину, округло-овальное по вертикали, с уплотненной спиной и длинным брюхом (рис. 40а). Череп крокодилообразный (рис. 41) по внешнему обли-

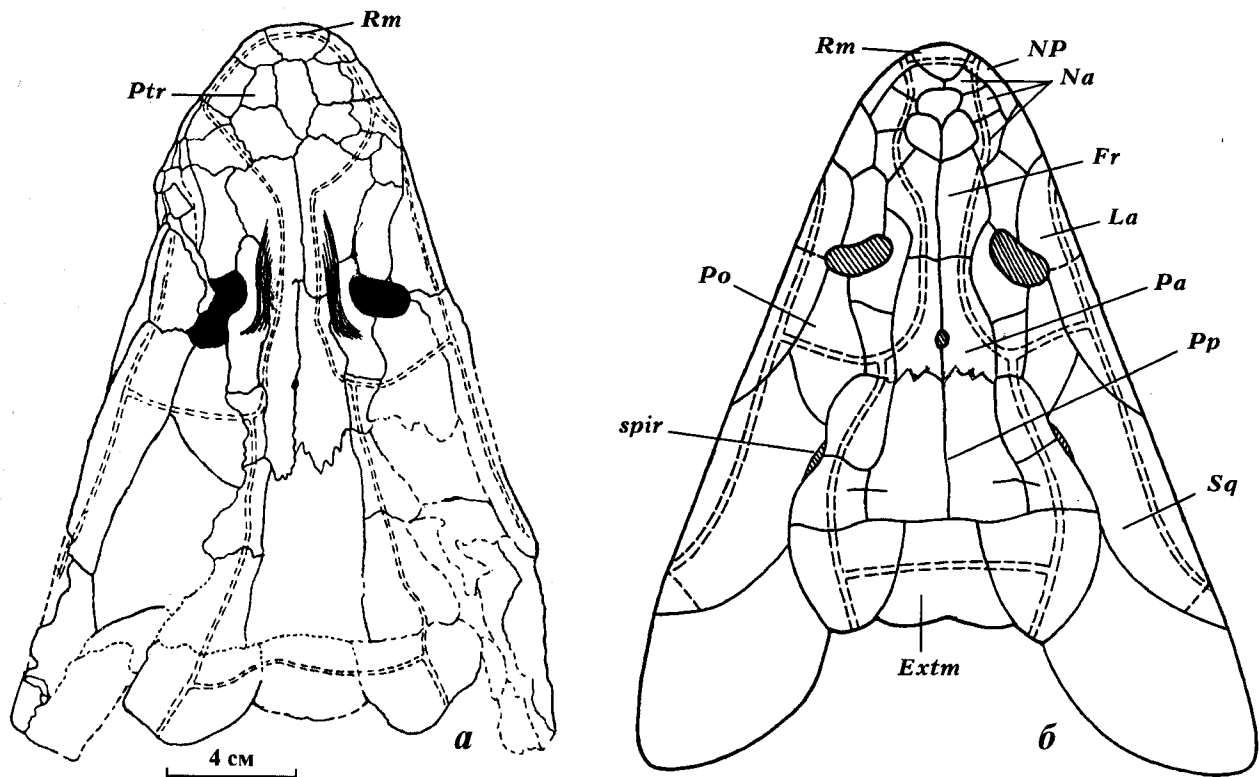


Рис. 41. *Panderichthys rhombolepis* Gross, 1941. Экз. – ПИН, № 3547/26
 Местонахождение: Лоде, Латвия; гауйские слои, верхний девон. Череп: а – дорсально, б – реконструкция крыши черепа [Vorobyeva, Schultze, 1991]

ку, положению ноздрей и орбит (табл. V, фиг. 1, 2). Два эндокраниальных блока, по-видимому, малоподвижные, судя по зигзагообразному шву между щитами крыши. Имеются внутренние носовые отверстия (хоаны) и одна пара наружных ноздрей, расположенных каудально, вблизи ротового края.

Передний край рыла отвесный и сравнительно высокий, либо низкий, загнут вентрально и назад, формируя ростр. Край рыла образован парной назопремаксиллой (NP), между частями которой располагается срединная ростральная кость (Rm), пересекаемая этмоидной комиссурой, соединяющей подглазничные сенсорные каналы (рис. 41б). Носовая (Na) и постростральная (Ptr) серии короткие, далеко не достигают уровня орбит. Нижний край ноздри образован *rostrale laterale*, по которой проходит подглазничный сенсорный канал. Задний край ноздри образован *tectale anterior*. *Rostrale laterale* с развитым дерминтермедиальным отростком, участвующим вместе с отростком на *tectale anterior* в подразделении носовой капсулы. Носовые капсулы небольшие, занимают задние углы этмоида, будучи разделены широкой межносковой областью. Капсула широко открывается в орбиту вентро-латеральным окном на постназальной стенке, которое продолжается вентрально эндохоанной вырезкой. Ольфакторные каналы короткие.

Крыша черепа уплощена, иногда вогнута в предносовой области. Между *postrostralia* и *parietalia* имеется парное *frontale*, сопоставимое с таковым у тетрапод и достигающее каудально уровня орбит. Орбиты небольшие, без склеротических пластинок, расположены дорсально на крыше черепа, сближены и окружены медиально надбровными валиками (рис. 41а). Пинеальное отверстие маленькое, без пинеальных пластинок, расположено в посторбитальном отделе. Постпариетальный щит короткий (рис. 41б), образован парными *postparietale*, *supratemporale* и *tabulare*, соединяется с париетальным зубчатым швом, что обеспечивает акинетичность черепа. Соединение щитов по типу X [Andrews, 1973]. *Postorbitale* относительно длинное, не достигает спиракулярной вырезки, которая может быть представлена щелью между крышкой черепа и щечной пластиной, сопоставимой с отикальной вырезкой у древних тетрапод. Щечный комплекс, как у остеолепиформов, представлен шестью костями, которые слиты в щечную пластину. *Praeorerculum* в верхнем наклонном положении достигает спиракулярного отверстия и отделяет *squamosum* от жаберных костей. *Squamosum* контактирует с *maxillare*. *Extratemporale* отсутствует. Медианное *extrascapulare* перекрывается боковыми. Жаберная область средних размеров.

Субмандибулярная серия длинная, достигает симфиза. Медианное *gulare* очень крупное. Боко-

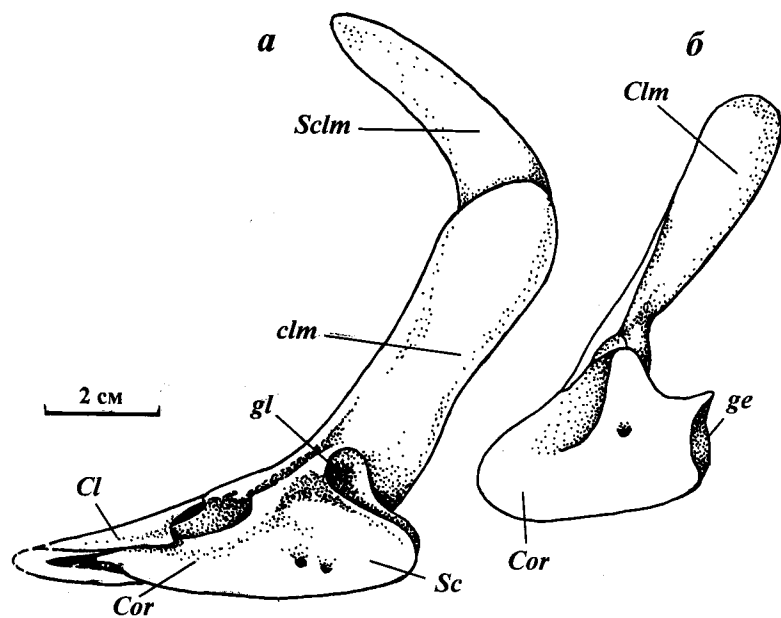


Рис. 42. Сходство в морфологии плечевого пояса – присутствие развитой скапулоракоидной пластины, связующей cleithrum и clavicula: а – *Panderichthys rhombolepis*; б – *Ichthyostega* (а – [Воробьева, 1992]; б – модифицировано [Jarvik, 1980]). Схема

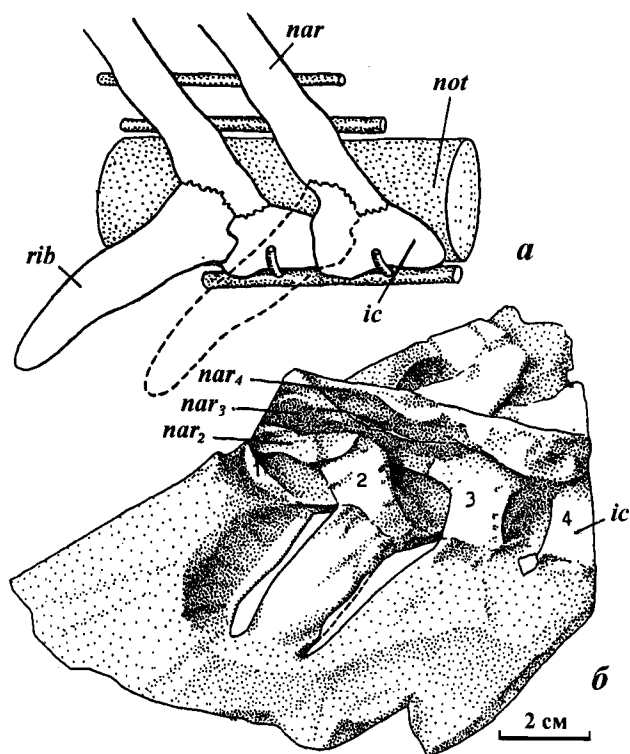


Рис. 43. *Panderichthys rhombolepis* Gross, 1941. Экз. – ПИН, № 3547/19

Местонахождение Лоде, Латвия; гауйские слои, верхний девон. Позвоночник: а – реконструкция, б – вид досально [Воробьева, Цессарский, 1986]

вые gularia короткие, контактируют позади gulare mediale. Нижняя челюсть (рис. 20г) широкая, горизонтально-овальная в поперечном сечении [Gross, 1941] с тремя короноидами и развитыми короноидными ямами. Имеется адсимфизная пластинка, покрытая шагренью зубов и расположенная над симфизом. Симфизные кости отсутствуют. Инфраден-

тальные фланги слабо развиты. Prearticulare достигает симфиза. Ретроартикулярный отросток отсутствует. Зубы складчатые в основании со свободной полостью пульпы, микроструктура полиплодонтного типа. Сенсорная система умеренно развита, каналы проходят в трабекулярном слое, поры расположены обычно в один ряд, иногда соединяются в короткие борозды на нижней челюсти.

Передняя небная яма находится в предносовой области. Сошники с вертикальными озубленными пластинами, смыкающимися медиально и формирующими иногда срединный выступ, подразделяющий небную яму. Передние и задние отростки короткие. Парасфеноид заходит между сошниками. Имеется срединный межсошниковый и гипофизарный каналы. Одна пара dermopalatinum. Palatoquadratum соединяется с этмоидом единственной – медиальной связью. Имеется развитая базиптеригонидная связь. Жаберный скелет с двумя базибранхиальными пластинками, без развитого сублингвального стержня.

Связь плечевого пояса с черепом ослаблена: extrascapulare mediale отделено от чешуеобразного posttemporale рядом чешуи. Supracleithrum чешуеобразное, перекрывается posttemporale и налегает на массивное и длинное anocleithrum, имеющее протяженный контакт с operculum и cleithrum [Воробьева, 1998, рис. 2]. Cleithrum с медиально изогнутой вертикальной и очень короткой вентральной ветвями. Скапулоракоид крепится к передней вентральной части cleithrum двумя подошвами (рис. 8г); имеет развитую кораконидную пластину (рис. 42а), по конфигурации и топографии похожую на таковую у *Ichthyostega* (рис. 42б). Эта пластина перекрывается с двух сторон футлярообразной clavicula, имеющей короткий восходящий отросток, налегающий на cleithrum (рис. 42а, б). Эндоскелет грудного плавника унисериального типа (рис. 10д, 40б). Numerus стержневидный, дорсо-вентрально уплощенный, без дифференцированной проксимальной головки, входит в

гленоидную впадину на скапулокоракоеиде. Сочленение его с плечевым поясом позволяет движения в вертикальной плоскости. Radius вдвое длиннее ulna. Дистальный конец эндоскелета представлен нерасчлененной ульнарной пластинкой (рис. 40б). Дистальные radialia отсутствуют.

Позвонки расчлененные, образованы нейроцентрами, плевроцентры отсутствуют (рис. 43а). Ребра дорсальные, длинные, имеют двойное крепление к позвонкам [Воробьева, Цессарский, 1986] (рис. 43б). Невральные дуги слиты с нейроцентрами. Спинные и анальный плавники отсутствуют (рис. 40а). Хвостовой плавник протероцеркный. Грудные плавники (рис. 40б) с хорошо развитыми мясистыми лопастями, вдвое длиннее брюшных, сближенных с хвостовым. Килевые чешуи отсутствуют. Лепидотрихии на грудном плавнике длинные, тонкие, неветвящиеся.

В покровах нет космина. Чешуи ромбические (табл. V, фиг. 3), на внутренней поверхности продольный выступ. Скульптура состоит из костных бугорков, гребней, иногда переплетающихся в сеть.

Состав. Одно семейство: Panderichthyidae Vorobyeva et Larskaya, 1968.

Распространение. Верхний девон Европы, Канады и, возможно, Азии.

Замечания. Этот отряд рассматривается как "сестринская группа" тетрапод [Vorobyeva, Schultze, 1991], имея с ними целый ряд синапоморфных признаков. Диагностические особенности отряда даются преимущественно на основе *Panderichthys rhombolepis*, для которого известны почти полные скелеты, тогда как другие рода и виды представлены фрагментарными остатками. По ряду морфологических характеристик крыши, нейрокрания и микроструктуры зубов представители отряда сближаются с представителями отряда Osteolepiformes, куда их раньше и относили. Отличаются от Osteolepiformes присутствием frontale, rostrale mediale, строением плечевого пояса и позвоночника.

Семейство Panderichthyidae Vorobyeva et Larskaya, 1968

Типовой род – *Panderichthys* Gross, 1941.

Диагноз. См. диагноз отряда.

Состав. *Panderichthys* Gross, 1941; *Elpistostege* Westoll, 1938; *Parapanderichthys* Vorobyeva, 1992.

Замечания. Род *Elpistostege* из отложений верхнего девона Канады был описан Т. Вестоллом как тетрапода [Westoll, 1938]. Позже были высказаны соображения о близости этого рода к *Panderichthys* и принадлежности его к кистеперым рыбам [Vorobyeva, 1973], что было обосновано последующими исследованиями *Elpistostege* [Schultze, Arsenault, 1985]. К отряду Panderichthyida ранее условно, на основе микроструктуры зубов, относился и род *Obruchevichthys* Vorobyeva, представленный нижними челюстями из франских отложений Латвии и Новгородской области [Воробьева, 1977]. При этом обращалось внимание, что по многим особенностям нижней

челюсти этот род обнаруживает тетраподные черты. Позже *Obruchevichthys* на основе материалов из девона Шотландии был причислен к тетраподам [Ahlberg, 1991]. Остатки пандерихтиид с Русской платформы (орловско-сабуровские слои Воронежской области) и Тимана проблематичны, поскольку известны только по чешуе. Чешуя с Тимана выделяется очень крупными размерами.

Род *Panderichthys* Gross, 1941

Polyplacodus: Pander, 1860, p. 8, 82, 84, 86; Ronon, 1889, p. 49; Gross, 1933a, S. 53; 1936b, S. 135; Bystrow, 1939, S. 140.

Cricodus: Gross, 1930 S. 147–150 (pars).

Panderichthys: Gross, 1941, S. 30; Воробьева, 1960a, с. 89; 1962, с. 83–92 (pars); 1971a, с. 144; 1969, с. 256; 1978b, с. 439; 1992, с. 58; 1998, с. 8; 2000, с. 54; Воробьева, Обручев, 1964, с. 293; Воробьева, Лярская, 1968, с. 78; Воробьева, Цессарский, 1986, с. 73; Vorobyeva, 1973, S. 221; 1975a, S. 315; Vorobyeva, 1980, p. 193; 1986, p. 26; Vorobyeva, Schultze, 1991, p. 70; Ahlberg et al., 1996, p. 62.

Типовой вид – *Cricodus rhombolepis* Gross, 1930.

Диагноз. Рыбы до 1,5–2 м длиной, с прогонистым, овально-округлым по вертикали телом, с длинной брюшной областью. Брюшные плавники сближены с хвостовым (рис. 40а). Грудные плавники расположены низко на теле. Голова составляет около 1/4 общей длины рыбы. Передний край рыла низкий, загнут вентрально, ноздри сдвинуты каудально, формируя короткий ростр (табл. V, фиг. 1–2). Преназальная область сравнительно узкая и длинная: составляет более 1/5 длины черепа, со слабо выпуклой крышей. Ноздри средних размеров, овально вытянуты параллельно озубленному краю челюсти, расположены на уровне средней части слезно-челюстной выемки, частично видны сверху. Внутреннее отверстие ноздри расположено на уровне вертикальной сошниковой пластины. Экзоанальная вырезка узкая, глубоко вдается в этмоид (табл. V, фиг. 5). Носовые капсулы маленькие, достигают впереди уровня вертикальной сошниковой пластины. Ширина капсул составляет менее 1/4 ширины этмоида. Дерминтермедиальный отросток на rostrale laterale короткий, ограничен областью ноздри. Подразделение носовой капсулы на отделы слабо выражено. Rostrale mediale маленькое, расположено между naso-premaxillaria, пересекаясь этмоидной комиссурой. Постростральная серия представлена тремя небольшими элементами, носовая – тремя (рис. 41). Инфраорбитальный сенсорный канал проходит между premaxillare и rostrale laterale. Преорбитальный отдел черепа низкий с плоской крышей и продольной впадиной между орбитами (рис. 41а). Длина его вдвое превосходит посторбитальный отдел. Орбитальные вырезки средних размеров, округлые либо поперечно-удлиненные, составляют около 1/10 длины париетального щита. Расстояние между орбитами в 2,5 раза уступает

ширине черепа на этом уровне. Задняя часть frontale заходит между орбитами. Пинеальное отверстие маленькое, на уровне задней части parietale (с/б – 0.17). Postorbitale длинное, низкое, почти достигает спиракулярной вырезки, формируя задний край орбиты. Jugale длинное по нижнему краю (длина в 1,5 раза превышает высоту средней части), формируя небольшой участок задней части орбиты. Lacrimale несет небольшой вентральный фланг позади ноздрей и формирует большую часть орбитальной вырезки. Постпариетальный щит в 2,6 раза короче париетального, его задний край имеет выпуклую конфигурацию. Черепная крыша в постпариетальной области сравнительно узкая; посторбитальная выемка длинная. Шов между париетальным и постпариетальным щитами зигзагообразный (рис. 41). Медианный шов между postparietalia местами неразличим. Maxillare длинное и низкое. Длина медианного gulara почти вдвое превосходит ширину и в 1,5 раза короче боковых gularia. Субмандибулярная серия содержит восемь пластинок. Нижняя челюсть (рис. 20г) с маленьким передним инфрадентальным флангом. Имеются 2–3 хорошо развитых короноидных ямы. Адсимфизная пластина обособлена от короноидной серии. Передние нижнечелюстные зубы клыкоподобные. Сошники с короткими передними и задними отростками, со сравнительно низкими вертикальными пластинами, ограничивающими переднюю небную яму сзади, между ними имеется маленькое отверстие межсошникового канала. Небная пластина premaxillare слабо развита. Передняя небная яма мелкая и короткая (длина вдвое уступает ширине) [Vorobyeva, Schultze, 1991, fig. 10; Воробьева, 1992, рис. 8г], слабо подразделена впереди низким и коротким эндокраниальным выступом. Шагреневая пластинка парасфеноида почти достигает вертикальной сошниковой пластины. Клыки лабиально крупноскладчатые (табл. V, фиг. 4). Складчатость зубов представлена простыми складками, между которыми неглубоко заходят костные перекладыны. Полость пульпы свободная (полиплокодонтный тип микроструктуры) (рис. 7а). Сенсорные каналы открываются одним рядом некрупных пор. Имеются длинные туловищные ребра. Невральные дуги слиты с интерцентрами и окружают дорсальную часть нотохорды. Плевроцентры неразвиты (рис. 43). Экзэпикондилярный гребень на humerus широкий и длинный, его дистальный конец расположен на уровне ульнарной гленоидной площадки [Воробьева, 2000]. Супинаторный отросток слабо развит, располагаясь в задней половине дорсальной поверхности humerus. Имеется зачаточный olecranon. Локтевой сустав не развит. Чешуи ромбические, с двумя узкими площадками перекрывания. Кости и ромбическая чешуя скульптурированы костными бугорками.

Видовой состав: *P. rhombolepis* (Gross, 1941); *Panderichthys* sp. (Воробьева, Лярская, 1968).

Распространение. Латвия, Ленинградская область России; гауйские и аматские слои, фран, верхний девон [Воробьева, 1977].

Замечания. К этому роду относился также *P. bystrowi* Gross, 1941 (= *Polyplacodus wenjukowi* Rohon, 1889 (pars)) из кетлерской и светеской свит фамена Латвии, представленный фрагментами нижней челюсти, зубами и чешуей. Однако после сборов новых материалов, в основном, из местонахождения Кетлери на р. Вента, Латвия, эти остатки были отнесены к новому роду тетрапод – *Ventastega* (Ahlberg, Milner, 1994) и, частично, к проблематичному виду *Glyptopomus ? bystrowi* (Gross, 1941) [Lebedev, 1995b].

Panderichthys rhombolepis (Gross, 1930)

Табл. V, фиг. 1–4; рис. 20г, 40, 41, 42а, 43

Cricodus rhombolepis: Gross, 1930, S. 147–150, Taf. 3, Fig. 4 (pars).

Polyplacodus rhombolepis: Gross, 1933a, S. 53; 1933b, S. 135; Bystrow, 1939, S. 140.

Panderichthys rhombolepis: Gross, 1941, S. 30, Abb. 15–21; Воробьева, 1960а, с. 89; 1962, с. 84, табл. XXII, фиг. 1–4, табл. XXVII, фиг. 1, 2; 1969, с. 256, табл. I, фиг. а, б; 1978б, с. 439, рис. 1; 1992, с. 61, рис. 10; 1998, с. 6, рис. 3; 2000, с. 54, рис. 3, 4; Vorobyeva, 1973, S. 221, Taf. 36, Fig. 1–5; 1975а, S. 316, Abb. 1, 2, 3А; Воробьева, Цессарский, 1986, с. 743, рис. 3; Vorobyeva, 1980, p. 192, fig. 1–3; 1986, p. 28, fig. 1, 2; 1995, p. 286, fig. 2; Vorobyeva, Schultze, 1991, p. 71, fig. 2, 9–11; Ahlberg et al., 1996, p. 62, fig. 1, 2, 3с, d.

Голотип – МВ, f. 102, передний конец нижней челюсти; местонахождение Эрмани на р. Гауе, Латвия; гауйские слои, фран, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, 5 фрагментов нижней челюсти – МВ, f. 382–385, типовое местонахождение. Почти целый экземпляр рыбы с вентральной поверхности – ПИН, № 3547/19; череп – ПИН, №3547/26, 3547/18, 3547/18а; атмосферноид – ПИН, №2846/2; этмоид с париетальным щитом – ПИН, № 2846/3, местонахождение Лоде, р-н Цесиса, Латвия; гауйские слои, верхний девон. Этмофеноид – LDM, № 43/4002; молодой экземпляр рыбы – LDM, № 43/4003; голова и передняя часть тела – LDM, №63/123, местонахождение Лоде. Фрагмент челюстей, черепных костей, зубы, чешуя – ПИН, №54/169, 54/181, 54/201, ряд местонахождений в Ленинградской обл., Латвии и Литве [Воробьева, 1962, с. 86]; гауйские, аматские и снетогорские слои, фран, верхний девон. Передняя половина нижней челюсти в колл. LIG [Воробьева, 1962, табл. XVIII, фиг. 3, без номера], р. Армона, Литва; верхнегауйские слои, верхний девон.

Диагноз. В основном совпадает с диагнозом рода. Относительно высокая нижняя челюсть (длина в 4 раза превышает высоту), три короноидных ямы, из которых прекороноидная широкая и неглубокая.

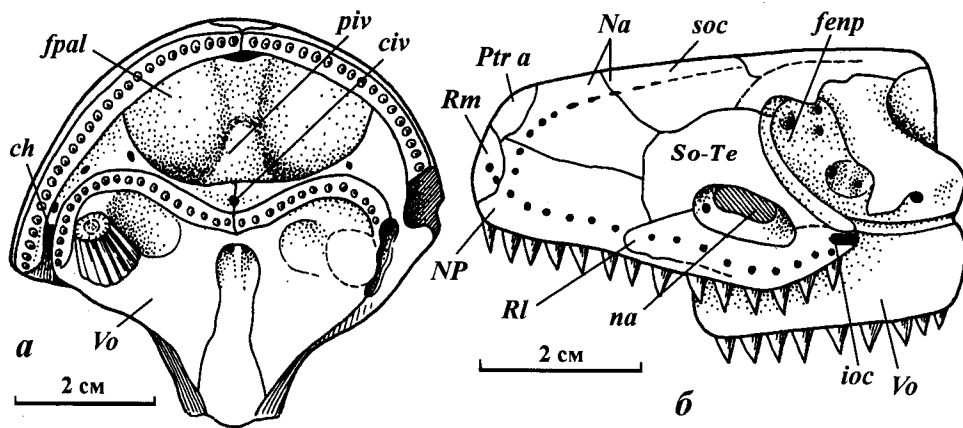


Рис. 44. *Parapanderichthys stolbovi* Vorobyeva, 1960. Экз. – ПИН, № 54/209(а); Голотип – ПИН, № 54/169(б). Местонахождение Столбово, р. Сясь, Ленинградская обл.; шелонские слои, фран, верхний девон. Этмоидная область черепа: а – небная поверхность, б – вид сбоку [Воробьева, 1971б]

Пара передних крупных клыков на dentale (рис. 20г). Шагреневая пластинка prearticulare сравнительно короткая, достигает уровня интеркоронаидной ямы. Коронаиды высокие, выдаются над озубленным краем dentale, имеют острые, крупноскладчатые клыки (табл. V, фиг. 4). Задние коронаидные клыки отсутствуют. Адсимфизная пластинка треугольная, покрыта шагренью зубов. В зубах диаметром оснований 3–3,5 мм имеются первичные складки с боковыми ответвлениями (3–4), кость проникает до 1/2 длины первичных складок. Полость пульпы средних размеров. Чешуи до 1 см, скульптурированы мелкими бугорками, местами сливающимися в тонкие гребни.

Распространение. Ленинградская обл. России, Латвия, Литва; гауйские, аматские и снетогорские слои, фран, верхний девон [Воробьева, 1962; Лясская, 1981].

Panderichthys sp.

Panderichthys sp.: Воробьева, Лясская, 1968, с. 75, табл. XI, фиг. 1, 2.

Голотип – LGD, № 293, передняя часть нижней челюсти (коллекция Л.А. Ляской); местонахождение Паста-Муйжа, левый берег р. Даугавы, Латвия; 6-ой слой, аматские слои, фран, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, чешуя – ПИН, № 1737/36, LGD (без номеров); 6, 9, 15 слои, типовое местонахождение [Воробьева, 1962; Лясская, 1968].

Диагноз. Нижняя челюсть длиной свыше 20 см, сравнительно низкая и узкая (отношение длины к высоте около 5), с двумя коронаидными ямами (третья не развита). Пара передних зубов на dentale клыкоподобные, равные по величине коронаидным и вдвое меньше прекоронаидных клыков. Шагреневая пластинка prearticulare длинная: достигает уровня прекоронаидных клыков. Коронаиды сравнительно низкие, не выдаются над озубленным краем dentale. Задние коронаидные клыки небольшие. Третья коронаидная яма неразвита. Адсимфизная пластинка удлиненная, с шагренью зубов. В зубах диаметром основания 3 мм имеются до 10–11 первичных складок без боковых ответвлений, кость проникает не глубже 1/3–2/3 их длины. Полость

пульпы маленькая. Кости скульптурированы относительно крупными бугорками. Чешуя мелкая, 0,5–0,6 см в длину, покрыта тесно расположенными мелкими бугорками.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, Лясская, 1968].

Замечания. Челюсть этого вида более низкая и длинная, чем у *P. rhombolepis*, отличающаяся также большей протяженностью шагреневой площадки на prearticulare, отсутствием третьей коронаидной ямы и третьего коронаидного клыка.

Род *Parapanderichthys* Vorobyeva, 1992

Panderichthys: Воробьева, 1960а, с. 88; 1962, с. 86 (pars); 1971б, с. 143; 1992, с. 62.

Parapanderichthys: Воробьева, 1992, с. 62.

Типовой вид – *Panderichthys stolbovi* Vorobyeva, 1960.

Диагноз. Рыбы не менее 1 м длиной. Строение тела неизвестно. Передний край рыла сравнительно высокий и отвесный (рис. 44б). Преназальная часть этмоида широкая, со слегка вогнутой крышей. Ноздри крупные, овально вытянуты параллельно оральному краю, расположены вблизи вершины субназального угла на уровне нижней части слезночелюстной выемки, невидны сверху. Внутренние носовые отверстия расположены позади уровня вертикальной сошниковой пластины. Экзохоанальная вырезка умеренно узкая (рис. 44а), очень глубокая, достигает впереди уровня переднего края ноздри [Воробьева, 1962, рис. 31а]. Носовые капсулы небольшие: не достигают уровня вертикальной сошниковой пластины, ширина каждой на уровне хоаны составляет 1/4 ширины этмоида. Сзади они ограничены латеральным выступом постэтмоидной стенки, широко открываясь в орбиту большим внутренним задненосовым отверстием, сообщаемым с хоаной [Vorobyeva, Schultze, 1991, fig. 6–8]. Носовая полость дифференцирована на отделы широким, низким и плоским дерминтермедиальным отростком и передним тектальным отростком. Дерминтермедиальный отросток занимает ростро-каудальное положение вдоль нижнего края ноздри, продолжаясь позади нее до передней стенки капсулы, имитируя ро-

стро-каудальный гребень поролепиформных рипидистий. Rostrale mediale крупное, глубоко заходит между naso-premaxillaria, переходя на крышу черепа (рис. 44б). Постростральная серия представлена крупным передним элементом, тремя медианными и тремя задними. Имеются две крупных nasalia [Воробьева, 1962]. Инфраорбитальный сенсорный канал проходит в нижней половине rostrale laterale. Нижняя челюсть относительно высокая, без инфраденальных флангов. Сошники с развитыми передними и задними отростками. Вертикальные пластины сошников высокие, плотно смыкаются друг с другом, формируя медианный передний выступ, подразделяющий заднюю часть передней небной ямы (рис. 44а). По бокам сошников выстула проходит парный сошниковый канал. Отверстие межсошникового канала расположено в средней части шва между сошниками. Небная пластина премаксиллы не развита. Небная яма глубокая и большой, длина ее в 1,5 раза превосходит ширину. Дно ямы образовано эндокранием. Парасфеноид достигает озубленной пластины сошников и имеет, по-видимому, относительно короткую озубленную пластину. Чешуя ромбическая с широкими передней и боковой площадками перекрывания. Кости и чешуя скульптурованы гребнями, местами орнамент ячеистый.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Ленинградская обл., Россия; шелонские – свинордские – ильменские слои, фран, верхний девон [Воробьева, 1960а, 1962].

Parapanderichthys stolbovi (Vorobyeva, 1960)

Табл. V, фиг. 5–7; рис. 44

Panderichthys stolbovi: Воробьева, 1960а, с. 88; 1962, с. 86, табл. XIX, фиг. 1,2, табл. XX, фиг. 1–3, табл. XXVII, фиг. 3; 1971б, с. 143, табл. VII, фиг. 1, табл. VIII, фиг. 2; Vorobyeva, Schultze, 1991, p. 70 (pars), fig. 6–8.

Parapanderichthys stolbovi: Воробьева, 1992, с. 62, рис. 10Г, 33А, 38В.

Голотип – ПИН, № 54/169, левая половина этмоида; местонахождение у д. Столбово, р. Сясь, Ленинградская обл., Россия; шелонские – свинордские слои, фран, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, несколько деформированный, сдавленный дорсовентрально этмоид с сохранившейся частично межглазничной областью – ПИН, № 54/209; фрагменты нижней челюсти, зубы, чешуя – ПИН, № 54/170–172, типовое местонахождение. Обломки челюсти – ПИН, №54/ 173–173а, 242, местонахождение у д. Барыгово, р. Сясь; шелонские – ильменские слои, фран, верхний девон.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Местонахождения у дд. Столбово, Барыгово, р. Сясь, Ленинградская область, Россия; шелонские – ильменские слои, фран, верхний девон [Воробьева, 1962].

Замечания. Эта форма первоначально была отнесена к роду *Panderichthys* [Воробьева, 1960а]. Од-

нако при более детальном сравнении ее с *P. rhombolepis* обнаружился ряд глубоких морфологических отличий (присутствие сошниковых каналов, особенности дифференциации носовых капсул, расположение покровных костей рыла), что позволило выделить *P. stolbovi* в новый род [Воробьева, 1992]. Микроструктура зубов сходна у обоих видов [Воробьева, 1962] (табл. V, фиг. 7).

Отряд Rhizodontiformes

Диагноз. Большинство представителей известно по изолированным костям посткраниального скелета, которые встречаются в морских и континентальных отложениях. Судя по *Strepsodus anculonamensis* [Andrews, 1985], форма тела могла быть обтекаемой с большими грудными и маленькими брюшными плавниками. По-видимому, принадлежали к группе подстерегающих хищников, использующих грудные плавники для медленной локомоции. Маленькие формы, такие как *S. anculonamensis*, возможно, были педоморфными. Размеры тела могли варьировать от 0,5 до 7 м в длину. Череп состоит из двух костных, вероятно, подвижных блоков. Предполагается наличие двух наружных ноздрей и вентролатерального отверстия, возможно, выполнявшего функцию хоаны [Long, 1989]. Передний край рыла образован, по-видимому, парной naso-rostro-premaxillare с глубокой выемкой для нижнечелюстных клыков. Rostrale laterale, вероятно, отсутствует. Судя по *Rhizodus*, носовые капсулы маленькие, разделены широкой межноровой стенкой. Орбиты, судя по мелким представителям, большие (хотя это, может быть, и ювенильная черта), окружены кольцом склеротических костей и занимают постеролатеральное положение на крыше. Имеется пинеальное отверстие открытого типа. Связь между передними и задним черепным блоками, возможно, была подвижной. В ней участвуют четыре пары костей: parietale, postparietale, intertemporale и supratemporale (связь по типу X, по [Andrews, 1973]). Медианное extrascapulare средних размеров, перекрывается боковыми. Имеется крупное extratemporale. Щечная область представлена пластиной из разного числа костей, в том числе, lacrimale, postorbitale, одним или более squamosum, quadratojugale и вертикальным preoperculum. Operculum и suboperculum расположены в кожной складке, округлые и не контактируют друг с другом [Andrews, 1985]. Субмандибулярная серия находится в вентральном положении. Gulare mediale – небольшое. Ceratohyalia большие и широкие. Нижняя челюсть впереди узкая с сильными симфизными клыками, горизонтально-овальная в поперечном сечении. Иногда имеются крупные симфизные кости. Симфиз укреплен связующими отростками. Присутствуют три коронаидных ямы, из которых прекорониальная может быть слабо развита. Форма зубов варьирует. Микроструктура зуспенодонтного либо полиплокодонтного типов. Сенсорная система хорошо развита, с замкнутыми каналами и многочисленными маленькими вы-

водными порами. Имеются дополнительные сенсорные каналы, параллельные главному каналу, в частности, дивергирующие от табулярного и супратемпорального участков надглазничного канала к *postparietalia*. Сошники, по-видимому, массивные, контактируют медианно друг с другом и с парасфеноидом. *Dermopalatinum* представлено серией костей.

Нотохорда местами пережата амфицельными позвонками. Позвонки окостеневают в разной степени, могут быть кольцевидными, удлинненными ростокаудально и образваны двумя крупными интерцентрами и маленьким плевроцентром, либо позвонки не окостеневают (*Rhizodus*). Невральные и гемальные дуги обычно окостеневают самостоятельно. Имеются, вероятно, дорсальные ребра. Два медианных очень маленьких плавника сближены с дифицеркным хвостовым. Базальные чешуи в их основании отсутствуют. Плавниковые лучи сильно ветвящиеся, часто соединены между собой. Грудные плавники обычно с удлиненной мясистой лопастью. В дермальном плечевом поясе имеется *interclavicula*, развитое *posttemporale*, *supracleithrum* и маленькое субдермальное *anocleithrum*. *Cleithrum* с большой и широкой вентральной лопастью и крупным передним флангом, функционально осуществляющим связь между дорсальной и вентральной ветвями пояса. Высокий, изогнутый восходящий отросток *clavicula* охватывает передний край *cleithrum*. Скапулокораконд с тройным прикреплением к *cleithrum*. Гленоидная фасетка глубоко вогнутая; *humerus* с хорошо дифференцированной проксимальной головкой. Характер сочленения плечевого пояса и *humerus*, по-видимому, обеспечивал этим рыбам высокую подвижность грудных плавников по способу современного *Polypterus* [Andrews, Westoll, 1971b]. Значительная протяженность *cleithrum* на вентральную сторону тела способствовала быстрому открыванию пасти. Эндоскелет грудных плавников унисериального типа с многочисленными вариациями по числу дистальных радиалей, с длинными несегментированными и ветвящимися лепидотрихиями. Космин в покровах не обнаружен. Чешуя округлая, костная, с маленьким выступом на внутренней стороне.

Состав. Одно семейство: *Rhizodontidae* Traquair, 1881.

Замечания. Систематическое положение отряда является предметом дискуссий, связанных с разной оценкой их морфологии и фрагментарностью большинства находок [Andrews, Westoll, 1970b; Rackoff, 1980; Andrews, 1985; Schultze, 1987, 1991; Long, 1989; Vorobyeva, Schultze, 1991]. Опираясь на особенности строения парных плавников, Дж. Ракофф предложил оставить ризодонтид среди остеолепиформов [Rackoff, 1980]. Этот вывод поддержан наличием целого ряда синапоморфий, общих для *Rhizodontidae* и *Osteolepida*, в том числе, в строении крыши черепа, зубной микроструктуре, креплении скапулокораконда [Schultze, 1987; Long, 1989]. С описанием *Barameda* [Long, 1989] была выдвинута гипотеза о помещении *Rhizodontidae* между *Osteolepiformes* и *Porolepiformes*

formes. В этом случае *Barameda* рассматривается как наиболее примитивная среди ризодонтид и как сестринская группа *Porolepiformes*. Эта точка зрения базируется на представлении, что ризодонтиды имеют две ноздри и вентролатеральное отверстие. Предполагается также, что *Pycnoctenion* и *Propycnoctenion* вместе с *Strepsodus* являются продвинутыми эустеноптеридами [Long, 1989], хотя такое предположение весьма сомнительно. Согласно другой точке зрения [Vorobyeva, Schultze, 1991], *Rhizodontiformes*, так же как *Osteolepiformes* и *Panderichthyiformes*, относятся к *Choanata*. Все они характеризуются: унисериальным архиптеригием в грудных плавниках; связью между щитами по типу X; присутствием медианного *gulare*; перекрыванием медианного *extrascapulare* боковыми. *Rhizodontida*, вероятно, более специализированы, чем *Osteolepiformes*, что проявляется в характере сочленения *cleithrum* и *clavicula*, присутствии дополнительных каналов на *tabulare*, *supratemporale* и *postparietale*. В качестве связующего звена между *Rhizodontiformes* и *Porolepiformes* рассматриваются также *Onychodontiformes* [Zhu, Schultze, 1997].

Семейство *Rhizodontidae* Traquair, 1881

Типовой род – *Rhizodus* Owen, 1840.

Диагноз. См. диагноз отряда.

Состав. *Rhizodus* Owen, 1840; *Strepsodus* Young, 1866; *Sauripterus* Hall, 1843; *Barameda* Long, 1989; *Screbinodus* Andrews, 1985; *Notorhizodon* Young et al., 1992; *Pycnoctenion* Vorobyeva et Obrucheva, 1977; *Propycnoctenion* Vorobyeva et Obrucheva, 1977.

Распространение. Сев. Америка, Австралия, Европа, Средняя Азия, Сибирь, Якутия, Алтай, Тува, Казахстан; средний–верхний девон, нижний–средний карбон.

Замечания. На территории России и Казахстана установлены два рода: *Pycnoctenion* Vorobyeva et Obrucheva и *Propycnoctenion* Vorobyeva et Obrucheva, представленные преимущественно чешуей, реже фрагментами покровных костей и зубами. Ранее чешуи этих родов относились к роду *Strepsodus*, подразумеваемая нередко под этим названием *S. siberiacus* Chabakov, установленный по характерной скульптуре чешуй для быстрянской и надалтайской свит нижнего карбона Минусинских котловин Красноярского края [Хабаков, 1927; Обручев, 1955; Воробьева, Матвеева, 1962]. Ревизия этих материалов привела к выделению двух названных выше родов [Воробьева, Обручева, 1977], которые и описываются ниже.

Род *Pycnoctenion* Vorobyeva et Obrucheva, 1977

Pycnoctenion: Воробьева, Обручева, 1977, с. 90.

Strepsodus (non Young, 1866): Woodward, 1906, p. 16; Хабаков, 1927, с. 303; Обручев, 1954, с. 328; 1955, с. 46; Воробьева, Матвеева, 1962, с. 216; Воробьева, Обручев, 1964, с. 297.

Типовой вид – *Strepsodus siberiacus* Chabakov, 1927.

Диагноз. Рыбы средних или крупных размеров, с циклоидной чешуей, варьирующей по форме и размерам, несущей на внутренней поверхности короткий, либо удлиненный срединный выступ. Скульптура наружной поверхности чешуи в виде переднего (перекрываемого) и заднего секторов радиальных тонких костных гребешков с гладкими, либо бугорчатыми вершинами. Скульптура костей в виде костных бугорков и гребней. Сенсорные каналы на костях черепа открываются многочисленными порами. Клыки крупноскладчатые в основании, микроструктура зуспендонтного типа: складчатость сложная, между складками узкие, либо широкие костные перекладины, полость пульпы заполнена остеоидом. Squamosum (судя по *P. siberiacus*) – единственное, крупное, имеет по верхнему краю две выемки, разделенные медианным выступом. Передняя из них, скорее всего, соответствует спиракулярной вырезке, а задняя несет узкую площадку налегания для extemporale. Судя по конфигурации заднего края и положению сенсорного канала, squamosum широко контактирует с preoperculum, которое занимает слегка наклонное вперед положение. Quadratojugale, соответственно, – низкое. По вырезкам на переднем крае squamosum, jugale высокое по заднему краю, а postorbitale глубоко вдаётся в squamosum. Maxillare далеко не достигает симфиза. Нижняя челюсть (судя по *P. jacuticum*) сравнительно короткая, с симфизной выемкой на переднем крае. Длина челюсти в 4,5 раза превосходит ее высоту. Dentale высокое, несет широкую площадку для налегания крупных симфизных костей; задняя часть кости неозублена, перекрывается quadratojugale. Передний конец челюсти с парой клыкоподобных зубов, равных по величине прекоронаидным клыкам. Имеется глубокая прекоронаидная яма. Cleithrum с невысокой дорсальной и умеренно развитой вентральной ветвями. Clavicula с восходящим отростком, сливается по заднему краю с cleithrum.

Видовой состав. *P. decipiens* (Woodward, 1906); *P. rybinskense* Vorobyeva et Obrucheva, 1977; *P. jacuticum* Vorobyeva et Obrucheva, 1977; *P. siberiacus* (Chabakov, 1927); *P. tuwense* Vorobyeva et Obrucheva, 1977; *P. tuberculatum* Vorobyeva et Obrucheva, 1977; *P. litvinovitschae* Obrucheva et Vorobyeva, 1977; *Pycnoctenion* sp. (Воробьева, Обручева, 1977).

Распространение. Западная Сибирь, Тува, Якутия, Казахстан, возможно, Австралия; турне, виле и намюр, нижний карбон [Воробьева, Обручева, 1977].

Pycnoctenion siberiacus (Chabakov, 1927)

Табл. IV, фиг. 9.

Strepsodus siberiacus: Хабаков, 1927, с. 303–305, табл. 15, фиг. 4, 7, 10; Обручев, 1954, с. 328; 1955, с. 46, табл. 26, фиг. 2; Воробьева, Матвеева, 1962, с. 216, табл. С-27, фиг. 7; Воробьева, Обручев, 1964, с. 297, табл. IV, фиг. 5, 6 (pars).

Pycnoctenion siberiacus: Воробьева, Обручева, 1977, с. 90, табл. IX, фиг. 1–7, рис. 1.

Голотип – утерян (Хабаков, 1927, табл. 15, фиг. 4), чешуя; местонахождение в 5,5 км ниже д. Коп, Минусинская впадина, р. Енисей; верхи быстрянской свиты, нижний карбон.

Неотип – ПИН, № 784/2, squamosum (отпечаток); местонахождение Ильтековка, Северная Минуса, Красноярский край, Россия; надалтайская свита, нижний карбон.

Материал. Кости плечевого пояса (cleithrum и clavicula, отпечатки), ПИН №784/3-4. Чешуя – ПИН, №784/5; местонахождение: Ильтековка, Северная Минуса. Многочисленные чешуи, ПИН, №781/98, 99 и др. из ряда местонахождений в Минусинской впадине, р. Абакан, рч. Камышта, пос. Игрыш; Медведское и Кривенское, рч. Мокруша, прав. берег Енисея; руч. Оскин ключ; Красноярский край, Россия; быстрянская, алтайская и надалтайская свиты, турне, нижний карбон.

Диагноз. Чешуя 0,7–1 см в диаметре, очень тонкая, овальной, округлой, яйцевидной, либо угловатой формы. Центр окостенения совпадает с геометрическим или смещен вперед (табл. IV, фиг. 9). В центре на внутренней поверхности имеется продольное ребрышко, короткое, либо достигающее 1/2 диаметра чешуи. Передний и задний сектора наружной поверхности примерно равных размеров, покрыты радиальными рядами тонких гребешков с остробугорчатыми вершинами. Малые челюстные зубы тонкие, без видимых складок снаружи, слегка загнуты лингвально. Нижняя половина клыков несет широкие, выпуклые продольные гребни, с высоким костным доколом. Боковые ответвления складок дентина от 4 до 8, изредка отмечаются ветви второго порядка (не более двух). Между складками расположены узкие или умеренно широкие костные перекладины. Maxillare невысокое по заднему краю. Скульптура костей на нижней челюсти представлена вытянутыми, анастомозирующими в мелкую сеть костными гребешками, формирующими струйчатый орнамент.

Распространение. Минусинская впадина, Красноярский край, Россия; быстрянская, алтайская и надалтайская свиты, турне, нижний карбон [Воробьева, Обручева, 1977].

Pycnoctenion jacuticum Vorobyeva et Obrucheva, 1977

Pycnoctenion jacuticum: Воробьева, Обручева, 1977, с. 93, табл. X, фиг. 1–4, табл. XI, фиг. 1, рис. 2.

Голотип – ПИН, № 2805/100, нижняя челюсть; местонахождение: левый берег р. Вилюй, в 150 м ниже устья р. Онкучах, Якутия; верхняя часть эмяксинской свиты, нижний карбон.

Материал. Помимо голотипа, около 20 чешуй и изолированные зубы – ПИН, № 2847; типовое местонахождение. 15 чешуй – ПИН, № 2845; местонахождение Эмяксин-Хаята, р. Вилюй, Якутия; эмяксинская свита, нижний карбон.

Диагноз. Чешуи диаметром 10–16 мм, тонкие, округлые, либо овальные. Центр окостенения обычно смещен в заднюю половину. Внутренняя поверх-

ность гладкая либо со срединным длинным выступом, достигающим 1/3 диаметра чешуи. Наружная поверхность сплошь покрыта радиальными гребешками. Свободная поверхность (задний сектор) составляет менее 1/3 общей площади чешуи и скульптурирована тонкими, низкими, слабо извилистыми, слегка ветвящимися и местами прерывистыми ребрышками с гладкой заостренной вершиной, общее число которых не превышает 40. Длина бороздок между ребрышками в 2–2,5 раза превосходят их ширину. Передний, перекрываемый сектор составляет 1/3–1/2 общей поверхности, нечетко обособлен и покрыт тонкими, обычно прямыми гребешками с бугорчатыми вершинами. Малые челюстные зубы загнуты назад, гладкостенные. Клыки в нижней половине (2/3) несут крупные, иногда двойные складки и боковые лезвиевидные канты у вершины. Микроструктура в малых челюстных зубах и клыках сложноветвистая, складчатость эустенодонтного типа: полость пульпы небольшая, заполнена частично остеодинтом; между складками до их конца заходят широкие, многорядные костные перекладины. Maxillaе высокое, длина в 4 раза превышает высоту у заднего полого выпуклого края. Кости скульптурированы мелкими костными бугорками.

Распространение. Местонахождения в Виллюйской синеклизе на рч. Онкучах у Эмяксин-Хаята, Якутия; верхняя часть эмяксинской свиты, нижний карбон [Воробьева, Обручева, 1977].

Pycnoctenion rybinskensis Vorobyeva et Obrucheva, 1977

Pycnoctenion rybinskensis: Воробьева, Обручева, 1977, с. 92, табл. X, фиг. 6.

Голотип – ПИН, № 1741/23, чешуя; местонахождение у д. Малая Камала, сев.-вост. окраина Рыбинской впадины, Красноярский край, Россия; верхи чаргинской – ? низы красногорьевской свит, нижний карбон.

Материал. Помимо голотипа, 18 чешуй – ПИН, № 1741/23а-у, типовое местонахождение.

Диагноз. Чешуи диаметром 13–25 мм, округло-яйцевидной или сердцевидной формы. Центр окостенения совпадает с геометрическим, либо сдвинут вперед. На внутренней стороне ему соответствует короткое продольное ребрышко. Задний сектор с вершиной позади центра окостенения составляет 1/5–1/4 общей поверхности и равен, либо вдвое меньше переднего, покрыт 30–34 слегка извитыми гребешками с гладкими вершинами, иногда прерывистыми или анастомозирующими между собой. Ширина бороздок равна либо в 1,5 раза превышает толщину гребешков. Передний сектор орнаментирован тонкими бугорчатыми гребешками. Секторы разделены зоной струйчато-концентрических гребешков ячеистого орнамента.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, Обручева, 1977].

Замечания. По характеру скульптуры на чешуе сближается с *P. jacuticum*, отличаясь от *P. sibiriacum*

более грубыми гребешками заднего сектора и отсутствием на них бугорков. От *P. jacuticum* отличается, однако, передним положением центров окостенения чешуй, их менее сильным перекрыванием и более толстой чешуей. По числу гребешков на заднем секторе сближается с некоторыми видами *Strepsodus* из отложений нижнего карбона С. Америки.

Pycnoctenion tuwensis Vorobyeva et Obrucheva, 1977

Pycnoctenion tuwensis: Воробьева, Обручева, 1977, с. 94, табл. XI, фиг. 2.

Голотип – ПИН, № 789/2, чешуя; местонахождение: 180 м выше пос. Сейба, правый берег р. Енисей, северо-восточная Тува; суглугхемская свита, турне, нижний карбон.

Материал. Около 20 чешуй и клык, коллекция ПИН, № 782; типовое местонахождение. 10 чешуй в той же коллекции с территории Центральной Тувы, Хербес; суглугхемская свита, турне, нижний карбон.

Диагноз. Чешуи диаметром 30–35 мм, угловатой, округлой, либо яйцевидной формы. Центр окостенения часто сдвинут вперед, на внутренней стороне ему соответствует короткий выступ. Задний сектор составляет 1/4–1/5 поверхности чешуи, покрыт бугорчатыми, слабо извилистыми, иногда ветвистыми гребешками в количестве 30–35. Бороздки между ними вдвое шире гребешков. Передний сектор исходит из центра радиации, составляя до 1/4 поверхности. Гребешки бугорчатые, более тонкие, чем на заднем секторе. Поверхность клыков почти до вершины покрыта выступающими гребешками.

Распространение. Северо-восточная и Центральная Тува, Россия; суглугхемская свита, турне, нижний карбон [Воробьева, Обручева, 1977].

Pycnoctenion tuberculata Vorobyeva et Obrucheva, 1977

Pycnoctenion tuberculata: Воробьева, Обручева, 1977, с. 94, табл. XI, фиг. 6.

Голотип – ПИН, № 2879/3, чешуя; местонахождение в 3 км выше впадения ручья Актма, р. Жиланда, Джебгазган, Улутовский р-н, Карагандинская обл., Центральный Казахстан; яговинский горизонт, средний визе, нижний карбон.

Материал. Около 15 чешуй – ПИН, № 2879; типовое местонахождение.

Диагноз. Крупные чешуи диаметром 1,5–5 см, округлой, овальной или яйцевидной формы. Центр окостенения совпадает с геометрическим, либо несколько смещен вперед или назад. Внутренняя поверхность гладкая либо со срединным выступом, нередко расположенным в задней половине чешуи. Наружная поверхность сплошь покрыта тонкими извилистыми радиальными гребешками с бугорками на вершине. На отдельных чешуях намечаются передний и задний сектора, из которых последний составляет 1/3 общей поверхности. На нем насчитывается 90–100 гребешков. Бугорки на этих гре-

бешках высокие, с заостренной вершиной. Ширина бороздок между гребешками меньше их толщины.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, Обручева, 1977].

Rusnoctenion litvinovitschae Obrucheva et
Vorobyeva, 1977

Rusnoctenion litvinovitschae: Воробьева, Обручева, 1977, с. 95, табл. XI, фиг. 5, 7.

Голотип – МГУ, № 230/21, неполная чешуя; местонахождение на р. Кыпшак, южный борт Тенгизской впадины, Целиноградская обл., Центральный Казахстан; дальненский горизонт, верхний визе, нижний карбон.

Материал. Помимо голотипа, куски породы с единичными чешуями, фрагменты челюсти и зубы – МГУ, № 230; местонахождение Джезгазганский р-н Центрального Казахстана; болеутский горизонт, намюр, нижний карбон.

Диагноз. Чешуи диаметром 2–3 см, овальные или округлые, тонкие. Центр окостенения совпадает с геометрическим и соответствует удлинённому плоскому бугорку на внутренней поверхности. Свободная поверхность (задний сектор) занимает 1/3 площади чешуи и покрыта слегка волнистыми тонкими радиальными гребешками, образованными слившимися бугорками, не превосходящими по ширине бугорки перекрываемой поверхности. Общее число гребешков заднего сектора – около 100. Скульптура нижней челюсти – вытянутые в длину бугорки и короткие гребешки разной толщины, формирующие струйчатый орнамент. Клыки сравнительно тонкие, до 1 см в высоту, с прямыми вершинами. Стенки с уплощенными складками, почти достигающими вершины зуба. Пульпарная полость большая, свободная.

Распространение. Центральный Казахстан; верхний визе и намюр, нижний карбон [Воробьева, Обручева, 1977].

Замечания. Учитывая небольшой объем и недостаточную сохранность материала с Кыпшака, не исключено, что этот вид может оказаться синонимом *P. tuberculatum*. Остатки из Джезгазгана относятся к нему условно (чешуя отличается более удлиненной формой и задним положением центра окостенения), хотя эти различия и могут объясняться разным положением чешуй на теле рыбы.

Rusnoctenion sp.

Материал. Экземпляры – ПИН, № 2842, 2805, фрагмент клыка и около 20 чешуй округлой формы, диаметром до 25 мм, плохой сохранности, открытые преимущественно с вентральной стороны; местонахождение в 1–3,5 км выше устья р. Эстээх, Кемпендяйская впадина у р. Сорос, Якутия; соросская свита, нижний карбон [Воробьева, Обручева, 1977, с. 96, табл. XI, фиг. 3–4].

Замечания. Чешуя отличается от чешуй *P. jacuticum* передним положением центра окостенения, меньшей степенью перекрывания, более тонким орнаментом и частым расположением гребешков на свободной поверхности. От *P. siberiacum* и *P. rybinskense* отличается отсутствием выраженного переднего сектора перекрывания. От *P. litvinovitschae* меньшим (около 50 вместо 100) числом гребешков на свободной поверхности и деталями строения зубов. Фрагмент клыка характеризуется крупной складчатостью основания и гладкой тонкобороздчатой верхней частью.

Под *Propusnoctenion* Vorobyeva et Obrucheva, 1977

Propusnoctenion: Воробьева, Обручева, 1977, с. 96.

Типовой вид – *Propusnoctenion nephroides* Vorobyeva et Obrucheva, 1977.

Диагноз. Относительно крупная, тонкая, округлая чешуя с выемкой на переднем крае, сильно перекрывающаяся. Свободная поверхность покрыта тонкими радиальными, а перекрываемая – орнаментирована концентрическими костными гребешками.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Кара-Тау, Южный Казахстан; кохайская свита, верхний девон [Воробьева, Обручева, 1977].

Замечание. Близок к *Rusnoctenion*, отличаюсь отсутствием радиальных гребешков на перекрываемой поверхности и присутствием выемки на переднем крае чешуи.

Propusnoctenion nephroides Vorobyeva
et Obrucheva, 1977

Propusnoctenion nephroides: Воробьева, Обручева, 1977, с. 97, табл. X, фиг. 5.

Голотип – ПИН, № 789/11, чешуя; местонахождение на сопке Кыл-Джар, северо-западные отроги хребта Кара-Тау, Южный Казахстан; кохайская свита, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, около 20 чешуй – ПИН, № 789; типовое местонахождение.

Диагноз. Чешуя 1,5–4 см в диаметре, округлая, иногда слегка сплюснута росто-каудально. Выемка на переднем крае более или менее глубокая, нередко продолжается желобком на внутренней поверхности, который завершается каудально срединным ребрышком. Центр окостенения сильно смещен назад. Дуга свободной поверхности составляет 1/7–1/4 окружности чешуи. Орнамент – неветвящиеся гребешки с бугорчатыми вершинами (от 40 до 50), разделенные очень тонкими бороздками. Перекрываемая поверхность пересекается концентрическими параллельными тонкими гребешками с гладкими вершинами, огибающими выемку.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, Обручева, 1977].

Отряд *Porolepiformes*

Диагноз. Морфологически представляет консервативную группу и включает небольшое число родов и видов. Мелкие (до 0,5 м) и крупные (свыше 4 м) формы, населявшие континентальные и солоноватоводные водоемы девонского периода. Форма тела вальковатая (рис. 45а). Голова обычно короткая и более или менее широкая (рис. 45б). Высота черепа варьирует. Судя по внешнему облику и тафономии, относятся, скорее всего, к подстерегающим придонным хищникам, по-видимому, обладавшим электрорецепцией. Череп представлен двумя блоками, обладающими слабой подвижностью и гибкостью. Этноид короткий и обычно широкий. Передний край рыла образован парными *rostro-premaxillaria* (RP) или *nasorostro-premaxillaria* (NRP) (рис. 47а). Характерно присутствие между этими костями самостоятельного *rostrale mediale* (Rm) (рис. 45б), пересекаемого этмоидной комиссурой, связующей инфраорбитальные сенсорные каналы. Исходно две наружные ноздри по бокам этмоида, которые могут сливаться в одну общую вырезку, как это имеет место у *Laccognathus* [Vorobyeva, 1980]. Нижнебоковой угол постназальной стенки занят вентролатеральным окном, формирующим эндохоану. У *Laccognathus* сошник имеет экзохоанную вырезку (*fech*) (рис. 48а). Эта вырезка у многих отсутствует ввиду смыкания небных и верхнечелюстных костей, хотя здесь имеются и исключения [Ahlberg, 1991]. Ноздри могут быть связаны маленькой анамнестической костью – *pariodale* (рис. 45б), либо по нижнему краю задней ноздри располагается относительно крупная кость, пересекаемая инфраорбитальным каналом и сопоставимая с *rostrale laterale* остеолепиформов и пандерихтиформов, как это имеет место у *Paraglyptolepis* [Воробьева, 1992, рис. 28]. Носовые капсулы небольшие, приурочены к переднебоковым углам этмоида (рис. 46б, г). Они разделены широкой межносовой областью, вмещающей парную небную яму и переднюю часть мозговой полости, выступающей между короткими ольфакторными каналами. Капсулы дифференцированы продольным рострокаудальным гребнем на латеральной носовой стенке, который слабо развит у примитивных форм, типа *Porolepis* (рис. 46в), напоминая в этом отношении дерминтермедиальный отросток (*pdm*) примитивных *Osteolepiformes* (рис. 46а). Орбитальные вырезки небольшие, приурочены к передней, либо к средней части парietального щита, без склеротики (рис. 45). Топография и число дермальных костей сходно с таковыми у остеолепиформов, особенно у примитивных представителей. Передняя половина парietального щита занята мелкими, многочисленными костями, представленными ростральной, постростральной, носовой и супраорбито-тектальной сериями (рис. 5ж). Наружное пинеальное отверстие отсутствует, хотя в его области может быть крупная пластинка, либо вздутие. Парietальный щит равен по длине, либо короче постпарietального (рис. 47а; табл. VII, фиг. 1). Отмеча-

ется эволюционная тенденция к переднему смещению границы между щитами. В формировании связей переднего и заднего отдельных дермальных щитов крыши участвуют две кости: *parietointertemporale* (Palt) и *postparietosupratemporale* (PpSt) (рис. 5ж, 45б) (связь по типу Y, по [Andrews, 1973]). Судя по голоптихидам, *intertemporale* слито с *parietale*, а *postparietale* – с *supratemporale*. *Postorbitale* короткое, не достигает спиракулярной вырезки. Позади *postorbitale* имеется преспиракулярная пластинка (*Prsp*), связующая щиты и щечную пластину (рис. 45б) и пересекаемая иногда ответвлением надглазничного сенсорного канала. Имеется *extratemporale*, формирующее обычно спиракулярную вырезку. Медианное *extrascapulare* (*Extm*) налегает на боковые *extrascapularia*.

Щечная пластина включает не менее девяти костей, в том числе 3–7 *squamosum*, *preoperculum*, *quadratojugale*, *jugale*, *lacrimale*, *postorbitale* и *prespiraculare*. Позади щечной пластины имеется комплексная кость – *preoperculosubmandibulare* (*Psbm*), пересекаемая мандибулярным сенсорным каналом. Эта кость продолжает дорсально субмандибулярную серию (имеющую до 6–9 пластинок) и располагается между щечной пластиной, нижней челюстью, *suboperculum* и радиобранхиальной серией из трех–пяти лучей (*Rbr*). Гулярная серия представлена парной *gulare laterale*. Медианное *gulare* может отсутствовать (рис. 48б).

Нижняя челюсть широкая (табл. VI, фиг. 9), горизонтально-овальная в поперечном сечении, с более или менее развитым ретроартикулярным отростком. Имеются три короноидных ямы, два–три короноида. Между *dentale* и *infradentalia*, либо на *infradentalia* могут присутствовать более или менее развитые вырезки сенсорных ям, вероятно, связанные с электрорецепцией (рис. 47б). Озубление на *dentale* чаще не достигает симфиза. Передний конец челюсти в симфизной области занят площадкой (табл. VI, фиг. 9) для парасимфизной зубной пластинки, несущей параллельные ряды зубов (реже шагреня), и гомологичной адсимфизной пластинке остеолепиформов и пандерихтиформов. Имеются одна или более симфизных костей между ветвями нижней челюсти и более или менее развитые инфрадентальные фланги. *Prearticulare* может не достигать симфиза. Зубная микроструктура дендродонтного типа [Bystrow, 1939; Schultze, 1969] (рис. 7в). Сенсорная система многоветвистая, представлена замкнутыми каналами, поверхностно расположенными, открытыми бороздами и ямочными линиями. Группы мелких сенсорных пор (предполагаемых электрорецепторов), свойственные остеолепиформам с косминовым покровом, не прослеживаются. Могут присутствовать ответвления сенсорных каналов, пересекающих преспиракулярную пластинку и *extratemporale*. На небной поверхности в широкой межносовой стенке имеется парная небная яма (*fpal*) (табл. VI, фиг. 7; рис. 48а, 49а, б), подразделенная эндокраниальным выступом. Сошники короткие, с низкими озубленными пла-

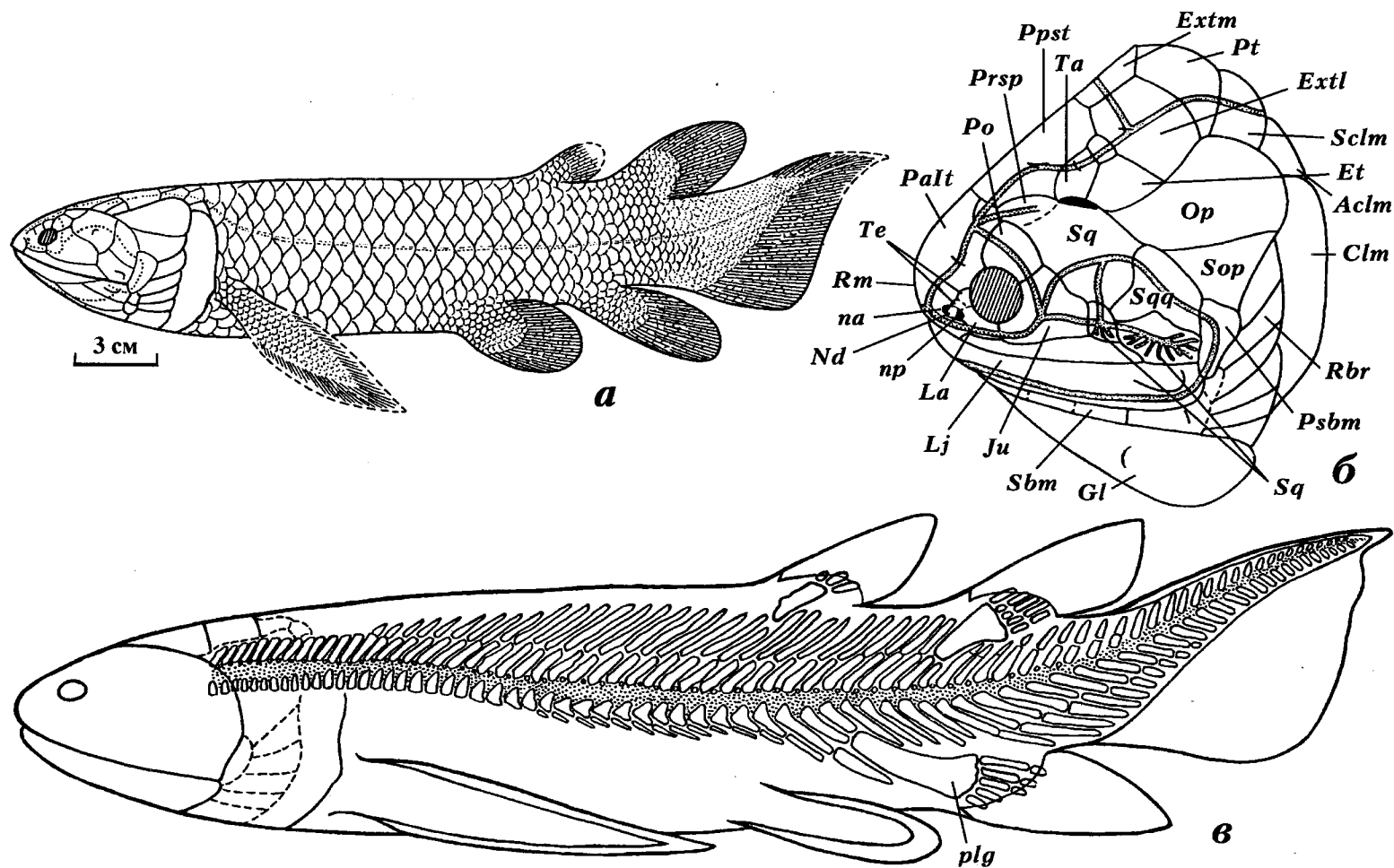


Рис. 45. *Holoptychius flemingi* Agassiz, 1839: а – общий вид, б – череп сбоку, в – эндоскелет (модифицировано [Jarvik, 1948, 1972])

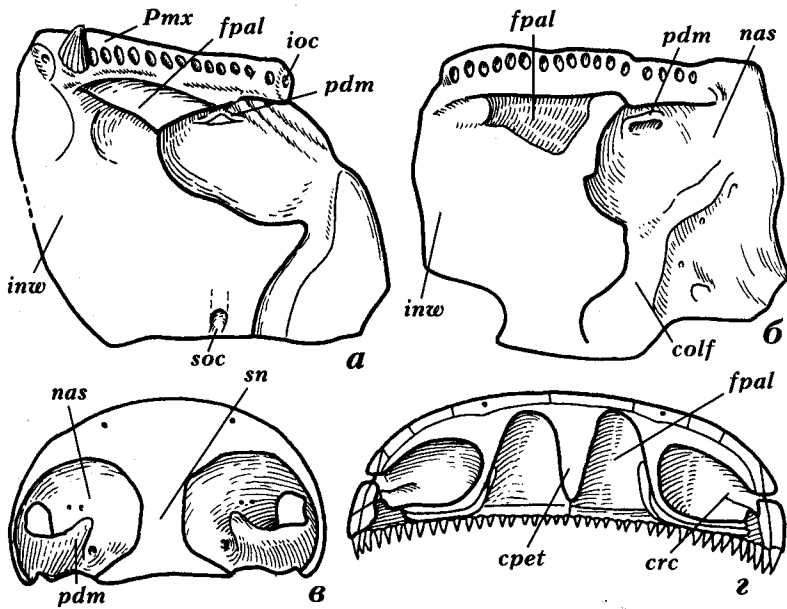


Рис. 46. Вид на этмоид с небной поверхности и на носовую капсулу сзади у Rhipidistia: а, б – примитивное (а – *Gyroptychius*; б – *Porolepis*); в, з – продвинутое (в – *Eusthenopteron*, з – *Holoptychius*) состояния (модифицировано: а – [Воробьева, 1992]; б – [Kulczycki, 1960]; в, з – [Jarvik, 1942]). Схема

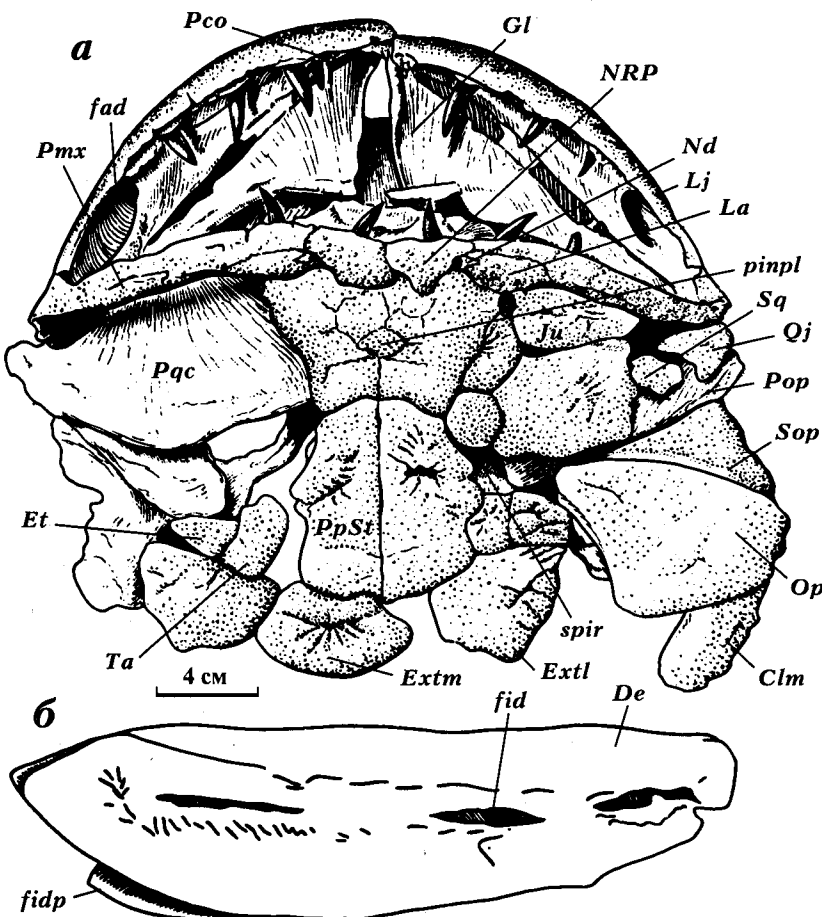


Рис. 47. *Laccognathus panderi* Gross, 1941. Лектотип – ПИН, № 3547/6. Местонахождение Лодде, Латвия; гауйские слои, фран, верхний девон. Череп: а – крыша сверху, б – нижняя челюсть латерально [Vorobyeva, 1980]

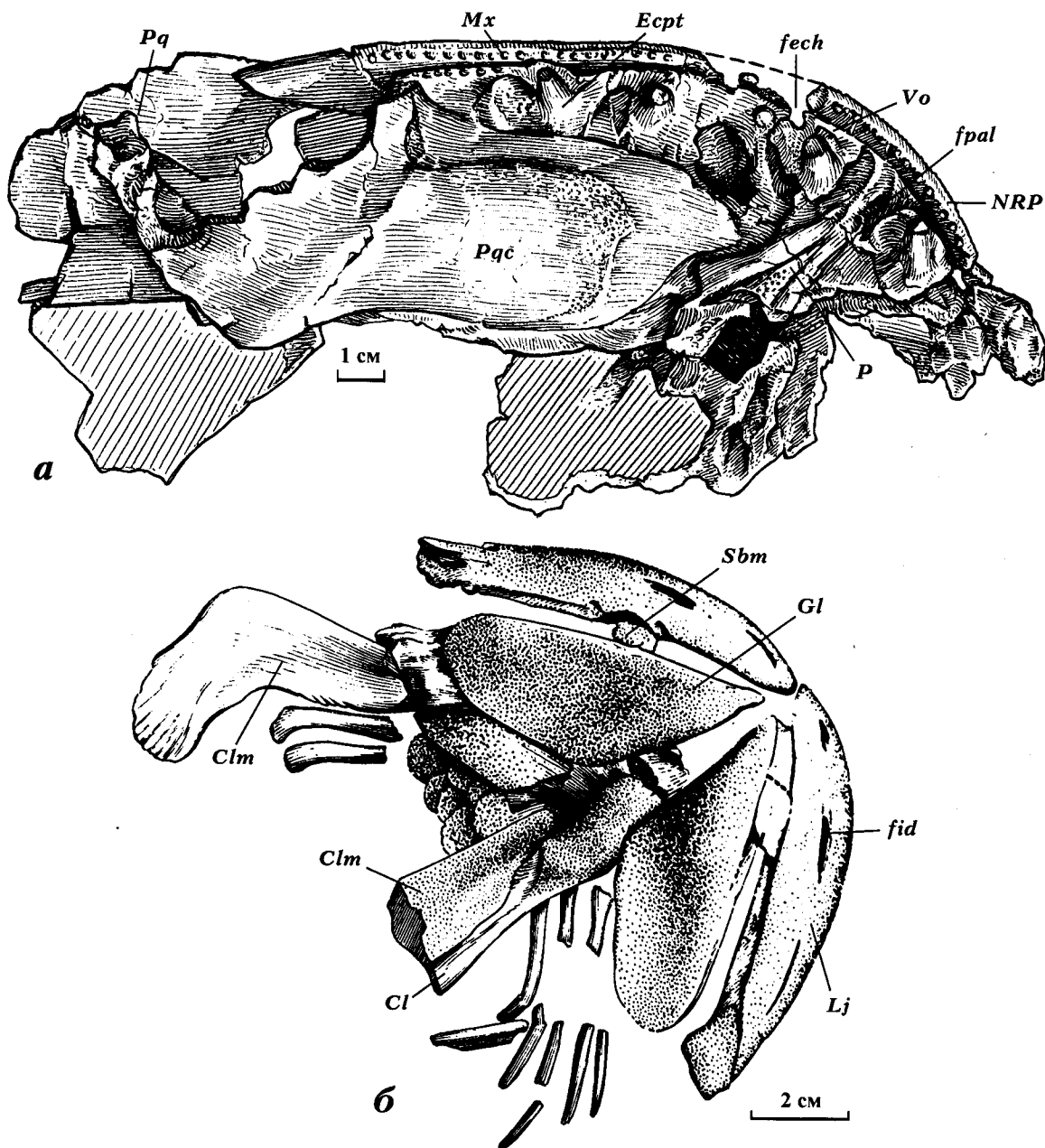


Рис. 48. *Laccognathus panderi* Gross, 1941. Экз. – ПИН, № 3547/5 (а), лектотип – ПИН, № 3547/6 (б). Место-нахождение Лоде, Латвия; гауйские слои, фран, верхний девон. Череп: а – небная поверхность, б – вентральная поверхность [Vorobyeva, 1980]

стинами, без задних отростков, не контактируют между собой. Парасфеноид короткий и широкий, не достигает этмоидной области и не связан с сошниками (рис. 48а); озубление на парасфеноиде представлено длинным срединным гребнем, покрытым однорядно расположенными крупными дентиклями, либо полем шагрени разной протяженности. Имеется одна пара *dermopalatinum*, озубление по наружному краю которого продолжает озубление на сошниковой пластине. Небная пластина на *premaxillare* не развита.

Palatoquadratum без тригеминальной вырезки, крепится впереди апикальным отростком в глубокой сочленовной ямке на небной поверхности этмоида и к развитому базиптеригоидному отростку [Andrews, 1973]. Судя по гистологическим срезам, небо-квадратный комплекс у *Glyptolepis* сливается с этмосфеноидом в 3–4-х местах, обеспечивая неподвижность черепной системы [Jarvik, 1972]. Гипобранхиальный аппарат характеризуется отсутствием сублингвального стержня [Jarvik, 1954], единственным базибранхиальным элементом, укороченными гио-

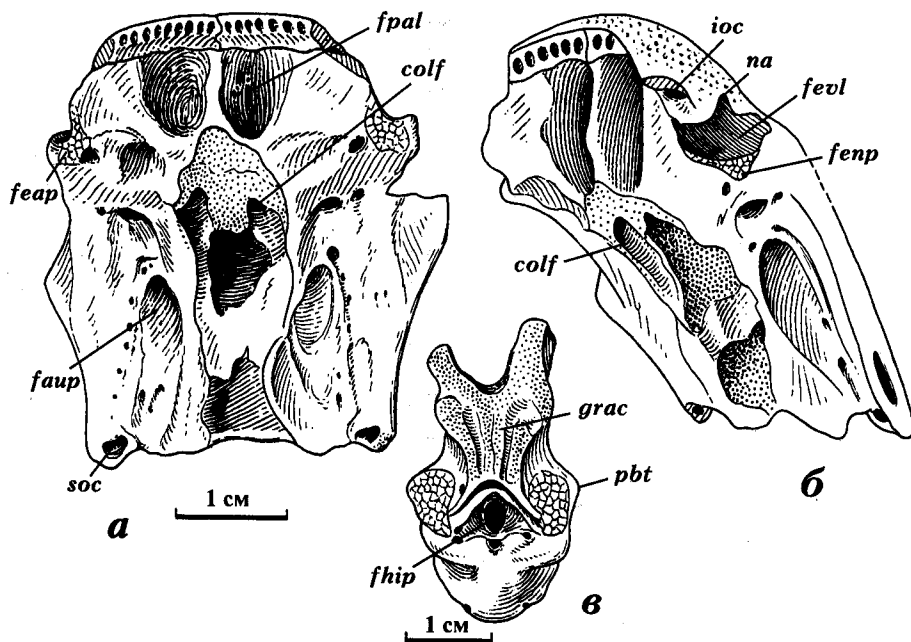


Рис. 49. *Paraglyptolepis karksiensis* Vorobyeva, 1986. Голотип – GI, Pi 1630 (а, б); экз. – GI, Pi 1631 (в). Местонахождение Каркси, Эстония; буртниекие слои, средний девон. Этмосфеноидный отдел черепа: а – вентрально, б – вентролатерально, в – вид спереди на сочленовные поверхности базиптеригоидных отростков [Воробьева, 1987]

хиале и удлинённым урохиале [Moy-Thomas, Miles, 1971; Jarvik, 1972]. Гиомандибула закрытого типа, пронизана гиомандибулярным каналом [Jarvik, 1980]. В ротовой полости прослеживаются многочисленные мелкие бранхиальные пластинки [Bjerring, 1967].

Позвоночный столб включает нерасчленённую нотохорду. Позвонки могут быть представлены плевро- и интрацентрами, невральными дугами и гемальными отростками (рис. 45в). Ребра и кольцевидные позвонки отсутствуют [Andrews, Westoll, 1970b] (не окостеневали). Два дорсальных и анальный плавники с мясистыми лопастями, либо без них, хвостовой – гетероцеркный с развитой гипохордальной лопастью (рис. 45а, в). Грудные плавники с более или менее длинной лопастью, расположены высоко на теле. Скелет второго спинного и анального плавников представлен базальными пластинками и рядами сегментированных дистальных радиалий, к которым крепятся многоветвистые лепидотрихии. Базальные чешуи обычно отсутствуют. Эндоскелет грудного плавника, частично известный у *Glyptolepis groenlandica* [Jarvik, 1972], относится к бисериальному архиптеригию, будучи представлен, по крайней мере, четырьмя – семью мезомерами, из которых проксимальный соответствует humerus (рис. 10ж). Последний причленяется к выступающей (выпуклой) головке скапулоракоида, сближаясь в этом отношении с дипноями и принципиально отличаясь от остеоплепиформов и пандерихтиформов, где гленоидная поверхность для humerus вогнутая. Экзоскелет плечевого пояса состоит из того же набора костей, что и у остеоплепиформов: posttemporale, supracleithrum, anocleithrum, cleithrum и clavicula. Posttemporale не контактирует с медианным extrascapulare. Supracleithrum вариабельно по форме, иногда чешуеобразное. Clavicula со стержневидным восходящим отростком (рис. 48б), который перекрывается дорсолатеральной пор-

цией cleithrum. Cleithrum с длинной треугольной вентральной ветвью, без отростка на переднем крае вертикальной ветви, входит в борозду на заднем крае clavicula [Jarvik, 1944b]. Иногда имеется interclavicula [Jarvik, 1972]. Скапулоракоид крепится с cleithrum одной подошвой (рис. 8в).

Покровные кости и чешуи могут быть покрыты сплошным слоем крупнопористого космина с линейным расположением пор, либо отдельными дентинновыми образованиями, под которыми имеются генерации предшествующих кожных зубов (рис. 11а, б). Космин на покровных костях и чешуе может также полностью отсутствовать (табл. VI, фиг. 10). Чешуя ромбическая у форм с косминовым паркетом (табл. VI, фиг. 1–4) и округлая у более продвинутых форм, где она несет изолированные кожные зубы либо костную скульптуру из бугорков и гребней (табл. VI, фиг. 5, 6, 10). Внутренняя поверхность в первом случае с продольным срединным гребнем, во втором – гладкая.

Состав. Два семейства: Porolepididae Woodward, 1891; Holoptychiidae Owen, 1860.

Семейство Porolepididae Woodward, 1891

Типовой род – *Porolepis* Woodward, 1891

Диагноз. Рыбы мелких или средних размеров, не превышающие в длину 1 м, с сильной нижней лопастью гетероцеркного хвоста. Имеют относительно низкий и длинный этмосфеноидный отдел: длина его примерно в 2,5 раза может превышать высоту на уровне базиптеригоидного отростка. Parietalный щит полностью покрывает крышу этмосфеноида и в 1,2–1,5 раза длиннее постпариетального. Передняя и задняя ноздри широко расставлены. Передняя может занимать относительно дорсальное положение над

передним краем слезно-челюстной выемки, видна сверху. Задняя низко расположена, образует вырезку в переднем крае *lacrimalе*, сближена с инфраорбитальным сенсорным каналом и не связана с глазницей. Имеется экзохоанальная вырезка, продолжающаяся вентрально вентролатеральное окно на постназальной стенке [Jarvik, 1972, fig. 9B]. Орбиты небольшие в дорсолатеральном положении, расположены в передней половине парietального щита, видны частично сверху. Пинеальному органу может соответствовать небольшая выпуклость в посторбитальном отделе щита. Швы между костями крыши обычно неразличимы в связи с присутствием косминового паркета. В случае удаления этого слоя видно, что посторбитальная серия состоит из многочисленных мелких элементов, назальная – из 5–6 костей, протяженность назо-ростральной серии составляет более 1/2 длины щита, достигая пинеальной области. Postorbitale длинное, образует задний край орбиты. Преспиракулярная пластинка и *extratemporalе* длинные, образуют край спиракулярной вырезки, отделяя от нее *tabulare*. *Prespiraculare* без сенсорного канала. *Operculum* крупное. Передняя небная яма более или менее глубокая с толстым эндокраниальным дном. Нижняя челюсть высокая (длина в 3,5–5 раз больше высоты), без сенсорных вырезок на наружной поверхности. Симфизные кости небольшие. Имеются два–три короноида. Прекороноидная яма большая. Ретроартикулярный отросток развит слабо. *Prearticulare* на уровне прекороноида может иметь косминовый покров, либо несет шагреня, достигает симфиза. *Spleniale* выдается из-под *prearticulare* в виде узкого инфрадентального фланга. Симфиз образован *mentomandibulare* и *dentale*. Парасимфизная площадка узкая, вытянута позади симфиза. *Gularia lateralia* перекрывают друг друга. Имеются одна–две *gularia medialis*. Супраптеригоидный и связующий отростки развиты умеренно. Тело покрыто ромбической чешуей, на внутренней поверхности которой развит массивный продольный сочленовный выступ. Чешуя и дермальные кости покрыты слоем крупнопористого космина, образованного паркетом кожных зубов с уплощенной вершиной [Gross, 1966] (рис. 11а). Под паркетом прослеживаются две–три генерации дентиновых зубов с закругленной вершиной. Наружная свободная поверхность чешуи гладкая, либо скульптурирована тонкими ребрышками. Наружная поверхность зубов несет крупные уплощенные складки, разделенные тонкими бороздами. Дендродонтная складчатость зубов сравнительно простая. Полость пульпы свободная. Поры сенсорных каналов крупные, расположены в один либо много рядов. Присутствие дополнительных сенсорных каналов на костях черепа не наблюдается.

Состав. *Porolepis* Woodward, 1891; *Heimenia* Ørvig, 1969.

Распространение. Шпицберген, Канада; Прибалтика, Россия, ? Вьетнам; нижний–средний девон.

Замечания. Род *Porolepis* имеет широкое распространение в нижнем–среднем девоне многих материков и стран, будучи представлен обычно

фрагментарными остатками и чаще чешуей. Известные многочисленные фрагментарные остатки большей частью несопоставимы на видовом уровне. В этой связи диагноз семейства носит компилятивный характер и основывается на наиболее полно описанных трех видах из нижнего девона Шпицбергена: *P. spitsbergensis*, *P. elongata*, *P. brevis* [Jarvik, 1942, 1972]. Род *Heimenia* известен из нижнего или среднего девона западного Шпицбергена и, вероятно, имеется в Канаде. Он отличается от *Porolepis* гребенчатой скульптурой косминового слоя на чешуе и его микростроением [Ørvig, 1969].

Род *Porolepis* Woodward, 1891

Gyrolepis: Kade, 1858, с. 10 (pars)

Gyroptychius: Kade, 1858, с. 10 (pars)

Porolepis: Woodward, 1891b, p. 8; Stensiö, 1922, p. 1250; Gross, 1933b, S. 43; 1936b, S. 130; 1941, S. 8; 1942, S. 143; 1956, S. 66; Обручев, 1938, с. 40; 1939, с. 292; Holmgren, Stensiö, 1936, p. 356; Берг, 1940, с. 152; 1955, с. 92; Jarvik, 1942, p. 353; 1972, p. 15; Кондратьева, Обручев, 1955, с. 1075; Ørvig, 1957, p. 370; Bystrow, 1959, p. 60; Kulczycki, 1960, p. 67; Воробьева, 1963, с. 86; Воробьева, Обручев, 1964, с. 288.

Типовой вид – *Porolepis posnaniensis* Woodward, 1891.

Диагноз. См. диагноз семейства.

Видовой состав. *P. posnaniensis* (Kade, 1858); *P. siegensis* Gross, 1936; *P. hefteri* Gross, 1936; *P. spitsbergensis* Jarvik, 1942; *P. brevis* Jarvik, 1942; *P. elongata* Jarvik, 1942; *P. uralensis* Kondratyeva et Obruchev, 1955; *P. kureikensis* Vorobyeva, 1963; *P. taymirica* Vorobyeva, 1963.

Распространение. Шпицберген, Латвия, Литва, Германия (Рейнская область, Мезериц), Польша, Россия (Саратовская область, Урал, Сибирская платформа, Таймыр), ?Вьетнам; нижний – средний девон.

Замечания. Наиболее полные остатки в виде целых черепов, отдельных костей черепа и плечевого пояса, принадлежащие *P. spitsbergensis*, *P. elongata* и *P. brevis* из отложений нижнего девона Шпицбергена, детально описаны Э. Ярвиком [Jarvik, 1972]. На территории России и сопредельных стран (Прибалтика) остатки этого рода очень фрагментарны. Преобладают чешуи, которые часто встречаются в нижне- и среднедевонских отложениях и упоминаются в сводках как *Porolepis* sp. По остаткам плечевого пояса из Рейнской области (верхний зиген – нижний эмс) В. Гроссом [Gross, 1936b] выделены два вида – *P. siegensis* и *P. hefteri*. Для первого описаны также передняя половина нижней челюсти снаружи и передняя часть *operculum*. М.Г. Кондратьевой и Д.В. Обручевым [1955] на основе чешуи выделен *P. uralensis* из отложений среднего девона Урала (руководствуясь здесь часто стратиграфическим принципом). Более или менее диагностируемой формой является *P. posnaniensis*, описанный В. Гроссом [Gross, 1933b] из пород среднего девона Прибалтики, к ко-

торому Ю. Кульчицкий отнес условно *Porolepis* из нижнего девона Польши [Kulczycki, 1960]. Для последнего он дал подробное описание этмоида, фрагментов нижней челюсти, зубов и чешуи. Эти данные, равно как и описания А.П. Быстрова [Bystrow, 1939, 1959] и Т. Орвига [Ørvig, 1957] микроструктуры чешуи и зубов, использованы при составлении диагноза семейства.

Porolepis posnaniensis (Kade, 1858)

Porolepis posnaniensis: Woodward, 1891b, p. 8, pl. II, fig. 6–10; Gross, 1933b, S. 43; 1956, S. 66, Abb. 53–56.

Голотип – BMNH, № неизвестен (коллекция А. Вудворда), чешуя, местонахождение Шпицберген; нижний девон [Woodward, 1891b].

Материал. Помимо голотипа, чешуя этого вида хранится во многих музеях Европы. Крупные остатки, условно отнесенные Ю. Кульчицким к ? *P. posnaniensis* [Kulczycki, 1960], скорее всего, не принадлежат этому виду.

Диагноз. По переднему краю свободной наружной поверхности чешуи расположены короткие, продольные ветвящиеся гребешки. Между ними и позади них поверхность чешуи пронизана округлыми отверстиями пор, расположенными продольными рядами на расстоянии 1–2 мм. Свободная поверхность отделена от перекрываемой глубокой бороздой.

Распространение. Шпицберген, Рейнская область, ? Прибалтика; нижний девон [Воробьева, 1963].

Замечания. Вероятно, к этому виду относится чешуя из салацкой свиты Латвии и стоникшкяйской свиты Литвы [Karatajute-Talimaa, 1960]. По орнаменту скульптуры вид сближается с родом *Heimenia* из нижнего девона Шпицбергена [Ørvig, 1969], особенно в случаях, когда гребешки на чешуях занимают большую часть ее наружной поверхности. В частности, чешуя из Вьетнама (табл. VI, фиг. 4) может принадлежать либо этому виду, либо *Heimenia*.

Porolepis kureikensis Vorobyeva, 1963

Табл. VI, фиг. 1–2

Porolepis kureikensis: Воробьева, 1963, с. 86, табл. I, фиг. 6, рис. 2–6.

Голотип – ПИН, № 1489/9, левая половина нижней челюсти; местонахождение левый берег р. Курейки, обнажение 53, Восточная Сибирь, Россия; курейская свита, нижний девон.

Материал. Помимо голотипа, из типового местонахождения происходят правая половина и шесть фрагментов нижних челюстей – ПИН, № 1489/16–19; задняя, большая часть переднего щита черепной крыши – ПИН, № 1489/22; кости жаберной крышки – ПИН, № 1489/23–26; боковое *gulare* – ПИН, № 1489/29; плечевые кости (*cleithrum*) – ПИН, № 1489/11–13; *parietointertemporale* – ПИН, № 1489/30; две *preoperculum* и *submandibulare* – ПИН, №

1489/27–28; чешуя. Фрагменты покровных костей черепа и чешуя происходят из местонахождений на р. Котуй и ее притоке – р. Сиды, ПИН – №927, а также неописанные чешуи и фрагменты из той же коллекции – р-н Норильска (гора Зуб Маркшейдерский и Черная Горка); курейская и разведочнинская свиты, нижний девон.

Диагноз. Рыбы не менее 1 м длиной, длина известной нижней челюсти – около 16 см. Чешуя от 4 до 15 мм длиной и от 2,5 до 9 мм высотой, ромбической или округло-ромбической формы. На границе свободной и перекрываемой поверхности по верхнему краю чешуи, вдоль космонового паркета прослеживается полоска отдельных дентиновых бугорков (табл. VI, фиг. 1–2) с вдавленными и направленными назад заостренными вершинами. Длина нижней челюсти в 4,5–5 раз превосходит наибольшую высоту ее средней части. Преколонидная яма глубокая, вытянута в длину [Воробьева, 1963]. Зубной ряд на *dentale* длинный, почти достигает уровня симфиза. Парасимфизная пластинка, по всей видимости, маленькая. Шагреновое поле на *prearticle* достигает уровня переднего края преколоноида. Имеется небольшой ретроартикулярный отросток. *Dentale* невысокое впереди, не достигает заднего конца челюсти и не контактирует с *quadratejugale*. Поры сенсорного мандибулярного канала крупные, обычно расположены в один ряд. Наружная поверхность клыков у оснований несет широкие выпуклые гребни, разделенные глубокими бороздами. Длина боковой гулярной пластинки вдвое превосходит ширину. Имеется короткая медианная гулярная пластинка. *Cleithrum* с развитой выемкой по заднему краю; восходящая и горизонтальная его ветви примерно равной протяженности.

Распространение. Сибирская платформа (рр. Курейка, Котуй, Сиды, окрестности Норильска); курейская и разведочнинская свиты, нижний девон [Воробьева, 1963].

Замечания. Несмотря на фрагментарность остатков, вид достаточно хорошо диагностируем. Отличается от *P. posnaniensis* скульптурой чешуи (присутствием дентиклей); от *P. siegensis* и *P. hefteri* [Gross, 1936b, Pl. 8, Fig. 1–3] – формой *cleithrum* (более развитой вентральной ветвью); от *P. siegensis* – также меньшей высотой нижней челюсти. От спицбергенских видов отличается однорядным расположением сенсорных пор на нижней челюсти и некоторыми деталями ее строения. От *Porolepis* ? *posnaniensis* из нижнего девона Польши – строением стенок клыков: у этого вида стенки несут плоские гребни, которые достигают вершины клыка и разделены тонкими бороздками [Kulczycki, 1960].

Porolepis taimyrica Vorobyeva, 1963

Табл. VI, фиг. 3

Porolepis taimyrica: Воробьева, 1963, с. 91, табл. I, фиг. в, рис. 8.

Голотип – ПИН, № 1925/1, задняя часть левой нижней челюсти; местонахождение ниже течения р.Тареи, правый берег каньона, центральный Таймыр; курейская – разведочнинская свиты, нижний девон.

Материал. Помимо голотипа, фрагмент со скульптурой, чешуи и клык – ПИН, № 1925/1а, б, типовое местонахождение.

Диагноз. Чешуя 5–9 мм длиной, удлинненно-ромбической формы, пронизана вытянутыми в длину порами. На границе свободной и перекрываемой частей наружной поверхности по верхнему, нижнему и переднему краям чешуи имеются дентиновые бугорки с вдавленной, заостренной и направленной назад вершиной. Dentale высокое впереди и достигает заднего конца челюсти, принимая участие в формировании площадки для перекрывания quadratojugale. Мандибулярный сенсорный канал открывается множеством мелких пор, расположенных многорядно. Клыки несут крупные выпуклые ребра, разделенные глубокими бороздами.

Распространение. Центральный Таймыр, бассейн р. Тареи; курейская и разведочнинская свиты, нижний девон [Воробьева, 1963].

Замечания. Вид близок к *P. kureikensis* по скульптуре чешуи и по внешнему облику зубов, но отличается по морфологии нижней челюсти (dentale высокое и перекрывается quadratojugale), а также многорядностью расположения сенсорных пор на челюсти.

Семейство *Holoptychiidae* Owen, 1860

Типовой род – *Holoptychius* Agassiz, 1839.

Диагноз. Рыбы крупных размеров (от 1 до 4 м) с относительно высоким и укороченным этмосфеноидом: длина его примерно в 2 раза превышает высоту на уровне базиптеригоидных отростков. Parietальный щит не покрывает полностью крышу этмосфеноида и равен по длине или короче постпариетального. Положение передней и задней ноздри относительно друг друга варьирует у разных родов. Задняя ноздря расположена относительно высоко от края рыла, чуть ниже передней, отделена, либо сближена с ней, подчас открываясь общим выводным отверстием. У некоторых видов (*Glyptolepis groenlandica*) прослеживается борозда, соединяющая заднюю ноздрю с орбитой [Jarvik, 1972, fig. 7B]. Экзохоанальная вырезка прослеживается лишь у некоторых форм (*Laccognathus*) (рис. 48а). Орбиты маленькие или средних размеров, дорсально, либо латерально расположены в передней или средней половине париетального щита. Имеется иногда крупная пинеальная пластинка в межорбитальной области, позади постростральной серии, состоящей из многих мелких элементов. Протяженность назо-постростральной серии составляет 2/3 и более длины щита. Postorbitale, prespiraculare и extratemporale короткие. Prespiraculare может пересекаться ветвью надглазничного сенсорного ка-

нала. Extrascapulare и tabulare обычно участвуют в формировании спиракулярной вырезки. Число submandibularia, radiobranchiostegalia и нижних squamosum варьирует. Operculum обычно небольшое. Передняя небная яма мелкая или глубокая, может быть с тонким эндокраниальным дном. Нижняя челюсть широкая, умеренно высокая: длина в 5–6 раз превышает высоту, может иметь глубокую выемку на переднем крае, свидетельствующую о присутствии крупных симфизных костей. Наружная поверхность часто с крупными, либо небольшими вырезками на границе dentale с infradentalia или в швах между infradentalia. Имеются три короноида. Размеры прекороноидной ямы и ее положение в отношении переднего конца челюстей варьируют. Степень развития ретроартикулярного отростка также варьирует. Prearticulare несет шагреневое поле, может не достигать симфиза. Spleniale и post-spleniale формируют передний (иногда широкий) инфрадентальный фланг. Симфиз образован mento-mandibulare. Зубной ряд на dentale обычно не достигает переднего конца челюсти, который занят расширенной площадкой для парасимфизной озубленной пластинки, нависающей над симфизом. Gularia lateralia варьируют по ширине, контактируют по срединному шву либо налегают одно на другое. Gulare mediale отсутствуют. Супраптеригоидный отросток более или менее развит, нередко с синхондрозной выстилкой. Связующий отросток этмосфеноида массивный. Тело покрыто округлой чешуей с гладкой внутренней поверхностью. Сплошной косминовый покров отсутствует. Скульптура костей и чешуи – косминовые дентикли, либо костные бугорки и гребни. Наружная поверхность зубов чаще тонкобороздчатая (табл. VI, фиг. 8). Тип складчатости – сложнодендродонтный. Полость пульпы заполнена остеодентином (рис. 7в). Сенсорная система многоветвистая, поверхностно расположенная, наряду с многочисленными порами имеются открытые сенсорные борозды. Сенсорные каналы могут заходить в extratemporale и maxillare.

Состав. *Glyptolepis* Agassiz, 1844; *Laccognathus* Gross, 1941; *Holoptychius* Agassiz, 1839; *Paraglyptolepis* Vorobyeva, 1987; *Quebecius* Schultze et Arsenault, 1987; *Duffichthys* Ahlberg, 1992; *?Hamodus* Obruchev, 1933; *?Ventalepis* Schultze, 1980; *Nasogulakus* Schultze, 2000.

Распространение. Шотландия, Восточная Гренландия, Новая Земля, Норвегия, Прибалтика, С. Америка, северо-западные р-ны России; средний-верхний девон.

Замечания. Из перечисленных родов с территории России и сопредельных стран (Прибалтика) известны роды *Glyptolepis*, *Laccognathus*, *Holoptychius* и *Paraglyptolepis*. Положение *Hamodus* и *Ventalepis* в этом семействе проблематично.

Род *Glyptolepis* Agassiz, 1844

Glyptolepis: Agassiz, 1844; Whiteaves, 1881, p. 32; 1883, p. 162; 1889, p. 77; Traquair, 1890, p. 17; Wood-

ward, 1891a, p. 336; Eastman, 1907, p. 17; 1908, p. 238; Kiaer, 1915, p. 46; Hay, 1929, p. 674; Gross, 1933b, S. 46; 1936b, S. 151; 1941, S. 9; Bystrow, 1939, p. 299; Обручев, 1941, с. 39; Ørvig, 1957, p. 367; Воробьева, Обручев, 1964, с. 289; Jarvik, 1950a, p. 10; 1966, p. 77; 1972, p. 19; 1980, p. 250; Gardiner, 1966, p. 89; Thomson, 1966, p. 2; Воробьева, Лярская, 1968, с. 71; Schultze, Arsenault, 1987, p. 2353; Dineley, Loeffler, 1993, p. 124; Lebedev, 1995b, p. 363; Cloutier, Schultze, 1996, p. 267; Vorobyeva et al., 1997, p. 81.

Типовой вид – *Glyptolepis leptoptera* Agassiz, 1844.

Диагноз. Вальковатое тело длиной от 1 до 2 м. Спинные плавники сближены между собой и с хвостовым, противостоят брюшному и анальному. Хвостовой плавник с длинной, тонкой эпихордальной и широкой гипохордальной лопастями. Второй спинной и анальный плавники примерно равных размеров. Первый спинной плавник немного меньше второго, с зачаточной мясистой лопастью. Второй спинной и анальный – без мясистых лопастей. Грудные плавники с относительно короткой закругленной лопастью. Голова с уплощенной крышей и закругленным рылом составляет около 1/5 длины тела. Наибольшая ширина черепа между дистальными концами нижней челюсти в 1,3–1,4 раза превосходит его длину. Череп высокий по заднему краю. Вырезки передней и задней ноздри относительно далеко отстоят друг от друга. Lacrimale несет на переднем конце вырезку для задней ноздри, от которой тянется по lacrimale борозда к глазнице, сопоставляемая со слезно-носовым протоком [Jarvik, 1972]. Передний край рыла образован парными naso-rostro-premaxillaria, в состав которых, наряду с rostrale laterale, могло входить rostrale mediale, несущее этмоидную комиссуру. Parietальный щит короткий, составляет 1/3 (*G. groenlandica*), либо около 1/2 (*G. leptopterus*) длины постпариетального. Орбиты средних размеров расположены латерально в передней, либо средней части щита. Ширина крыши между орбитальными вырезками примерно равна длине щита. Внутреннее пинеальное отверстие находится на уровне посторбитальных углов, наружному соответствует пинеальная пластинка. Имеются два-три supraorbitalia. Postorbitale относительно длинное, достигает границы между щитами, длина вдвое превосходит высоту. Prespiraculare небольшое (втрое меньше postorbitale), как и extratemporale, без сенсорного канала. В щечной пластине три squamosum. Верхнее – крупное, вместе с tabulare и extratemporale участвуют в формировании спиракулярной вырезки. Preoperculum перекрывает четыре radiobranchiale, занимает латеральное положение и контактирует с девятым submandibulare. Gulare mediale отсутствует. Gularia lateralia удлиненной формы, узкие по заднему краю. Operculum и suboperculum примерно равных размеров, невысокие: длина почти вдвое превосходит высоту. Озубленная зона на парасфеноиде короткая, далеко не достигает уровня сошников. Передняя небная яма относительно большая, срединный эндокраниальный выступ хорошо развит. Небо покрыто многочисленными мелкими зубными пла-

стинками [Jarvik, 1972, fig. 30]. Нижняя челюсть не имеет наружных вырезок между dentale и infradentalia. Передний конец челюсти сильно утолщен, формирует широкую парасимфизную площадку между передним концом dentale и prearticulare. Парасимфизная пластина могла нести шагреневые зубы. Прекоронаидная яма небольшая, неглубокая. Передний инфрадентальный фланг широкий. Симфиз средних размеров. Симфизные кости могут быть крупными. Ретроартикулярный отросток не развит. Клыки со слабо сплюснутыми, слегка загнутыми вершинами, округлым сечением в основании имеют боковые гребни. Микроструктура сложнодентонного типа. В брахиальном скелете – четыре жаберных дуги. Имеется interclavicula. Вертикальная и горизонтальная ветви cleithrum примерно равной длины, последняя может иметь двойной состав. Эндоскелет первого спинного плавника с базальной пластинкой, к которой крепятся один-два ряда radialia, поддерживающие лепидотрихии. В основании второго спинного плавника находится одна базальная пластинка, поддерживающая ветвящиеся лепидотрихии. В бисериальном эндоскелете грудного плавника не менее 4-х удлиненных мезомеров. Базальные чешуи в основании плавников отсутствуют. Чешуя сравнительно тонкая, округлая, средних размеров. Свободная треть ее поверхности (как и у *Quebecius*) орнаментирована продольными, тонкими ветвящимися косминовыми гребнями (табл. VI, фиг. 5, верхний ряд), которые часто прерываются и иногда раздваиваются. Скульптура покровных костей черепа в виде кожных зубов с притупленными вершинами. Сенсорные каналы открываются многочисленными порами, сенсорные борозды не прослеживаются.

Видовой состав. *G. leptoptera* Agassiz, 1844; *G. groenlandica* Jarvik, 1972; *G. paucidens* (Agassiz, 1844); *G. baltica*, Gross, 1936; *G.? Remota* Obuchev, 1941; *G.? dellei* [Gross, 1942].

Распространение. Восточная Гренландия, Новая Земля, Шотландия, Земля Элсмера, С. Америка, Россия, Прибалтика; средний – верхний девон.

Замечания. Этот род имеет широкое распространение, но в большинстве случаев его виды представлены лишь изолированной чешуей, по которой их трудно диагностировать. Поэтому диагноз рода основан большей частью на *G. groenlandica* и *G. leptoptera*, для которых известны общая форма тела и многие детали строения черепа и посткраниального скелета [Jarvik, 1972]. Ниже дается диагноз двух видов с территории России и сопредельных стран: *G. baltica*, у которого известны, помимо чешуи, остатки черепа и плечевого пояса, и *G.? dellei*, выделенного на основе парасимфизной спирали [Lebedev, 1995b]. Близким к *Glyptolepis* является, возможно, род *Quebecius* [Schultze, Arsenault, 1987], который обладает рядом отличий от других голоптихий в строении плавников.

Glyptolepis baltica Gross, 1936

Табл. VI, фиг. 5

Glyptolepis sp.: Gross, 1933a, S. 46, табл. VI.

Glyptolepis baltica: Gross, 1936b, S. 151, Fig. 3, 8; 1941, S. 9, Fig. 1–5; 1957, Pl. 6, Fig. 1, 2; Ørvig, 1957, Fig. 4B; Jarvik, 1972, p. 120.

? *Glyptolepis baltica*: Воробьева, Лярская, 1968, с. 78, табл. XI, фиг. 8; Vorobyeva et al., 1997, p. 81, pl. I, fig. 5.

Голотип – MB, f. 282, верхняя бо́льшая часть клавикулы; местонахождение Эрмани на р. Аа, Латвия; гауйские слои, фран, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, 7 фрагментов нижней челюсти MB, f. 80, 81, 82, 375, 376, 377 (один без №); 15 claviculae, 10 cleithrum, неопределенные фрагменты скелета и чешуя из той же коллекции MB, f. 282, 1835, 1836, из типового местонахождения и с р. Гауи; гауйские слои. Чешуя – MHRM (без номера) [Ørvig, 1957], типовое местонахождение. Чешуя – ПИН, №1737/26, 31 и LGD (коллекция Л.А. Лярской), местонахождение Паста-Муйжа, р. Даугава, Латвия; аматские – снетогорские слои, верхний девон.

Диагноз. Нижняя челюсть длинная и низкая. Передний конец несет медиальное утолщение, скульптурированное бугорками, которые, судя по экз. f.81, образованы космином. Это образование топографически соответствует парасимфизной пластинке. К этому виду условно отнесены изолированные парасимфизные пластинки, несущие основания трех клыков и один–два медиальных и три латеральных рядов мелких зубов [Jarvik, 1972, p. 120]. Прекоронаидная яма сравнительно мелкая и короткая, выслана впереди расположенным прекоронаидом и prearticulare, хотя на ее дне могла выходить и меккелева кость. Шов между прекоронаидом и prearticulare длинный. Симфиз средних размеров. Prearticulare достигает симфиза, между нею и сплениальными костями выходит полоса mentomandibulare. Шагреневый выступ на prearticulare широкий, покрытый мелкими и тесно расположенными дентиклями. Его передний заостренный конец достигает уровня крупных прекоронаидных клыков. Передний инфрадентальный фланг, образован spleniale и частично postspleniale. Canalis mandibularis с широким просветом, проходит на уровне средней высоты этого фланга и открывается многочисленными порами вдоль дорсального и вентрального краев сплениальных костей. Выходные отверстия с. articularis и с. prearticularis расположены почти по вертикали на поверхности articulare на уровне средней части гленоидной площадки. Неподразделенное на части cleithrum с относительно высокой вертикальной ветвью, которая ненамного превосходит по длине горизонтальную, встречаясь с ней почти под прямым углом. В верхней части наружной поверхности вертикальной ветви cleithrum имеется широкая, сужающаяся вниз площадка, перекрываемая жаберной крышкой, в нижней – отчетливое понижение для перекрывания клавикулой. Эти поверхности перекрывания разделены выпуклостью переднего края горизонтальной ветви, которая занята короткой, треугольной, изогнутой внутрь поверхностью, формирующей

стенку жаберной полости. Clavicula с высоким восходящим стержневидным отростком; вдоль его заднего края тянется длинное понижение для налегания на внутреннюю поверхность cleithrum; оно, в свою очередь, входит в паз вдоль переднего края этого понижения. Вершина восходящего отростка клавикулы при сочленении с клейтрумом почти достигает верхнего края последнего [Gross, 1936b]. Площадка для причленения скапулокоракоида – поперечно-вытянутая на границе вертикальной и горизонтальной ветвей. Скульптура на наружной поверхности плечевого пояса представлена костными извилистыми гребнями и бугорками. Сочленовная поверхность для humerus занимает поперечное положение на границе вертикальной и вентральной ветвей cleithrum. Длина чешуи – 15–35 мм, толщина – 0,2–0,3 мм. Свободная поверхность несет очень тонкие, слабо изогнутые параллельные косминовые гребни разной длины, иногда образующие ветвистый орнамент. Реже гребни сравнительно редкие, иногда собраны в пучки. Ширина гребневой варьрует независимо от величины чешуи. Дентинные бугорки на свободной поверхности имеют бороздчатые или вдавленные, направленные назад вершины, расходящиеся радиальными рядами из центра их поля, которое на некоторых чешуях очень большое [Воробьева, Лярская, 1968] (табл. VI, фиг. 5 – верхние чешуи).

Распространение. Прибалтика; аматские, гауйские слои, верхний девон [Воробьева, Лярская, 1968].

Замечания. Диагноз вида компилятивный, составлен по работам В. Гросса [Gross, 1936b, 1941] с учетом замечаний Э. Ярвика [Jarvik, 1972], по работе Э.И. Воробьевой и Л.А. Лярской (Воробьева, Лярская, 1968), а также на основе изучения Э.И. Воробьевой в 1993 г. материалов из MB, f. (коллекция В. Гросса).

Glyptolepis? dellei (Gross, 1942)

Onychodus dellei: Gross, 1942, S. 413.

Glyptolepis? dellei: Lebedev, 1995b, p. 363.

Голотип – LDM, 15116, парасимфизная спираль; местонахождение Кетлери на р. Вента, Западная Латвия; кетлерская свита, ? верхний фамен.

Материал. Помимо голотипа, фрагмент парасимфизной спирали – ПИН, 3725/549; изолированный парасимфизный зуб, фрагменты чешуи – ПИН, 3725/550, Рыбницкий карьер, Орловская обл., Россия; тургеневские слои, верхи среднего фамена, верхний девон.

Диагноз. Парасимфизная спираль асимметрична и несет три ряда зубов, из которых средний самый крупный. Зубы сигмоидно изогнуты, сжаты латерально, их выпуклый край – с дистальным килем. Поверхность зубов исчерчена, за исключением передней гладкой площадки у вершины, которая может нести пару ребер, параллельных дистальному килею.

Распространение. Типовое местонахождение [Lebedev, 1995b].

Замечания. Принадлежность этого вида к *Glyptolepis* вызывает сомнения, поскольку парасимфиз-

ная спираль для данного рода в деталях неизвестна, а, судя по *G. baltica*, парасимфизная пластинка могла нести шагренёв дентиклей.

Род *Laccognathus* Gross, 1941

Dendrodus: Pander, 1860, p. 150 (pars); Rohon, 1889; Gross, 1930, S. 130 (pars); 1933a, S. 10 (pars); 1936b, S. 133 (pars).

Laccognathus: Gross, 1941, S. 1956, S. 68; Jarvik, 1972, p. 12; Воробьева, Обручев, 1964, с. 289; Vorobyeva, 1980, p. 195; Vorobyeva et al., 1997, p. 81; Ahlberg, 1991, p. 243; Cloutier, Schultze, 1996, p. 267.

Типовой вид – *Laccognathus panderi* Gross, 1941.

Диагноз. Крупные рыбы более 2 м длиной, с вальковатым телом. Спинные и анальный плавники с небольшими мясистыми лопастями, примерно равных размеров, сближены, как и брюшные с хвостовым. Хвост гетероцеркный, с длинной тонкой эпихордальной лопастью и умеренно развитой закругленной гипохордальной. Парные плавники средних размеров. Голова короткая, менее 1/5 длины тела. Череп параболической формы с уплощенной крышей, низкий по заднему краю этмосфеноида. Ширина между ветвями нижней челюсти почти вдвое превосходит длину черепа (рис. 47, 48). Рыло низкое. Передний край рыла округло-выпуклой формы. Наружная носовая вырезка крупная: соответствует передней и задней ноздрям, по всей видимости, прижизненно разделенными мягким клапаном. Сзади это отверстие ограничено "prelacrimale" [Vorobyeva, 1980], которое входит в вырезку на lacrimale (рис. 47а) и, очевидно, соответствует "nariodale" у *Holoptychius* [Jarvik, 1980]. Вероятно, имелась экзохоана (fech, рис. 48а). Передний край рыла образован короткими и высокими rostro-premaxillaria, в состав которых входят premaxillare и rostrale laterale. Между верхними краями этих костей заходит относительно крупное rostrale mediale с этмоидной комиссурой. Париагальный щит ненамного короче постпариагального. Щиты контактируют встык. Глазницы маленькие, занимают дорсальное положение в передней части щита. Пинеальная пластинка (pinpl) расположена в задней половине щита (рис. 47а, табл. VII, фиг. 1). Имеются два supraorbitalia. Postorbitale вытянуто в длину, вдвое длиннее преспиракулярной пластинки (Pspi), не имеющей ветви сенсорного канала. Ветвь надглазничного канала заходит в extratemporale. В щечной пластине, помимо главного верхнего squamosum, насчитываются до четырех нижних мелких squamosum. Верхнее squamosum образует (вместе с tabulare и prespiraculare) край спиракулярного отверстия. Имеются пять radiobranchialia, из которых четыре занимают вентролатеральное положение на черепе. Gulara mediale отсутствует. Боковые gularia широкие по заднему краю, относительно короткие (рис. 48б), достигают сзади уровня шестого (из девяти) submandibularia. Operculum крупное и высокое: длина примерно равна высоте, вдвое крупнее suboperculum. Озубленная зона на парасфеноиде длинная (рис. 48а), достигает впереди уровня сошников. Пе-

редняя небная яма узкая и мелкая, подразделена невысоким и широким срединным гребнем этмосфеноида, достигает сзади уровня заднего края сошников (рис. 48а). Нижняя челюсть широкая с тремя крупными вырезками на наружной поверхности (fid, рис. 47б; 48б), которые, возможно, связаны с электрорецепцией. Парасимфизная пластинка полукольцевидная, охватывает передний слегка утолщенный конец челюсти, несет два поперечных ряда с 2–4-мя тонкими высокими зубами. Прекоронаидная яма большая и глубокая (табл. VI, фиг. 9). Передний инфраденальный фланг слабо развит. Симфиз и симфизные кости небольшие. Клыки с заостренными, коническими, слабо загнутыми вершинами, без боковых гребней (табл. VI, фиг. 8). Бранхиальный скелет содержит пять жаберных дуг (рис. 48б). Interclavicularia отсутствуют. Posttemporale, supracleithrum и apocleithrum чешуеобразные. Supracleithrum перекрывается operculum. Cleithrum с высокой восходящей ветвью. Clavicularia с длинным восходящим отростком. Перекрывание cleithrum с clavicularia типичное для голоптихий [Jarvik, 1944b]. В первом спинном плавнике ветвящиеся лепидотрихии крепятся непосредственно к удлинённой базальной пластинке. В основании второго спинного плавника расположены три–четыре базальные чешуи. Окостеневшие невральные и гемальные дуги имеются в хвостовой области, а окостеневшие плевроцентры и интерцентры – в туловищной. Крупная массивная чешуя, скульптурированная блестящими куполообразными косминовыми бугорками (табл. VI, фиг. 6), иногда с вдавленной вершиной. Скульптура покровных костей представлена изолированными кожными зубами с заостренной, либо зазубренной вершинами. Сенсорные каналы открываются крупными порами в 2–3 ряда, местами на костях крыши и нижней челюсти в виде ветвящихся борозд.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Прибалтика; верхи среднего – низы верхнего девона.

Laccognathus panderi Gross, 1941

Табл. VI, фиг. 5, 6, 8, 9; табл. VII, фиг. 1; рис. 47, 48

Dendrodus biporcatus: Pander, 1860, p. 150, Taf. 10, Fig. 1, 2; Gross, 1930, S. 128; 1933a, S. 10; 1936b, S. 133; Pl. 7:2; Fig. 3A, B, E, 4–6, 7A–D, 8D, 9G, Pl. 7:2.

Laccognathus panderi: Gross, 1941, S. 19, Abb. 7–14; 1956, S. 68; Jarvik, 1972, p. 12; Vorobyeva, 1980, p. 195, fig. 3B, 4, 5, 6; Воробьева, Лярская, 1968, с. 79, табл. XI, фиг. 9, рис. 4.

Голотип – MB, f. 89, нижняя челюсть; местонахождение Эрмани, Латвия; зона *Asterolepis radiata*, гауйские слои, фран, верхний девон [Gross, 1941, fig. 7].

Материал. Помимо голотипа, свыше тридцати остатков нижней челюсти, фрагменты черепа, плечевого пояса, чешуя – MB, f. 1898, 1831, 1828, 1829, 1875, 1905 и др. (коллекция В. Гросса), типовое местонахождение. Четыре целых скелета, три черепа, фрагменты черепа, челюстей и посткрани-

ального скелета – ПИН, № 3547/5 – 20, местонахождение Лоде (100 км севернее Риги), Латвия; гауйские слои, фран, верхний девон. Неописанные остатки черепов, посткраниального скелета в коллекциях GI, Pi и LDM из того же местонахождения. Неполное cleithrum – ПИН, № 1737/30 и чешуи – ПИН, № 1737/27, местонахождение Паста-Муйжа, Латвия; аматские слои, фран, верхний девон. Чешуи из этого же местонахождения имеются в коллекции LGD Л.А. Лярской.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Латвия; фран, верхний девон [Vorobyeva, 1980].

Замечания. В. Гросс относил зоны *Asterolepis radiata* и *A. ornata* к среднему девону [Gross, 1941].

Род *Paraglyptolepis* Vorobyeva, 1987

Paraglyptolepis: Воробьева, 1987, с. 77

Типовой вид – *P. karksiensis* Vorobyeva, 1987.

Диагноз. Рыбы средних размеров, длина головы – около 15 см. Тело неизвестно. Череп со слегка выпуклой крышей, сравнительно узкий, высокий по заднему краю этмосфеноида. Этмоид длинный, составляет до 1/2 длины этмосфеноида. Отношение его высоты к длине и ширине – 1:2:2.4. Передний край рыла низкий, с глубокими выемками, образован высокими *rostro-praemaxillaria*. Вырезки передней и задней ноздри широко разделены крупной костью, пересекаемой инфраорбитальным сенсорным каналом и топографически соответствующей *rostrale laterale* остеолепиформов [Воробьева, 1987]. *Rostrale mediale* не прослеживается. На внутренней поверхности *rostrale laterale* имеется валик, образующий дно инфраорбитального сенсорного канала и соответствующий рострокаудальному гребню других голоптихийид, а также зачаточный дерминтермидиальный отросток, расположенный по нижнему краю передней ноздри. Боковой стенкой носовой капсулы неокостеневшая. Вентролатеральное окно (*fen*) широко открывается в глазницу (рис. 49б). Экзохоана, по всей видимости, отсутствовала. Париеальный щит короткий (примерно в 1,5 раза короче постпариетального). При стыковке боковых краев щитов, по-видимому, сохраняются медианные вырезки для связующего щиты лигамента (по аналогии с *Glyptolepis*). Орбитальные вырезки сравнительно крупные: до 1/3 длины переднего щита, расположены латерально в средней его части. Пинеальная пластинка находится на уровне посторбитальных углов. Кaudальная протяженность передней небной ямы совпадает, видимо, с задним краем сошников. Небная яма длинная и глубокая, разделена высоким медианным гребнем этмосфеноида (рис. 49а). Базиптеригоидный отросток высокий, сравнительно слабо выдается латерально (рис. 49в). Супраптеригоидный отросток, вероятно, небольшой. Сочленовный отросток этмосфеноида сильно выдается назад. Сенсорные каналы широкие. Поры мелкие, слабо заметные. Покровные кости скульптурированы мелкими

дентиновыми бугорками. Округлая тонкая чешуя покрыта тонкими ветвящимися косминовыми гребешками.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Эстония; верхи среднего девона.

Замечания. Род, по-видимому, близок к *Glyptolepis*, сближаясь с ним скульптурой покровных костей, чешуей, характером стыковки щитов, сильным развитием сочленовного отростка на этмосфеноиде, строением небной ямы. В то же время в строении этмоидной области черепа *Paraglyptolepis* имеются черты, необычные для других поролепиформов, в том числе: длинный этмоид; присутствие крупного *rostrale laterale*, разделяющего ноздри и пересекаемого сенсорным каналом (остеолепиформная черта); одновременное присутствие рострокаудального гребня и зачаточного дерминтермидиального отростка [Воробьева, 1987].

Paraglyptolepis karksiensis Vorobyeva, 1987.

Табл. VI, фиг. 7; рис. 49

Paraglyptolepis karksiensis: Воробьева, 1987, с. 77, табл. VIII, фиг. 1–3.

Голотип – GI, Pi 1630, этмосфеноидный отдел черепа; местонахождение Каркси, Эстония; верхи среднего девона, буртниекие слои.

Материал. Помимо голотипа, два постпариетальных щита – GI, Pi 1632, 1633; фрагмент нейрокrania в области базиптеригоидных отростков – GI, Pi 1631; остатки плечевого пояса, разрозненная чешуя (без номеров), колл. GI, Pi, типовое местонахождение.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Типовое местонахождение [Воробьева, 1987].

Род *Holoptychius* Agassiz, 1839

Dendrodus: Owen, 1841, p. 18 (pars); 1845, p. 635; Rohon, 1890, p. 19; Gross, 1933a, S. 12 (pars). 1936b, S. 132 (pars).

Holoptychius: Agassiz, 1839; Woodward, 1891a, p. 336; Dana, 1896, p. 618; Eastman, 1907, p. 15; 1908, p. 40; Patten, 1912, p. 377; Hussakof, Bryant, 1918, p. 174; Bryant, 1919, p. 5; Säve-Söderbergh, 1932, p. 34; Gross, 1933a, S. 5; 1941, S. 18; 1956, S. 68; Bystrow, 1939, p. 300; Jarvik, 1942, p. 379; 1955, p. 143; 1959, p. 17; 1963, p. 9; 1972, p. 24; 1980, p. 244; Берг, 1955, с. 93; Ørving, 1957, p. 368; Воробьева, Обручев, 1964, с. 289; Lehman, 1966, p. 384; Воробьева, Лярская, 1968, с. 76; Moy-Thomas, Miles, 1971, p. 110; Andrews, 1973, p. 143; Thomson, 1976, p. 1205; Ahlberg, 1991, p. 245; Cloutier, Schultze, 1996, p. 267; Schultze, Chorn, 1998, p. 60.

Dendrodus: Owen, 1841, p. 18 (pars); 1845, p. 635; Gross, 1933a, S. 12 (pars), 1936b, S. 132 (pars).

Более подробную информацию о синонимии до 1891 г. см. Woodward, 1991a; после 1912 г. – [Cloutier, Schultze, 1996].

Типовой вид – *Holoptychius nobilissimus* Agassiz, 1839.

Диагноз. Крупные рыбы (до 5 м длиной). Тело короткое, вальковатое. Спинные плавники сближены между собой и с хвостовым, передний из них очень маленький (в 4–5 раз меньше заднего). Хвостовой плавник с короткой и низкой эпихордальной и с широкой по нижнему краю, слабо выемчатой сзади гипохордальной лопастями (рис. 45а). Второй спинной плавник противостоит анальному, брюшные – впереди спинных. Все плавники с мясистыми лопастями. Грудные с длинной и относительно тонкой мясистой лопастью, с заостренной вершиной, расположены высоко на теле, вдвое превосходят по длине широкие брюшные плавники. Голова умеренно широкая, длина составляет около 1/5 длины тела и примерно равна ширине между ветвями нижней челюсти. Череп с коротким этмоидом, относительно высокий по заднему краю (рис. 45б). Вырезки передней и задней ноздри небольших размеров, сближены и разделены маленькой анамнестической косточкой – *pariodale*. Передний край рыла образован относительно высокими и короткими *rostrum-praemaxillaria*, между которыми имеется маленькое *rostrum mediale*, пересекаемое этмоидной комиссурой. Мозаика постростральных костей (рис. 5ж) занимает переднюю половину париетального щита. Постпариетальный щит почти в 1,5 раза длиннее париетального. Орбиты сравнительно крупные (рис. 45б), расположены низко в средней части щита, широко расставлены. Имеются два–три *supraorbitalia*. *Postorbitale* короткое и высокое (длина равна высоте), задний конец находится на уровне передней части постпариетального щита. Пинеальная пластинка – на уровне передней части орбитальной вырезки, в образовании которой может участвовать *maxillare* (*H. jarviki*). *Prespiraculare* небольшое, расположено над *postorbitale*, имеет примерно одинаковые с этой костью размеры и пересекается сенсорным каналом. В щечной пластине имеются от трех до шести (как вариант развития) мелких нижних *squamosum* (*sub-squamosum*) и верхнее крупное *squamosum*, участвующее вместе с *extratemporale* и *prespiraculare* в формировании спиракулярной вырезки. Четыре *radiobranchialia* расположены на латеральной стороне черепа. Имеются семь–девять *submandibularia*. *Gulare mediale* отсутствует. Боковые *gularia* треугольной формы, широко расходятся по заднему краю. *Operculum* средних размеров, низкое, вытянуто ростокаудально: длина кости вдвое превосходит ее высоту; примерно в 1,5 раза крупнее *suboperculum*. Небная яма широкая, глубокая, разделена высоким тонким срединным гребнем, почти достигает сзади уровня краев сошников. Парасфеноид широкий, с закругленным передним краем, достигающим впереди срединного гребня небной ямы. Нижняя челюсть умеренно широкая и высокая по заднему краю: длина менее чем в 4 раза превосходит высоту. Наружная поверхность челюсти имеет три округлые вырезки средних размеров, расположенных в швах между *infradentalia* [Gross, 1941]. Размеры вырезок

варьируют от маленьких до крупных (но меньше, чем у *Laccognathus*). *Dentale* резко понижается каудально. *Supraangulare* и особенно *angulare* высокие. Прекоронаидная яма мелкая (табл. VII, фиг. 2). Передний инфрадентальный фланг умеренно широкий, образован *spleniale*. Симфиз небольшой. Симфизных костей нет. Озубленный конец *dentale* достигает парасимфизной площадки, поперечно вытянутой над симфизом. Парасимфизная пластинка имеет арковидную четырехстороннюю форму и несет четыре продольных ряда зубов, один из которых представлен тремя высокими тонкими сигмовидно-изогнутыми зубами, равными по высоте сошниковым клыкам третьего короноида. Различаются два латеральных ряда и один медиальный ряд короноидных зубов, равных по размерам краевым зубам на *dentale*. Есть ретроартикулярный отросток. Клыки массивные, с ланцетовидной слабо изогнутой вершиной и с округлым сечением в основании, крупноскладчатые в нижней половине, с тонкой частой бороздчатостью вдоль наружной стенки. Микроструктура сложного дендродонтного типа. Базиптеригоидный отросток невысокий, сильно выдается наружу. Супраптеригоидный отросток крупный, с синхондрозной выстилкой. Связующий отросток этмосфеноида массивный, умеренно выдается назад. В позвоночнике имеются плевро- и интерцентры и невральные дуги (рис. 45в). *Cleithrum* с невысокой восходящей ветвью, горизонтальная ветвь может быть двойной. Имеется крупная, сильно налегающая чешуя с массивным базальным слоем и бугорчатой или гребенчатой костной скульптурой на свободной поверхности, вдоль переднего края которой может присутствовать полулунное поле мелких дентиновых бугорков. Скульптура покровных костей – редкие костные бугорки с закругленной вершиной. Сенсорные каналы с частыми некрупными порами.

Видовой состав. Более 20 видов. В том числе наиболее полно известные: *H. nobilissimus* Agassiz, 1835; *H. flemingi* Agassiz, 1844; *H. giganteus* Agassiz, 1845; *H. hulli* Newberry, 1889; *H. cf. giganteus* (Gross, 1941); *H. jarviki* Cloutier et Schultze, 1996 (подробный список видов см. [Cloutier, Schultze, 1996]).

Распространение. Британские острова, Европа, Гренландия, С. Америка, Австралия, Антарктика, Россия (Главное Девонское и Центральное поле, Тиман); верхний девон.

Замечания. Большинство видов представлены изолированной, трудно диагностируемой чешуей и переведены в синонимию [Cloutier, Schultze, 1996]. Почти полные скелеты известны для *H. jarviki* из Мигуаши, Канада; формация эскьюмайнек верхнего девона. *H. cf. giganteus* описан В. Гроссом по фрагментам нижней челюсти из верхнего девона Латвии [Gross, 1941].

Holoptychius cf. giganteus (Gross, 1941)

Экземпляр – МВ, f. 378, передний конец нижней челюсти; местонахождение Иммула, Латвия (Курляндия); слой С₁, верхний девон [Gross, 1941, S. 18].

Замечание. В коллекции ПИН имеются неопи- санные куски нижней челюсти, зубы, чешуя, судя по размерам, принадлежащая этому же виду из верхнего девона (фамен) северо-западных районов России (Ленинградская, Новгородская области).

Нижняя челюсть, описанная В. Гроссом [Gross, 1941, S. 18], характеризуется заостренным передним концом (табл. VII, фиг. 2). Dentale перекрывается на переднем конце небольшим нескульптурированным утолщением для парасимфизной пластинки. Прекоронаид сильно смещен вперед, имеет короткий передний отросток, который почти достигает симфиза и переднего конца praearticulare, ограничивая медиально маленькую прекоронаидную яму, сближенную с основанием очень крупного первого прекоронаидного клыка. Mentomandibulare выступает на маленькой поверхности симфиза в виде узкой полоски, на дне прекоронаидной ямы и между praearticulare и spleniale. Помимо этого вида, известны чешуи и фрагменты костей *Holoptychius* более мелких размеров из отложений России и Прибалтики, которые отмечаются в сводках либо без видового названия, либо как *Holoptychius cf. nobilissimus* (табл. VI, фиг. 10).

Holoptychius sp.

Экземпляр – ПИН №1737/25, extrascapulare laterale; местонахождение Паста-Муйжа, Латвия; аматские слои, верхний девон [Воробьева, Лярская, 1968, табл. XI, фиг. 6]. Замечания. Кость широкая, округло-треугольной формы, покрыта костной скульптурой из редких радиально расходящихся бугорков. По верхнему и медиальному краям наружной поверхности прослеживаются площадки налегания extratemporale, tabulare и extrascapulare mediale, которое, судя по конфигурации площадки, было короче extrascapulare laterale. К этому же виду принадлежит, очевидно, cleithrum и чешуя из того же местонахождения. Cleithrum – ПИН, №1737/29 (табл. XI, фиг. 7) [Воробьева, Лярская, 1968] с узкой высокой верхней и широкой нижней ветвями; внутренняя поверхность с длинной площадкой налегания clavicula. Скульптура наружной поверхности – костные гребни, местами образующие ячеистый орнамент. Вдоль переднего края в нижней части кости имеется пониженная площадка для налегания clavicula. Скапулокораконид (судя по отпечатку небольшой площадки налегания) крепился одной подошвой в средней части стыка вертикальной и горизонтальной ветвей. Строение плечевых костей типичное для голоптихиид. Чешуя (более 80 из колл. ПИН, №1737 и LDM) различается по размерам, форме, толщине и орнаменту; чаще овальной формы, диаметром 14–40 мм, толщиной 0,5–1,5 мм. Скульптура – короткие костные гребни и удлиненные бугорки. Толщина базального слоя – около 1/3 толщины чешуи, количество базальных пластинок обычно колеблется от 7 до 13. На границе перекрываемой и свободной частей наружной поверхности чешуи, под поверхностным костным слоем, прослеживаются дентиновые бугорки,

иногда двух генераций. Они являются продолжением дентинового поля перекрываемой части чешуи. Extrascapulare mediale сходно по конфигурации с таковым у *H. flemingi* Agassiz [Jarvik, 1944b, фиг. 34]. Cleithrum относительно шире в нижней части, чем у *H. flemingi* Agassiz [Jarvik, 1944b, фиг. 8E]. Большинство чешуй имеет сходство с чешуей ? *H. nobilissimus* Agassiz из верхнего девона Восточной Гренландии, отличаясь от типовых экземпляров, описанных Л. Агассицем [Agassiz, 1844] из слоев олд-рэд Шотландии, слабо выраженной сетчатостью орнамента или полным ее отсутствием, наличием поля дентиновых бугорков, и, по-видимому, более тонкими и теснее расположенными гребнями. Микроструктура сходна с таковой у чешуи, описанной как *H. cf. nobilissimus* из верхнего девона Прибалтики [Gross, 1933a, фиг. 28A].

Род *Hamodus* Obruchev, 1933

Hamodus: Обручев, 1933, с. 124; Bystrow, 1939, p. 299; Берг, 1955, с. 93; Воробьева, Обручев, 1964, с. 289.

Glyptolepis: Gross, 1956, S. 75.

Onychodus: Gross, 1956, S. 76.

Типовой вид – *Hamodus lutkevitshi* Obruchev, 1933.

Диагноз. Высокие, стройные зубы с гарпунообразной вершиной и расширенным (в виде вздутия) овальным в сечении крупноскладчатым основанием. Высота (1–9 см) в 4 раза превышает ширину вздутия. Внутренняя сторона зубов вогнутая, с желобком в основании, наружная сторона выпуклая; поверхность до вершины несет тонкую бороздчатость. Микроструктура дендродонтного типа, сходная с таковой у *Glyptolepis* [Bystrow, 1939].

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Северо-западная часть России, Прибалтика; верхний живет, средний девон [Обручев, 1933].

Замечания. Род отнесен к голоптихидам на основании дендродонтного типа складчатости зубов и признан валидным из-за своеобразия формы зубов. Скорее всего, эти зубы располагались на крупной парасимфизной пластине или дуге.

Hamodus lutkevitshi Obruchev, 1933

Hamodus lutkevitshi: Обручев, 1933, с. 124; Bystrow, 1939, p. 299, fig. 8A-G; Воробьева, Обручев, 1964, рис. 22.

Голотип – ПИН (без номера), зуб [Воробьева, Обручев, 1964, фиг. 22].

Материал. Отдельные зубы – ПИН (без №).

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Псковская обл. (обн. у Чудского озера), Россия, Прибалтика; буртнекские слои, верхний живет, средний девон [Обручев, 1933; Воробьева, Обручев, 1964].

? Род *Ventalepis* Schultze, 1980

Ventalepis: Schultze, 1980, p. 216.

Типовой вид – *Ventalepis ketleriensis* Schultze, 1980

Диагноз. Костные, высокие чешуи округло-ромбической формы, от 23 до 54 мм в высоту, с широкой перекрываемой поверхностью по переднему и верхнему краям, отделенных от свободной поверхности бороздой. Свободная поверхность несет маленькие косминовые дентикли с каудально направленными вершинами. Генерации предшествующих зубов отсутствуют. Чешуи, имеющие канал боковой линии, изогнуты под углом до 140°, формируя угловатый профиль тела.

Состав. Типовой вид.

Распространение. Латвия; фамен, верхний девон.

Ventalepis ketleriensis Schultze, 1980

Ventalepis ketleriensis: Schultze, 1980, p. 216, Abb. 1–13.

Голотип – LGD, № 0001, чешуя; местонахождение Кетлери, р. Вента, Латвия; кетлерская свита, верхи верхнего девона.

Материал. Помимо голотипа, 157 чешуй – LGD, № 0002 – 5195; tabulare – LGD, №0009. Три чешуи LGGI (без номера), типовое местонахождение.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Типовое местонахождение [Schultze, 1980].

Отряд Onychodontiformes

Диагноз. Включает немногочисленных высоко специализированных представителей, сочетающих признаки разных отрядов Crossopterygii с поверхностными чертами сходства с древними лучеперыми рыбами (палеонисцидами). Преимущественно небольшие рыбы длиной от 10 см до 2,0 м. Тело высокое, короткое, сжато с боков (*Strunius rolandi*) либо длинное и стройное (*Onychodus*). Голова высокая и широкая; рыло высокое тупое. Череп обладал высокой кинетичностью. Передний его край образован изогнутыми, длинными premaxillaria, смыкающимися на уровне середины нижнего края орбит с maxillaria. Мозговая коробка состоит из нескольких окостенений [Andrews, 1973], однако между parietalia и postparietalia имеется поперечный шов, соответствующий соединению переднего и заднего щитов у других отрядов [Jessen, 1967]. Этомидная область сильно редуцирована, ушная, напротив, вторично удлинена. Имеются две наружных ноздри, хоан нет. Носовые капсулы очень маленькие. Межносовая область широкая. Крыша черепа уплощенная. Роstralная и назальная серии неизвестны. Орбиты очень крупные, расположены впереди и вентрально, окружены кольцом многочисленных (до 19) склеротических пластинок. Пинеальное отверстие отсутствует. Постпариетальный щит длиннее париетального, соединение щитов по типу X [Andrews, 1973], в котором участвуют parietale, postparietale, supratemporale и tabulare, по-

видимому, слившееся с intertemporale. Отмечаются случаи слияния parietalia с postparietalia (*Strunius*). Имеются три extrascapularia, пронизанные сенсорным каналом, из которых латеральные вытянуты вперед вдоль латерального края postparietale.

Щечная пластина состоит из 5 костей: включает два крупных (переднее и заднее) squamosum, jugale, lacrimale и крупное preoperculum. Quadratojugale отсутствуют. Maxillare имеет форму, сходную с maxillare лучеперых рыб, характеризуясь присутствием посторбитальной пластины, перекрывающей задний конец dentale и частично infradentalia. Маленькие жаберные кости (operculum, suboperculum) занимают верхнее положение, располагаясь над задней squamosum. Жаберная крышка может контактировать с плечевым поясом. Сенсорный канал со squamosum продолжается непосредственно на нижнюю челюсть. Jugale короткое и высокое. Lacrimale низкое, несет вырезки ноздри на переднем крае. Субмандибулярная серия представлена одной–двумя длинными пластинами. Бранхиостегальные лучи и медианное gulare отсутствуют.

Нижняя челюсть узкая, расширена у переднего конца, несущего крупную парасимфизную пластину или дугу с рядом высоких сигмовидно изогнутых гладкостенных клыков, окруженных по бокам рядами мелких зубов (максимум три ряда), которая помещается в углублении на переднем конце челюсти. Расширенная передняя часть dentale принимает вместе с mentomandibulare участие в формировании симфиза. Симфизные кости отсутствуют. Имеется передний инфрадентальный фланг. Инфрадентальная серия представлена одной–двумя костями. Зубы овально-вытянутые (параллельно вентральной срединной линии) в поперечном сечении, с большой пульпарной полостью и со слабо складчатым основанием. Складки простые, без боковых ответвлений. Сошники и небная яма отсутствуют. Имеются две пары dermopalatinum. По-видимому, существует единственное переднее прикрепление palatoquadratum к эндокранию. Базиптеригоидный отросток испытывает редукцию. Супраптеригоидный (антотикальный) отросток не развит.

Позвоночник представлен дугами и отдельными элементами позвонков. Дорсальные ребра отсутствуют. Дорсальные и анальный плавники небольшие, без мясистых лопастей, сближены с дифицеркным хвостовым плавником, который характеризуется длинной аксиальной ветвью (возможно, педоморфный признак) и в равной мере хорошо развитыми эпи- и гипохордальными лопастями. Парные плавники низко расположенные, с небольшими лопастями; брюшные – напротив первого спинного. Базальные чешуи в основании плавников отсутствуют. Лепидотрихии многочисленные, ветвящиеся. Плечевой пояс участвует в формировании боковой стенки черепа. Cleithrum может быть двойным, с высокой восходящей ветвью и короткой горизонтальной, перекрываемой задним краем clavicula, формирующей вентральную поверхность черепа. Interclavicula отсутствует. Numerus хорошо окостеневший. Скапу-

локораконд – с одинарным креплением к cleithrum. Поры сенсорных каналов многочисленные, мелкие. Чешуя округлая, покрыта, как и покровные кости, кожными зубами (*Onychodus*), либо скульптура костная (*Strunius*). Иногда встречаются остатки косминового паркета (*Strunius*). Внутренняя поверхность чешуи гладкая. Генерация кожных зубов в покровах отсутствует.

Состав. Одно семейство.

Семейство Onychodontidae (Woodward, 1891)

Типовой род – *Onychodus* Newberry, 1857

Диагноз. Совпадает с диагнозом отряда.

Состав. *Onychodus* Newberry, 1857; *Strunius* Jessen, 1966.

Распространение. З. Европа, Шпицберген, С. Америка, З. Австралия, Прибалтика, Россия; средний девон – низы верхнего девона.

Род *Onychodus* Newberry, 1857

Табл. IV, фиг. 11; табл. VII, фиг. 3

Onychodus: Newberry, 1857, p. 148; 1889, p. 120; Gross, 1942, S. 414; 1947, S. 149; 1956, S. 128; 1965, S. 123; Bystrow, 1939, p. 330; Huene, 1943, p. 100; Wells, 1944, p. 43; Берг, 1955, с. 96; Ørvgiv, 1957, p. 395; Сергиенко, 1960, с. 564; Воробьева, Обручев, 1964, с. 288; Jessen, 1966a, p. 388; 1966b, p. 372; 1967, p. 174; Andrews, 1973, p. 150; Moy-Thomas, Miles, 1973, p. 133; Jarvik, 1980, p. 269; Lebedev, 1995b.

Glyptopomus: Gross, 1936a, S. 73; 1942, S. 394; Jarvik, 1950b, p. 4.

Glyptolepis: Gross, 1933a, p. 45 (pars).

Hamodus: Gross, 1956, S.70; 1965, S. 125.

Типовой вид – *Onychodus sigmoides* Newberry, 1857.

Диагноз. Рыбы длиной от 0,5 до 2 м, хищники-преследователи с сильным, длинным телом. Parietale и postparietale прямоугольной формы, могут сливаться в одну кость с одним центром окостенения [Jessen, 1967]. Нижняя челюсть длинная и низкая, с округлым передним и слабо вогнутым оральным краями. Медиально утолщенный передний конец dentale с небольшим понижением, несущим симфизную дугу с рядом высоких, загнутых назад зубов, иногда гарпунообразных (табл. IV, фиг. 11), по бокам от которых могут располагаться мелкие зубы. Число крупных симфизных зубов варьирует на видовом уровне (обычно не более 9). Симфиз относительно крупный. Имеется одно длинное infradentale. Передний инфрадентальный фланг развит умеренно, длинный. Мандибулярный сенсорный канал проходит в средней части infradentale. Крупные зубы продольно-овальные в поперечном сечении, с большой пульпарной полостью и со слабо складчатым основанием. Жабберная крышка угловато-овальной формы, suboperculum не контактирует с плечевым поясом. Боковые gularia удлиненной формы. Maxillare слабо понижается к переднему краю, перекрывая сзади dentale.

Имеется interclavicula. Clavicula с вытянутой горизонтальной ветвью, вдвое длиннее вертикальной. Cleithrum с относительно короткой вертикальной ветвью. Чешуя округлая, тонкая, покрыта, как и кости черепа и плечевого пояса, мелкими, коническими, наклоненными назад бороздчатыми дентиклями, которые на чешуе могут сливаться в частые гребешки (табл. VII, фиг. 3).

Видовой состав. Много видов, в том числе: *O. sigmoides* Newberry, 1857; *O. ortony* Newberry, 1857; *O. jaekeli* Gross, 1933; *O. tristichopterus*, Gross, 1947; *O. ostrovensis* Huene, 1943; *O. remotus* Obruchev, 1955, *Onychodus* sp. [Воробьева, Обручев, 1964; Воробьева, Лярская, 1968].

Распространение. США, Шпицберген, Западная Европа, в том числе Прибалтика, Псковская обл. и Западная Сибирь (Минусинская и Тувинская впадины), Россия; средний – верхний девон.

Замечания. Остатки большинства видов фрагментарны и трудно сопоставимы. Чаще род определяется по присутствию характерной зубной спирали на переднем конце нижней челюсти. Из низов верхнего девона Прибалтики были описаны два вида – *O. rolandi* (Gross) и *O. dellei* Gross. Первый переведен в род *Strunius* [Jessen, 1966a], а второй – в *Glyptolepis* [Lebedev, 1995b]. *O. remotus* Obruchev из верхнего девона кохайской свиты Минусинской котловины известен только по единственной относительно крупной чешуе [Сергиенко, 1960, табл. Д-90, фиг. 3], покрытой кожными, тесно расположенными зубами и короткими валиками по наружному краю (табл. VII, фиг. 3). Зубная спираль, описанная Д.В. Обручевым [Обручев, 1933] из среднего девона Латвии как принадлежащая *Hamodus lutkevitchi*, по мнению В. Гросса [Gross, 1965], исходя из формы поперечного сечения симфизных зубов, относится к *Onychodus*. Однако, дендродонтная микроструктура зубов *Hamodus* [Bystrow, 1939] не позволяет причислить этот род к видам *Onychodus*.

Onychodus sp.

Экземпляры – ПИН, №1737/28, фрагменты чешуй; местонахождение Паста-Муйжа, Латвия; сл. 15, аматские слои, верхний девон; экз. ПИН (без номера), симфизная дуга; местонахождение Ленинградская обл., Россия; верхний девон (табл. IV, фиг. 11).

Замечания. Чешуя диаметром 20–30 мм, идентична описанной В. Гроссом [Gross, 1933, табл. VI, фиг. II] из местонахождения Каменка у Пскова (аматские слои) как *Glyptolepis* sp. Судя по скульптуре, представленной очень короткими, тесно расположенными, относительно широкими дентиновыми гребешками с бугорчатыми вершинами, как та, так и другая чешуя принадлежит *Onychodus* [Воробьева, Лярская, 1968, с. 80, табл. XI, фиг. 10].

Род *Strunius* Jessen, 1966

Glyptopomus: Gross, 1936a, S. 73; 1942, S. 394.

Onychodus: Gross, 1942, S. 414; 1947, S. 149.

Glyptolepis: Jarvik, 1950a, p. 4.

Strunius: Jessen, 1966a, p. 388; 1966b, p. 325; 1967, p. 174; Jarvik, 1980, p. 270; Andrews, 1973, p. 146; Moy-Thomas, Miles, 1973, p. 131.

Типовой вид – *Strunius rolandi* [Gross, 1936].

Диагноз. Мелкие рыбы до 10 см длиной. Parietale прямоугольное, postparietale с расширенной задней половиной, обе кости разделены поперечным швом. Нижняя челюсть относительно короткая, высокая по заднему краю, с выраженной выемкой позади сильно выпуклого орального края в парасимфизной области. Переднее медиальное расширение на dentale формирует поперечно ориентированную овальную щель, в которой помещается основание парасимфизной пластинки, несущей ряд немногочисленных высоких, загнутых лингвально зубов, обрамленных рядами более мелких. Симфиз небольшой. Имеются два infradentalia, из которых заднее – короткое. Передний инфрадентальный фланг короткий и широкий, смыкается со своей парой, формируя глубокую ventральную лингвальную нишу (*S. walteri*). Мандибулярный сенсорный канал проходит вдоль ventрального края челюсти. Крупные парасимфизные зубы округлые в поперечном сечении, с большой полостью пульпы, нескладчатые в основании. Operculum и suboperculum небольшие, формируют округло-треугольную жаберную крышку, узкий задний угол которой, образованный suboperculum, налегает на восходящую ветвь cleithrum. Боковые gularia широкие по нижнему краю. Maxillare с широкой посторбитальной порцией, глубоко перекрывающей нижнюю челюсть, включая верхнюю половину заднего infradentale. Interclavicula отсутствует. Cleithrum с сильно выступающим каудально нижним краем, с неразвитой горизонтальной и высокой узкой вертикальной ветвями. Clavicula с короткой передней ветвью и относительно высокой вертикальной, формирующей боковую поверхность черепа. Чешуя округлая, тонкая, без космина. Скульптура – тонкие костные гребешки и мелкие бугорки, местами (на костях) могут быть остатки косминового паркета.

Видовой состав. *S. rolandi* [Gross, 1936], *S. walteri* Jessen, 1966; *Strunius* sp. [Lebedev, 1995b].

Распространение. Западная Европа, Центральная Россия; верхи среднего девона – верхний девон.

Strunius rolandi (Gross, 1936)

Glyptopomus rolandi: Gross, 1936a, S. 73, Abb. 9, Fig. 4; 1942, S. 394.

Onychodus ? tricuspis: Gross, 1942, S. 414; 1947, S. 149, Textabb. 32D.

Onychodus rolandi: Gross, 1956, p. 134, Taf. 3, Fig. 4–9; Taf. 4, Fig. 1–7.

Glyptolepis ? rolandi (Gross): Jarvik, 1950a, p. 4.

Strunius rolandi: Jessen, 1966a, p. 388; 1966b, p. 325; 1967, p. 174.

Голотип – MB, f 255, постпариетальный щит; местонахождение окрестности Кокнесе, Латвия; снегорские слои, фран, верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, parietalia – MB, f. 301, f. 561, f. 562; нижние челюсти – MB, f. 161, f. 581; фрагменты нижних челюстей и maxillaria – MB, f. 356, f. 582, типовое местонахождение. Parietale, нижние челюсти – NHRM, P. 3129, P. 3130, P. 3138, P. 3222, P. 3225, P. 3271, P. 3278, типовое местонахождение. Зубы и симфизные спирали – P. 1044; Палеонтолого-геологический Музей, Упсала, типовое местонахождение.

Диагноз. Голова около 2 см. Форма parietale сходна с таковой остеолепидид (расширяясь каудально), не срастается с supratemporalе. Ямочная линия на parietale расположена в средней части кости, имея форму коротких крючков. Нижняя челюсть имеет впереди утолщенный и отчетливо выпуклый верхний край. Озубленная часть dentale длинная. Передние три infradentalia слиты между собой, четвертое – широкое и отделено швом. Горизонтальная ямочная линия отсутствует. Мандибулярный сенсорный канал тянется вдоль медиального края infradentalia. Расширенная задняя порция maxillare несколько изогнута вниз. Зубы dentale и симфизные зубы имеют сходную микроструктуру: без складок в основании, с большой пульпарной полостью, дентиновые трубочки, пронизывающие стенку зуба от пульпы кнаружи, очень тонкие, часто расположенные и поперечно ориентированные. Симфизные зубы (минимум 5), гораздо крупнее краевых зубов dentale, асимметрично расположены на костном основании парасимфизной пластинки, имея с обеих сторон ряд более мелких зубов. Поверхность крупных зубов покрыта слоем эмали, впереди толстым и гладким, сзади тонким и продольнобороздчатым. Кости черепа покрыты мелкобугорчатым космином, под которым имеется костная гребенчатая скульптура.

Распространение. Латвия; фран, верхний девон [Gross, 1936a; Jarvik, 1950a].

Strunius sp.

Экземпляр – ПИН, № 3725/563, фрагмент парасимфизного зуба; местонахождение Рыбнинский карьер, 8 км к югу от Ора, Центральная Россия; орловско-сабуровские слои, фамен, верхний девон [Lebedev, 1995b, p. 367].

Замечания. Форма характеризуется маленькими парасимфизными зубами [Lebedev, 1995b], сближаясь в этом отношении со *Strunius rolandi* [Gross, 1936], отличается от последнего присутствием пары маленьких дополнительных симметричных вершин у основания главного зуба и ornamentацией его стенки (тонкая, параллельная бороздчатость).

Надотряд Actinistia

Диагноз. Морфологически однотипная группа, обнаруживающая эволюционные тенденции к окрящеванию эндокrania и редукции ряда черепных структур. Мелких и средних размеров довольно стройные рыбы, длина которых не превышает 1,5–2 м. Нейрокраний у древних – окостеневший в виде

двух блоков (рис. 2в), у поздних – хрящевой с несколькими окостенениями. Передняя небная яма отсутствует. В этмоиде имеется дорсальная роstralная полость, вмещающая мозг. Имеются две наружные ноздри. Хоан нет. Носовые капсулы не сообщаются с орбитой и с роstralной полостью (рис. 13б). Гиомандибула частично редуцирована, имеет двойное сочленение с нейрокранием. Верхнечелюстная дуга крепится к черепу самостоятельно. Базиптеригоидный отросток испытывает тенденцию к редукции, параллельно с усилением дорсального крепления palatoquadratum к processus anoticus. Сочленение щитов крыши по типу Y [Andrews, 1973]. Сошники слабо развиты, обычно без озубленной пластинки. Имеются две пары dermopalatinum. Maxillaria, субмандибулярная серия, и ectopterygoideum могут отсутствовать. Jugale слито с lacrimale. Preoperculum слито с quadratojugale. Есть единственное basibranchiale, сублингвального стержня нет. Имеются два–три короноида, второй обычно без озубления. Dentale часто короткое, имеется одно spleniale и комплексное angulosupraangulare. Симфизные зубы мелкие. Зубы нескладчатые, с свободной полостью пульпы. Claviscula без восходящего отростка, перекрывает cleithrum. Помимо cleithrum, есть extracleithrum, негомологичное костям других рыб. Interclaviscula отсутствует. Скапулокораконид крепится к cleithrum одной маленькой подошвой. Сенсорные каналы широкие, сенсорные поры крупные. Надглазничный сенсорный канал проходит между многочисленными supraorbitalia и frontonasalia. Позвонки могут быть развиты только в хвостовой области. Могут присутствовать брюшные ребра. Хвостовой плавник гетероцеркный, либо дифицеркный с дополнительной средней лопастью (рис. 13а). Парные и непарные (два спинных, анальный) – с мясистыми лопастями. Передний спинной плавник расположен в передней половине тела. Плавниковые лучи обычно немногочисленные, неветвистые. Чешуя округлая, тонкая, с космином, с гладкой внутренней поверхностью. Базальные чешуи в основании плавников отсутствуют.

Состав. Три отряда: Diplocercidoformes, Coelacanthiformes, Laugioformes.

Распространение. Все материка; девон – ныне.

Отряд Diplocercidoformes

Диагноз. Нейрокраний окостеневаает, включая межносовую перегородку. Есть базиптеригоидный отросток, имеется развитый эктоптеригоид и suboperculum. Сошники сравнительно крупные. Плавниковые лучи относительно многочисленные, слабо ветвистые. Ребра не окостеневаают.

Состав. Три семейства: Diplocercidae Stensiö, 1922; Rhabdodermatidae Berg, 1955; Miguashaididae Schultzze, 1993.

Распространение. С. Америка, Канада, Европа; средний девон – карбон.

Семейство Miguashaididae Schultzze, 1993

Типовой род – Miguashaia Schultzze, 1973.

Диагноз. Умеренно крупные рыбы (0,5–1,5 м длиной). Dentale относительно длинное, составляет до 1/3 длины нижней челюсти, низкое, по-видимому, слито с зубами (*M. bureaui*). У переднего конца перекрываемой порции angulo-supraangulare имеются медиально направленные фланги, которые контактируют между собой позади симфиза. Наружная поверхность челюсти орнаментирована. Следы пор на dentale и постеродорсальный крючкообразный отросток, свойственные прогрессивным целакантам, отсутствуют. Имеются три короноида. Главный задний короноид с гладкой латеральной и озубленной медианной поверхностями. Стабилизирующее ребро приурочено к его заднему крутому краю, у других целакантов оно расположено в центре. Имеются два передних короноида (*M. bureaui*). Prearticulare, как и у других целакантов, длинное, низкое и несет дентикли. Озубление представлено шагренью тонких дентиклей, покрывающих большую часть внутренней поверхности нижней челюсти. Задний конец челюсти образован комплексной articulare-retroarticulare с сочленовным отростком на ретроартикулярной порции. У продвинутых целакантов обе эти порции разделены. Верхние челюсти отсутствуют, что типично для Actinistia. Характерна широкая перекрываемая поверхность для гулярной пластинки на angulare (плезиоморфная черта). Птеригоид обычной треугольной формы, покрыт шагренью мелких дентиклей, его задний конец образует очень широкий фланг и несет отросток в средней части дорсального края, возможно, связанный с причленением к мозговой коробке. Плечевой пояс широкий, состоит из трех покровных костей: очень широкое cleithrum, extracleithrum и claviscula. Cleithrum с глубокой постероventральной вырезкой для extracleithrum и с широкой выемчатой площадкой по переднему краю задней части, перекрываемой claviscula. Скульпура – дентикли с направленной назад вершиной. Хвостовой плавник гетероцеркный (известен только у *M. bureaui*), плавниковые лучи ветвистые. Чешуя округлой формы, покрыта плоскими дентиклями с вдавленными вершинами, которые переходят в елочковидные параллельные гребешки космина.

Состав. *Miguashaia* Schultzze, 1973.

Распространение. Канада, Латвия; верхний живет – нижний фран, средний – верхний девон.

Замечания. При составлении диагноза семейства использованы данные по обоим его видам, дополняющие друг друга. Семейство отнесено к подотряду Diplocercidoidei, поскольку *Miguashaia* отличается примитивными чертами, общими с родом *Diplocercides* из семейства Diplocercidae.

Род *Miguashaia* Schultzze, 1973

Miguashaia: Schultzze, 1973, p. 190; Cloutier, 1996a, p. 230; Forey et al., 2000, p. 244.

Типовой вид – *Miguashaia bureani* Schultze, 1973.

Диагноз. Тот же, что и у семейства.

Видовой состав. Два вида: *M. bureani* Schultze, 1973; *M. grossi* Forey et al., 2000.

Распространение. Канада, Квебек, местонахождение Мигуаша; эскьюмайнэк бэй серия, нижний фран, низы верхнего девона; Латвия; средний – верхний девон.

Miguashaia grossi Forey et al., 2000

Miguashaia grossi: Forey et al., 2000, p. 244, fig. 2–6.

Голотип – LDM №291/31, правая ветвь нижней челюсти; местонахождение: карьер Лоде, Латвия; формация Лоде, ? граница франа и живета, средний – верхний девон.

Материал. Помимо голотипа, 13 фрагментов черепа (нижняя челюсть, кости гулярного и небного комплексов) и плечевого пояса – LDM, 291/15-53; типовое местонахождение. Левое extracleith-

rum – BMNH, P.17788, местонахождение: Лигатне, р. Гауя, Латвия; гауйская формация, живет, средний девон.

Диагноз. Морфологически сходен с типовым видом. Отличается от него крупными размерами: нижняя челюсть достигает в длину 18 см (у *M. bureani* только 7 см). Выделяется большим числом (35) зубов, слившихся с dentale (у *M. bureani* меньше 20). Птеригоид покрыт исключительно дентиклями (не имеет зубных гребней, свойственных *M. bureani*). Prearticulare пропорционально длиннее, ниже и более массивное впереди, чем у типового вида. Angulare с выступающим медианным флангом (эта область неполно известна у типового вида).

Распространение. Два местонахождения: Лигатне и Лоде, Латвия; ? живет – фран, средний девон – низы верхнего девона [Forey et al., 2000].

Замечания. Геологический возраст отложений в карьере Лоде (живет – фран) продолжает оставаться предметом дискуссий (библиографию см. [Forey et al., 2000]).

Литература

- Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. Труды Зоологического института АН СССР. 1940. Т. 5. Вып. 2. С. 87–517.
- Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. 2-е изд. Труды Зоологического института АН СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. Т. 20. 286 с.
- Быстров А.П. Микроскопическое строение костей и зубов кистеперой рыбы карбона *Megalichthys* (сем. Osteolepidae) // Докл. АН СССР. 1950. Т. 74. № 1. С. 119–121.
- Воробьева Э.И. Новый род кистеперых рыб *Platycephalichthys* из верхнего девона р. Ловать // Палеонтологический журнал. 1959. № 3. С. 95–106.
- Воробьева Э.И. Новые данные о роде кистеперых рыб *Panderichthys* из девона СССР // Палеонтологический журнал. 1960а. № 1. С. 87–96.
- Воробьева Э.И. О систематическом положении *Eusthenopteron wenzukowi* (Rohon) // Палеонтологический журнал. 1960б. № 2. С. 121–129.
- Воробьева Э.И. Ризодонтные кистеперые рыбы Главного девонского поля СССР. Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 94. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 139 с.
- Воробьева Э.И. О кистеперых рыбах рода *Porolepis* из девона СССР // Палеонтологический журнал. 1963. № 2. С. 83–92.
- Воробьева Э.И. О моно- и полифилетическом происхождении тетрапод // Зоологический журнал. 1966. Т. 45. Вып. 9. С. 1355–1368.
- Воробьева Э.И. К морфологии щечной области *Panderichthys rhombolepis* (Gross) // Известия Академии наук Эстонской ССР. Т. XVIII (химия, геология). 1969. № 3. С. 255–258.
- Воробьева Э.И. Новый вид остеолепидид из среднего девона Латвии // Палеонтология и стратиграфия Прибалтики и Белоруссии. Вып. 3. Вильнюс: Минтис, 1971а. С. 209–213.
- Воробьева Э.И. Этмоидная область *Panderichthys* и некоторые проблемы морфологии кистеперых // Современные проблемы палеонтологии. Под ред. Обручева Д.В. и Шиманского В.Н. Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 130. 1971б. С. 142–159.
- Воробьева Э.И. Остеолепиформные кистеперые СССР и общие проблемы морфологии и эволюции рипидистий. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Палеонтологический институт АН СССР. 1972. С. 1–41.
- Воробьева Э.И. Остеолепидная кистеперая кетлерской свиты Латвии. В кн.: Фауна и стратиграфия палеозоя и мезозоя Прибалтики и Белоруссии. Вильнюс: Минтис, 1975. С. 233–237.
- Воробьева Э.И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб. Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 162. М.: Наука, 1977. 239 с.
- Воробьева Э.И. Эволюционные преобразования зубной системы кистеперых рыб (Crossopterygii) // Зоологический журнал. 1978а. Т. 58. Вып. 11. С. 1621–1631.
- Воробьева Э.И. Кистеперые рыбы из девона Лоде // Докл. АН СССР. 1978б. Т. 242. № 2. С. 438–441.
- Воробьева Э.И. Филогенетические аспекты палеоихтиологии // Ichthyologia, Beograd. 1980. Vol. 12. № 1. С. 83–90.
- Воробьева Э.И. Остеолепидные кистеперые рыбы. В кн.: Девон и карбон Прибалтики. Рига: Зинанте, 1981. С. 440–448.
- Воробьева Э.И. Поролепидная кистеперая рыба из среднего девона Эстонии // Палеонтологический журнал. 1987. № 1. С. 76–85.
- Воробьева Э.И. Пандерихтииды – новый отряд кистеперых рыб // Докл. АН СССР. 1989. Т. 306. № 1. С. 188–190.
- Воробьева Э.И. Проблема происхождения наземных позвоночных. М.: Наука, 1992. 344 с.
- Воробьева Э.И. Эволюция плечевого пояса Rhipidistia (Crossopterygii) в связи с происхождением тетрапод // Палеонтологический журнал. 1998. № 3. С. 3–11.
- Воробьева Э.И. Морфология humerus у рипидистных Crossopterygii в связи с происхождением тетрапод // Палеонтологический журнал. 2000. № 6. С. 49–59.
- Воробьева Э.И., Лебедев О.А. Новые остеолепидные кистеперые рыбы из девона и карбона восточно-европейской платформы // Палеонтологический журнал. 1986а. № 1. С. 70–77.
- Воробьева Э.И., Лебедев О.А. *Peregrinia krasnovi* – новый вид глиптомин (Crossopterygii) // Палеонтологический журнал. 1986б. № 3. С. 123–126.
- Воробьева Э.И., Лярская Л.А. Остатки кистеперых и двоякодышащих рыб из аматских слоев Латвии и их захоронение. В сб.: Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. Под ред. Обручева Д.В. Вып. 1. М.: Наука, 1968. С. 71–86.
- Воробьева Э.И., Матвеева А.Л. Класс Osteichthyes. Костные рыбы. В кн.: Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Верхний палеозой. Т. III. Под ред. Халфина Л.Л. Новосибирск: Труды СНИИГ-ГИМС. 1962. С. 215–216.
- Воробьева Э.И., Обручев Д.В. Подкласс Sarcopterygii. В кн.: Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. Под ред. Обручева Д.В. М.: Наука, 1964. С. 268–332.
- Воробьева Э.И., Обручева Е.Д. Ризодонтные кистеперые рыбы (сем. Rhizodontidae) из среднепалеозойских отложений Азиатской части СССР. В сб.: Очерки по филогении и систематике рыб и бесчелюстных. Под ред. Воробьевой Э.И. и Яковлева В.Н. М.: Наука, 1977. С. 89–96.
- Воробьева Э.И., Пантелеев Н.В., Колобаева О.В. Чешуи и зубы эндемичных кистеперых рыб из раннего карбона Восточной Сибири // Палеонтологический журнал. 1999. № 1. С. 62–66.
- Воробьева Э.И., Цессарский А.А. К происхождению позвоночных у низших тетрапод // Журнал общей биологии. 1986. Т. 67. № 6. С. 735–746.
- Дружинин А.Н. Общее в строении конечностей Dipnoi и Quadropoda. Труды лаборатории эволюционной морфологии. Т. 1. Вып. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. 68 с.
- Ивахненко М.Ф. Пермские парарептилии СССР. Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 223. М.: Наука, 1987. 159 с.
- Кондратьева М.Г., Обручев Д.В. О возрасте бавлинской свиты Саратовского правобережья // Докл. АН СССР. 1955. Т. 105. № 5. С. 1074–1075.
- Лебедев О.А. Новая кистеперая рыба с территории Центрального девонского поля // Палеонтологический журнал. 1983. № 4. С. 68–75.
- Лебедекина Н.С. Эволюция черепа амфибий. М.: Наука, 1979. 282 с.
- Лярская Л.А. Панцирные рыбы девона Прибалтики. Рига: Зинанте, 1981. 150 с.

- Медведева И.М. Орган обоняния амфибий и его филогенетическое значение. Л.: Наука, 1975. 174 с.
- Новицкая Л.И. Об особенностях современных филогенетических исследований (на примере происхождения челюстноротых позвоночных) // Палеонтологический журнал. 2002. №6. С. 3–14.
- Обручев Д.В. Описание четырех новых видов рыб Ленинградского девона. Материалы ЦНИГРИ, палеонтология и стратиграфия. Вып. 1. 1933. С. 121–130.
- Обручев Д.В. Верхнесилурийские и девонские позвоночные Урала. Материалы ЦНИГРИ. Общая серия. Вып. 2. 1938. С. 36–43.
- Обручев Д.В. Девонские рыбы с р. Курейки. В кн.: Памяти академика В.А. Обручева. Т. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 315–330.
- Обручев Д.В. Материалы по девонским рыбам СССР. Девонские рыбы Минусинского края. Труды Палеонтологического института. Т. 8. № 4. 1941. С. 23–48.
- Обручев Д.В. Положение границы между девоном и карбоном в Минусинской впадине. В кн.: Вопросы геологии Азии. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 325–331.
- Обручев Д.В. Девонские рыбы Минусинской котловины. В кн.: Полевой атлас фауны и флоры девонских отложений Минусинской котловины. Л.: Гостоптехиздат, 1955. С. 45–47.
- Обручев Д.В. Некоторые критерии филогенетических исследований на примере низших позвоночных // Палеонтологический журнал. 1972. № 3. С. 56–71.
- Регель Е.Д. Развитие осевого и хрящевого черепа и его связей с верхним отделом челюстной дуги у *Ranodon sibiricus* (Hypobiiidae, Amphibia). Труды Зоолог. ин-та АН СССР. Т. 46. 1968. С. 5–85.
- Сергиенко А.А. Класс – Osteichthyes. Костные рыбы. В кн.: Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Средний палеозой. Под ред. Халфина Л.Л. Новосибирск: Труды СНИИГТИМС, 1960. Т. 2. Вып. 20. С. 564–567.
- Татаринов Л.П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 256 с.
- Татаринов Л.П. Очерки по теории эволюции. Академич. чтения. М.: Наука, 1987. 223 с.
- Хабаров А.В. О кистеперых из русского карбона // Известия Геологического комитета. 1927. Т. 46. № 4. С. 299–309.
- Шишкин М.А. Морфология древних земноводных и проблема эволюции низших тетрапод. Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 137. М.: Наука, 1973. 260 с.
- Шмальгаузен И.И. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука, 1964. 271 с.
- Agassiz L. Recherches sur les Poissons Fossiles. Vol. II. Neuchatel et Soleure. 1833–1844.
- Agassiz L. Monographie des Poissons fossiles du vieux gres rouge on systeme Devonien (Old Red Sandstone) des Britanniques et de la Russie. Neu-chatel. 1844–1845.
- Ahlberg P.E. Paired fin skeleton and relationships of the fossil group Porolepiformes (Osteichthyes: Sarcopterygii) // Zoological Journal of the Linnean Society. 1989. Vol. 96. P. 119–166.
- Ahlberg P.E. A re-examination of sarcopterygian interrelationships, with special reference to the Porolepiformes // Zoological Journal of the Linnean Society. 1991. Vol. 103. P. 241–287.
- Ahlberg P.E. *Elginerpeton pancheni* and the earliest tetrapod clade // Nature. 1995. Vol. 373. P. 420–425.
- Ahlberg P.E. Postcranial stem tetrapod remains from the Devonian of Scat Craig, Morayshire, Scotland // Zoological Journal of the Linnean Society. 1998. Vol. 122. P. 99–141.
- Ahlberg P.E., Clack J.A. Lower jaws of lower tetra-pods – a review based on the Devonian genus *Acanthostega* // Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences. 1998. Vol. 89. P. 11–46.
- Ahlberg P.E., Jennifer A., Clack J., Lukševičs E. Rapid braincase evolution between *Panderichthys* and the earliest tetrapods // Nature. 1996. Vol. 384. P. 61–64.
- Ahlberg P.E., Johanson Z. Second tristichopterid *Ga-nowindra* (Sarcopterygii, Osteolepiformes) from the Upper Devonian of New South Wales, Australia and phylogeny of the Tristichopteridae // Journal of Vertebrate Paleontology. 1997. Vol. 17. N 4. P. 653–673.
- Ahlberg P.E., Johanson Z. Osteolepiforms and the ancestry of tetrapods // Nature. 1998. Vol. 395. P. 792–794.
- Ahlberg P.E., Lukševičs E., Mark-Kurik E. A near-tetrapod from the Baltic middle Devonian // Palaeontology. 2000. Vol. 43. Part 3. P. 533–548.
- Ahlberg P.E., Milner A.R. The origin and early diversification of tetrapods // Nature. 1994. Vol. 368. P. 507–514.
- Andrews S.M. Interrelationships of crossopterygians. In: Interrelationships of Fishes. Greenwood P.H., Miles R.S. and Patterson C., eds. London: Academic Press (Suppl. № 1 to Zool. Journ. Linn. Soc.). 1973. P. 137–177.
- Andrews S.M. Rhizodont crossopterygian fish from the Dinantian of Foulden, Berwickshire, Scotland, with a reevaluation of this group // Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences. 1985. Vol. 76. P. 67–95.
- Andrews S.M., Westoll T.S. The postcranial skeleton of *Eusthenopteron foordi* Whiteaves // Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences. 1970a. Vol. 68. P. 207–329.
- Andrews S.M., Westoll T.S. The postcranial skeleton of rhipidistian fishes excluding *Eusthenopteron* // Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences. 1970b. Vol. 68. P. 391–486.
- Barkas T.P. Illustrated Guide to the Fish, Amphibian, Reptilia and supposed Mammalian remains of the Northumberland Carboniferous Strata. London: Hutchings. 1873. P. 9–117.
- Beer G.R. The Development of the Vertebrate Skull. Oxford: Oxford University Press, 1937. 552 p.
- Bemis W.E. Paedomorphosis and the evolution of the Dipnoi // Palaeobiology. 1984. Vol. 10, N 3. P. 293–307.
- Benton M.J. Vertebrate Paleontology (second edition). London: Chapman and Hall, 1997. 452 p.
- Bjerring H.C. Does a homology exist between the basicranial muscle and the polar cartilage? In: Problemes actuels de paleontology. Colloq. intern. C.N.R.S. 1967. T. 163. P. 181–213.
- Bjerring H.C. Relationships of coelacanthiforms. In: Interrelationships of fishes. Greenwood P.H., Miles R.S. and Patterson C., eds. London: Academic Press. Suppl. 1 to Zool. Journ. Linn. Soc. 1973. Vol. 53. P. 179–205.
- Bolt J.R. Dissorophoid relationships and ontogeny, and the origin of the Lissamphibia // J. Paleontology. 1977. Vol. 51. P. 235–249.
- Bolt J.R. Lissamphibian origin. In: Origin of the higher groups of tetrapods. Schultze H.-P. and Trueb L. (eds). Ithaca: Cornell University Press, 1991. P. 194–222.
- Bolt J.R., McKay R.M., Witzke B.J., McAdams M.P. A new tetrapod locality in the Mississippian (Lower Carboniferous) of Iowa // Nature. 1988. Vol. 333. P. 768–770.
- Bryant W.L. On the structure of *Eusthenopteron* // Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci. 1919. Vol. 13. P. 1–23.
- Bystrow A.P. Zahnstruktur der Crossopterygier // Acta Zoologica. 1939. Vol. 20. P. 129–155.
- Bystrow A.P. The microstructure of skeleton elements in some vertebrates from Lower Devonian deposits of the USSR // Acta Zoologica. 1959. Vol. 40. N 1. P. 59–83.

- Campbell K.S.W., Barwick R.E. The choana, maxillae, premaxillare and anterior palatal bones of early dipnoans // Proc. Linn. Soc. N.S.W. 1984. Vol. 107. P. 147–170.
- Chang M.-m. The braincase of *Youngolepis*, a Lower Devonian crossopterygians from Junnan, South Western China. Ph.D. Thesis. University of Stockholm. 1982.
- Chang M.-m. "Rhipidistians", dipnoans and tetrapods. In: Origin of the higher groups of tetrapods. Schultze H.-P. and Trueb L., eds. Ithaca, New York: Cornell. University Press, 1991. P. 3–28.
- Chang M.-m., Yu X. A new crossopterygian *Joungolepis praecursor*, gen. et sp. nov., from Lower Devonian of E. Yunnan. China // Sci. Sinica. 1981. Vol. 24. N 1. P. 89–99.
- Chang M.-m., Yu X. Structure and phylogenetic significance of *Diabolichthys speratus* gen. et sp. nov., a new dipnoan – like form from Lower Devonian of Eastern Yunnan, China // Proceeding Linnean Society N.S.W. 1984. Vol. 107. P. 171–184.
- Chang M.-m., Zhu M. A new Middle Devonian osteolepidid from Qujing, Yunnan // Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists. 1993. Vol. 15. P. 183–198.
- Charig A.Y. Systematics in biology: a fundamental comparison of some major schools of thought. In: Problems of Phylogenetic Reconstruction. Yooysey K.A. and Friday A.E. (eds). London: Academic Press, 1982. P. 364–440.
- Clack J.A. The neurocranium of *Acanthostega gunnari* and the evolution of the otic region in tetrapods // A study of fossil vertebrates. Normann D.B., Milner A.R., Milner A.C., eds. // Zoological Journal of the Linnean Society, London. 1998a. Vol. 122. P. 61–97.
- Clack J.A. The Scottish Carboniferous tetrapod *Crassigyrinus scoticus* (Lydekker) – cranial anatomy and relationships // Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences. 1998b. Vol. 88. P. 127–142.
- Clack J.A. A new Lower Carboniferous tetrapod with a mélange of crown group characters // Nature. 1998c. Vol. 394. P. 66–69.
- Clack J.A. The otico-occipital region: origin, ontogeny and the fish – tetrapod transition. In: Mayor events in early vertebrate evolution. Paleontology, phylogeny and development. Ahlberg P.E., ed. London – New York: Taylor & Francis, 2001. P. 392–405.
- Clack J.A., Coates M.J. *Acanthostega gunnari*, a primitive aquatic tetrapod // Bull. Museum Natural History, Paris. 1995. Vol. 17. P. 359–372.
- Cloutier R. The primitive actinistian *Miguashaia bureaui* Schultze (Sarcopterygii). In: Devonian fishes and plants of Miguasha, Quebec, Canada. Schultze H.-P., Cloutier R., eds. München: Verlag, 1996a. P. 227–247.
- Cloutier R. Taxonomic review of *Eusthenopteron foordi*. In: Devonian fishes and plants of Miguasha, Quebec, Canada. Schultze H.-P., Cloutier R., eds. München: Verlag, 1996b. P. 271–284.
- Cloutier R., Ahlberg P.E. Sarcopterygian interrelationships: how far are we from a phylogenetic consensus? // Geobios. Mem spec. 1995. N 19. P. 241–248.
- Cloutier R., Ahlberg P.E. Morphology, characters and the interrelationships of basal sarcopterygians. In: Interrelationships of fishes. Sriaassy M.L.J., Parenti L., Johnson C.D., eds. London: Academic. Press, 1996. P. 445–479.
- Cloutier R., Schultze H.-P. Porolepiform fishes (Sarcopterygii). In: Devonian fishes and plants of Miguasha, Quebec, Canada. Schultze H.-P., Cloutier R., eds. München: Verlag, 1996. P. 248–270.
- Coates M. The Devonian tetrapod *Acanthostega gunnari* Jarvik: postcranial anatomy, basal tetrapod interrelationships and patterns of skeletal evolution // Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences. 1996. Vol. 87. P. 361–421.
- Cope E.D. Synopsis of the families of Vertebrata // Amer. Naturalist. 1889. Vol. 23. №. 2. P. 849–877.
- Daeschler E.B., Shubin N.H., Thomson K.S., Amaral W.A. A Devonian tetrapod from North America // Science. 1994. Vol. 265. P. 639–642.
- Dana J.D. Manual of geology; treating of the principles of the science with special reference to American geological history. 4th ed. New York, Cincinnati: American Book Company. 1896. 320 p.
- Dineley D.L., Loeffler E.J. Biostratigraphy of the Silurian and Devonian gnathostomes of the Euramerica province. In: Paleozoic Vertebrata. Biostratigraphy and Biogeography. Long J.A., ed. London: Belhaven Press, 1993. P. 104–138.
- Eastman C.R. Devonian fishes of the New York formations. N.Y. State Mus. Mem. 1907. Vol. 10. P. 1–235.
- Eastman C.R. Devonian fishes of Iowa. Iowa Geol. Surv., 18 Ann. Rep. (1907). 1908. P. 29–386.
- Eaton T.N. The ancestry of modern Amphibia. Univ. Kans. Publ., Museum Natural History. 1959. Vol. 12. P. 155–180.
- Eichwald E. Lethaea Rossica ou paléontologie de la Russie décrite et figurée. Vol. 1–3. Stuttgart, 1853–1861.
- Eschmeyer W.K. Catalogue of fishes. Vol. 3. S.-Francisco: California Acad. Sci., 1998. P. 1821–2905.
- Forey P.L. Relationships of lungfishes. The biology and evolution of lungfishes. (J. Morphol. Suppl.). Bemis W.E., Burggren W.W., Kemp N.E., eds. New York: Liss, 1987. P. 75–91.
- Forey P.L., Ahlberg P.E., Luksevičs E., Zupins I. A new coelacanth from the Middle Devonian of Latvia // Journal of Vertebrate Paleontology. 2000. Vol. 20. N 2. P. 243–252.
- Forey P.L., Gardiner B.G., Patterson C. The lungfish, the coelacanth and the cow revisited. In: Origin of the higher groups of tetrapods. Schultze H.-P and Trueb L., eds. Ithaca, New York: Cornell. University Press. 1991. P. 145–175.
- Fox R.C., Campbell K.S.W., Barwick R.E., Long J.A. A new osteolepiform fish from the Lower Carboniferous Raymond formation, Drummond Basin, Queensland. Mem. of the Queensland Museum. 1995. Vol. 38. Pt. 1. P. 97–221.
- Gaffney E.S. Tetrapod monophyly: a phylogenetic analysis // Bull. Carneg. Museum Natural History. 1979. Vol. 13. P. 92–105.
- Gardiner B.G. Catalogue of Canadian fossil fishes. Roy. Ontario Museum Life Sciences. Contributions 68. 1966. 154 p.
- Gardiner B.G. Fish – tetrapod relationships. Proc. XXVII Intern. Geol. Congr. Moscow. 1984. Vol. 2. P. 35.
- Goodrich E.S. On the dermal fin-rays of fishes. Living and extinct // Qumart. Journ. Micr. Sci. 1904. Vol. 47. P. 465–522.
- Goodrich E.S. Vertebrata craniata. First fascicle: Cyclostomes and fishes. A treatise on zoology. Lankester E.R., ed. 1909. Vol. 9. 518 p.
- Gorr T., Kleinschmidt T., Fricke H. Close tetrapod relationships of the coelacanth *Latimeria* indicated by haemoglobin sequences // Nature. 1991. Vol. 351. P. 394–397.
- Gould S.J. Ontogeny and phylogeny. Cambridge (Mass). London: Belknap Press. 1977. 501 p.
- Graham-Smith W. The tail of fishes // Proc. Zool. Soc. London. 1936. P. 595–608.
- Grassé P.-P. Traité de Zoologie. Anatomie, éthologie, systématique. Agnathes et Poissons. Grassé P., ed. Paris: Masson, 1958. Vol. 13. Fac. 3. P. 1813–2758.
- Gregory W.K., Raven H.C. Studies on the origin and early evolution of paired fins and limbs // Ann. New York Acad. of Sci. 1941. Vol. 42. N 3. P. 293–353.
- Gross W. Fische des mitleren Old Red Sud-Livlands // Geol. Palaontol. Abhandl. N.F. 1930. Bd. 22 (N.F. 18). S. 123–156.

- Gross W. Die Fische des baltischen Devons // *Palaeontographica*. 1933a. Abt. A. Bd. 79. S. 1–74.
- Gross W. Die unterdevonischen Fische und Gigantostraken von Overath // *Abhandl. N.F.*, Preuss. Geol. Landesants. 1933b. H. 145. S. 41–77.
- Gross W. Histologische Studien am Außenskelett fossil Agnathen und Fische // *Palaeontographica*. 1935. Abt. A. Bd. 83. S. 1–60.
- Gross W. Neue Crossopterygier aus dem baltischen Oberdevon // *Zbl. Mineral., Geol. und Paläontol.* 1936a. Abt. B. № 2. S. 69–78.
- Gross W. Beiträge zur Osteologie baltischer und rheinischer Devon – Crossopterygier // *Palaeontol. Z.* 1936b. Bd. 18. S. 129–155.
- Gross W. Über den Unterkiefer einiger devonischer Crossopterygier // *Abhandl. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Kl.* 1941. Bd. 7. S. 1–51.
- Gross W. Die Fischfaunen des baltischen Devons und ihre biostratigraphische Bedeutung // *Korrespondenzblatt der Naturforscher – Vereins zu Riga*. 1942. Bd. 64. S. 373–436.
- Gross W. Die Agnathen und Acanthodier des obersilurischen Beyrichienenkalks // *Palaeontographica*. 1947. Abt. A. Bd. 96. S. 91–161.
- Gross W. Über Crossopterygier and Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon im Zusammenhang einer vergleichenden Untersuchung des Porenkanalsystems paläozoischer Agnathen und Fische // *Kungliga svenska Vetenskaps. Akademiens Handlingar* (5 ser.). 1956. Vol. 5. N 6. S. 1–140.
- Gross W. Polyphyletische Stämme in System der Wirbeltiere? // *Zool. Anz.* 1964. Bd. 173. S. 1–22.
- Gross W. *Onychodus jaekeli* Gross (Crossopterygii, Oberdevon), Bau des Symphysenknorpels und seiner Zähne // *Senckenbergiana Lethaea*. 1965. Bd. 46a. S. 123–131.
- Gross W. Kleine Schuppenkunden // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, *Abhandl.* 1966. Bd. 125. S. 29–48.
- Hay O.P. Second bibliography and catalogue of the fossil Vertebrate of North America. Vol. 1-2. Washington: Carnegie Inst. Publ. 1929. 1074 p.
- Hecht M.K. Phylogenetic inference and methodology as applied to the vertebrate record // *Evolutionary Biology*. 1976. Vol. 9. P. 335–363.
- Hennig W. *Phylogenetic Systematics*. Urbana: University Illinois Press, 1966. 263 p.
- Hinchliffe J.R., Vorobyeva E.I., Geraudie J. Is there a tetrapod developmental bauplan underlying limb evolution: evidence from a teleost fish and from urodele and anuran amphibians? Major events in the evolution of the lower tetrapods. Alberg P.E., ed. London: Taylor & Francis, 2001. P. 386–399.
- Holmes E.B. Are lungfishes the sister group of tetrapods? // *Biol. J. Linn. Soc.*, London. 1985. Vol. 25. P. 379–397.
- Holmgren N., Stensiö E. Krania und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische // *Handbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere*. Bd. 4. Bolk L., Göppert E., Kallius E., Lubosch W., eds. Berlin, Wien: Urban and Schwarzenberg, 1936. S. 233–500.
- Huene E.V. Ein *Onychodus* aus dem oberschleisischen Kohlengebirge. *Ber. Reichsamt Bodenforsch. Berlin*, 1943. S. 99–101.
- Hussakov L., Bryant W.L. Catalog of the fossil fishes in the Museum of the Buffalo Society of Natural Sciences // *Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci.* 1918. Vol. 11. P. 1–345.
- Huxley T.H. Preliminary essay upon the systematic arrangement of the fishes of the Devonian epoch // *Mem. Geol. Surv. U. Kingd.*, 1859. 10 dec. P. 1–46.
- Janvier P., Termier G., Termier H. The osteolepiform rhipidistian fish *Megalichthys* in the Lower Carboniferous of Morocco, with remarks on the paleobiography of the Upper Devonian and Permo-Carboniferous osteolepids // *Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Monatsh.* 1979. H. 1. S. 7–14.
- Janvier P. Osteolepid remains from the Devonian of the Middle East, with particular reference to the endoskeletal shoulder girdle // *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates*. Panchen A., ed. London: Acad. Press, 1980. P. 223–254.
- Janvier P. Les nouvelles conceptions de la phylogénie et de la classification des “agnathes” et des sarcopterygiens // *Oceanis*. 1986. Vol. 12. P. 123–138.
- Jarvik E. On the species of *Eusthenopteron* found in Russia and the Baltic States // *Bull. Geol. Inst. Uppsala*. 1937. Vol. 27. N 8. P. 63–127.
- Jarvik E. On the structure of the snout of crossopterygians and lower gnathostomes in general // *Zool. Bidr. Uppsala*. 1942. Vol. 21. P. 237–671.
- Jarvik E. On the dermal bones, sensory canals and pit lines of the skull in *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, with some remarks on *E. sävesöderberghi* Jarvik // *Kungliga svenska Vetenskaps. Akademiens Handlingar*. 1944a. Vol. 21. N 3. P. 1–48.
- Jarvik E. On the exoskeletal shoulder-girdle of teleostomian fishes, with special reference to *Eusthenopteron foordi* Whiteaves // *Kungliga svenska Vetenskaps. Akademiens Handlingar*. 1944b. Vol. 21. N 7. P. 1–32.
- Jarvik E. On the morphology and the taxonomy of the Middle Devonian osteolepid fishes of Scotland // *Kungliga svenska Vetenskaps. Akademiens Handlingar*. 1948. Vol. 25. N 1. P. 1–301.
- Jarvik E. On the Middle Devonian Crossopterygians from the Hornelen Field in Western Norway // *Arsbok. University Bergen Naturvit. rekke*. 1949. N 8. P. 1–48.
- Jarvik E. Note on Middle Devonian crossopterygians from the eastern part of Gauss Halvö, East Greenland. With an appendix: an Attempt at a correlation of the Upper Old Red Sandstone of East Greenland with the marine sequence // *Medd. Grønland*. 1950a. Vol. 149. N 6. P. 1–20.
- Jarvik E. On some osteolepiform crossopterygians from the Upper Old Red Sandstone of Scotland. *Kungliga svenska Vetenskaps. Akademiens Handlingar*. (4 ser.). 1950b. Vol. 2. N 2. P. 1–35.
- Jarvik E. Middle Devonian vertebrates from Canning Land and Wegeners Halvö (East Greenland). II. Crossopterygii // *Medd. Grønland*. 1950c. Vol. 96. N 4. P. 1–132.
- Jarvik E. On the fish-like tail in the ichthyostegid stegocephalians with descriptions of a new stegocephalian and a new crossopterygian from the Upper Devonian of East Greenland // *Medd. Grønland*. 1952. Vol. 114. P. 1–90.
- Jarvik E. On the visceral skeleton in *Eusthenopteron* with a discussion of the parasphenoid and palatoquadrate in fishes // *Kungliga svenska Vetenskaps. Akademiens Handlingar*. (4 ser.). 1954. Vol. 5. N 1. P. 3–104.
- Jarvik E. The oldest tetrapods and their forerunners // *Scient. Mon.*, N.Y. 1955. Vol. 80. P. 141–154.
- Jarvik E. Dermal finrays and Holmgren’s principle of delamination // *Kungliga svenska Vetenskaps. Akademiens Handlingar*. (4 ser.). 1959. Vol. 6. N. 1. P. 1–51.
- Jarvik E. The composition of the intermandibular division of the head in fish and tetrapods and the diphyletic origin of the tetrapod tongue // *Kungliga Svenska Vetenskaps. Akademiens Handlingar*. (4 ser.). 1963. Vol. 9. N 1. P. 1–74.
- Jarvik E. Remarks on the structure of the snout in *Megalichthys* and certain other rhipidistian Crossopterygii // *Arkiv Zoology, Uppsala* (2ser.). 1966. Vol. 19. P. 41–98.
- Jarvik E. Aspect of vertebrate phylogeny. In: *Current problems of Lower Vertebrate Phylogeny*. Nobel Symposium 4. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1968. P. 497–527.

- Jarvik E. Middle and Upper Devonian Porolepiformes from East Greenland with special reference to *Glyptolepis groenlandica* n.sp. and a discussion on the structure of the head in the Porolepiformes // *Medd. Grønland*. 1972. Vol. 187. N 2. 307 p.
- Jarvik E. Basic structure and evolution of vertebrates. London, New York: Academic Press, 1980. Vol. 1. 575 p. Vol. 2. 337 p.
- Jarvik E. Devonian osteolepiform fishes from East Greenland // *Medd. Grønland*. 1985. Vol. 13. P. 1–52.
- Jarvik E. The evolutionary importance of *Eusthenopteron foordi* (Osteolepiformes). In: Devonian fishes and plants of Miguasha, Quebec, Canada. Schultze H.-P., Cloutier R., eds. München: Verlag, 1996a. P. 285–315.
- Jarvik E. The Devonian tetrapod *Ichthyostega* // *Fossils and Strata*. 1996b. Vol. 40. P. 1–213.
- Jessen H. Struniiformes. In: *Traite de Paleontologie*. Ed. Piveteau J. 1966a. Vol. 4 (3). P. 387–396.
- Jessen H. Die Grossopterygier des Oberen Plattenkalkes (Devon) der Bergisch-Gladbach-Paffrather Mulde (Rheinisches Schiefergebirge) unter Berücksichtigung von amerikanischem und europäischem *Onychodus*-Material // *Arkiv Zoology*. 1966b. Vol. 18. N 2. P. 305–385.
- Jessen H. The position of the Struniiformes: *Strunius* and *Onychodus* among the crossopterygians. *Colloques Intern. C.N.R.S., Paris*. 1967. N 163. P. 173–180.
- Jessen E. Weitere Fischreste aus dem Oberen Plattenkalk der Bergisch-Gladbach - Paffrather Mulde (Oberdevon, Rheinisches Schiefergebirge) // *Palaeontographica*. 1973. Abt. A. Bd. 143A. S. 159–187.
- Jessen E. A new choanate fish, *Powichthys thorsteinssoni* n.g., n.sp., from the early Lower Devonian of the Canadian Arctic Archipelago. *Colloq. Intern. C.N.R.S., Paris*. 1975. N 218. P. 213–222.
- Jessen E. Lower Devonian Porolepiformes from the Canadian Arctic with special reference to *Powichthys thorsteinssoni* Jessen // *Palaeontographica*. 1980. Abt. A. Bd. 167. S. 80–214.
- Joss J., Longhurst T. Lungfish paired fins. In: Mayor events in early vertebrate evolution. Paleontology, phylogeny and development. Ahlberg P.E., ed. London, New York: Taylor & Francis, 2001. P. 371–376.
- Joung G.C., Long J.A., Ritchie A. Crossopterygian fishes from the Devonian of Antarctica: systematics, relationships and biogeographic significance // *Records of the Australian Museum*. Supplement. 1992. Vol. 14. 77 p.
- Jurgens J.D. The morphology of the nasal region of Amphibia and its bearing on the phylogeny of the group // *Annal. University Stellenbosch*. 1971. Vol. 46. P. 3–146.
- Kade G. Über die Devonischen Fischreste eines Diluvialblockes. Programm Königl. Realshule zur Mezeritz. 1858. S. 1–23.
- Karatajute-Talimaa V.N. The Devonian of Lithuania. In: Materials of 21 Section Intern Geol. Congress. Acad. Sci. Lithuan SSR, Vilnius: Geol. Geogr. Inst. 1960. P. 79–85.
- Kiaer J. Upper Devonian fish remains from Ellesmere Land with remarks on Drepanaspis. *Norsk Videnskaps. Acad. 2nd Norwegian Arctic Expedition*. 1915. Vol. 33. P. 1–56.
- Kulczycki J. Porolepis (Crossopterygii) from the Lower Devonian of the Holy Cross Mountains // *Acta Palaeontologica Polonica*. 1960. Vol. 5. P. 65–106.
- Lebedev O.A. Morphology of a new osteolepidid fish from Russia // *Bullet. de la Museum national d'Histoire naturelle, Paris*. (4 ser.). 1995a. Vol. 17 (section C: Sciences de la Terre). P. 287–341.
- Lebedev O. Middle Famennian (Upper Devonian) Chondrichthyans and Sarcopterygians from Oryol region, Central Russia // *Geobios*. 1995b. N 19. P. 361–368.
- Lebedev O.A., Coates M. The postcranial skeleton of the Devonian tetrapod *Tulerpeton curtum* Lebedev // *Zoological Journal of the Linnean Society, London*. 1995. Vol. 114. P. 307–348.
- Lehman J.-P. Crossopterygii. In: *Traité de Palaeontologie*. Ed. Piveteau I. 1966. Vol. 4. N 3. P. 301–387, 398–412.
- Long J.A. A new Osteolepidid fish from the Upper Devonian Gogo formation, Western Australia // *Records of the Western Australian Museum*. 1985a. Vol. 12. N 3. P. 361–377.
- Long J.A. New information on the head and shoulder girdle of *Ganowindra grossi* Thomson, from the Upper Devonian Mandagery Sandstone, New South Wales // *Records of the Western Australian Museum*. 1985b. Vol. 37. P. 91–99.
- Long J.A. The structure and relationships of a new osteolepiform fish from the Late Devonian of Victoria, Australia // *Alcheringa*. 1985c. Vol. 9. P. 1–22.
- Long J.A. An unusual osteolepiform fish from the Late Devonian of Victoria, Australia // *Palaeontology*. 1987. Vol. 30. P. 839–852.
- Long J.A. A new rhizodontiform fish from the Early Carboniferous of Victoria, Australia, with remarks on the phylogenetic position of the group // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1989. Vol. 9. N 1. P. 1–17.
- Long J.A. Heterochrony and the origin of tetrapod // *Lethaia*. 1990. Vol. 23. P. 157–166.
- Long J.A. The rise of fishes: 500 million year of evolution. Baltimore and London: Publ. John Hopkins Univ. press. 1995. P. 1–200.
- Long J.A., Barwick R.E., Campbell K.S.W. Osteology and functional morphology of the osteolepiform fish *Gogoniasus andrewsae* Long, 1985 from the Upper Devonian Gogo formation, Western Australia // *Records of the Western Australian Museum*. 1997. Vol. 53. (Supplement). P. 1–89.
- Maisey J. Heads and tails: a chordate phylogeny // *Cladistics*. 1986. Vol. 2. P. 201–256.
- Marshall Ch., Schultze H.-P. Relative importance of molecular, neontological, and paleontological data in understanding the biology of the vertebrate invasion of land // *Journal of Molecular Evolution*. 1992. Vol. 35. P. 93–101.
- McCoy F. On some new ichthyolites from the Scotch Old Red Sandstone // *Annal. Mag. Nature Hist.* (2). 1848. Vol. 2. P. 297–312.
- McCoy F. Descriptions of the British Palaeozoic fossils in the Geological Museum of the University of Cambridge. Cambridge. 1855. 661 p.
- Meyer A., Dolven S.I. Molecules, fossils, and the origin of tetrapods // *Journal of Molecular Evolution*. 1992. Vol. 35. P. 102–113.
- Meyer A., Wilson A.C. Origin of tetrapod inferred from their mitochondrial DNA affiliation to lungfish // *Journal of Molecular Evolution*. 1990. Vol. 31. P. 359–364.
- Meyer A., Wilson A.C. Coelacanth's relationships // *Nature*. 1991. Vol. 353. P. 19.
- Miles R.S. Relationships of acanthodians // *Interrelationships of fishes*. Greenwood P.H., Miles R.S. and Patterson C., eds. London: Academic Press. 1973. P. 63–103.
- Miles R.S. The relationships of the Dipnoi. *Colloq. Intern. C.N.R.S.* 1975. N 218. P. 133–148.
- Millot J., Anthony J. Anatomie de *Latimeria chalumnae*. 1. Squelette et muscles. Paris: Cent. natn. Rech. Scient., 1958. 122 p.
- Millot J., Anthony J. Anatomie de *Latimeria chalumnae*. 2. Systeme nerveux et organes des sens. Paris: Cent. natn. Rech. Scient., 1965. 131 p.
- Milner A.R. The relationships and origin of living amphibians. In: *Phylogeny and classification of the Tetrapods*. Benton M., ed. Oxford: Clarendon Press, 1988. P. 59–102.

- Milner A.R., Smithson T.R., Milner A.S., Coates M.I., Rolf W.D. The search for early tetrapods // *Modern Geology*. 1986. Vol. 10. P. 1–28.
- Moy-Thomas J.A., Miles R.S. *Palaeozoic Fishes*. London: Chapman and Hall, 1971. 259 p.
- Nelson G. Gill arches and the phylogeny of fishes, with notes on the classification of vertebrates // *Bull. Amer. Museum Natur. History*. 1969. Vol. 141. N 4. P. 479–552.
- Newberry J.S. Fossil fishes from the Devonian rocks of Ohio // *Amer. J. Sci.* 1857. Vol. 24. N 70. P. 147–149.
- Newberry J.S. *Palaeozoic fishes of North America*. Monographs of the United States Geological Survey, Washington. 1889. Vol. 16. P. 1–228.
- Normark B.B., McCune A.R., Harrison R.G. Phylogenetic relationships of neopterygian fishes, inferred from mitochondrial DNA sequences // *Journal Molecular Evolution*. 1991. Vol. 8. P. 819–834.
- Northcutt R.G. Lungfish neural characters and their bearing on sarcopterygian phylogeny // *The biology and evolution of lungfishes*. (J. Morphol. Suppl.). Bemis W., Burggren W.W., Kemp N.E., eds. New York: Liss, 1987. P. 277–297.
- Ørvig T. Remarks on the vertebrate fauna of the Lower Upper Devonian of Escuminac Bay, P.Q., Canada, with special reference to the porolepiform crossopterygians // *Arkiv Zoology*. 1957. Vol. 10. N 6. P. 367–426.
- Ørvig T. Vertebrates of the Wood Bay Group and the position of the Emsian-Eifelian boundary in the Devonian of Westspitsbergen // *Lethaia*. 1969. Vol. 2. N 3–4. P. 273–328.
- Owen R. On the structure of fossil teeth for which is proposed the Name of *Dendrodus* // *Micr. a. Struct. Research Journ.* 1841. Vol. 1. P. 4–8, 17–20.
- Owen R. An account of the microscopical structure of certain fossil teeth from the environs of Riga, by which they are determined to belong to the genus *Dendrodus* of sauroid fishes. In: *The geology of Russia in the Europe and the Ural Mountains*. Murchison R., Verneuil E., Keyserling A., eds. 1845. Vol. 1. App. B. P. 635–636.
- Owen R. On the mandible and mandibular teeth of coelodonts // *Geol. Mag.* 1867. Vol. 4. P. 59–63.
- Panchen A.L. The nostrils of choanate fishes and early tetrapods // *Biol. Revue Cambridge Philosophical Society*. 1967. Vol. 42. P. 374–420.
- Panchen A.L., Smithson T.R. Character diagnosis, fossils and the origin of tetrapods // *Biological. Revue Cambridge Philosophical Society*. 1987. Vol. 62. P. 341–438.
- Pander Ch. Über die Saurodipteren, Dendrodonten, Glyptolepiden und Cheirolepiden des Devonischen Systems in Russland. *Acad. Imp. Sci. Mem, St.-Petersbourg* (7). 1860. Vol. 36. 805 p.
- Patten W. The evolution of the vertebrates and their kin. Philadelphia. 1912. P. 1–486.
- Patterson C. Cladistics // *Biologist*. 1980a. Vol. 27. P. 234–240.
- Patterson C. Origin of tetrapods: historical introduction to the problem. In: *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates*. Panchen A.L., ed. London, New York: Academic Press, 1980b. Vol. 15. P. 159–175.
- Paul V. Uusi anmeid *Osteolepise koljukatuze ja alaloua ahitusest* // *Easti Loodus*. 1940. N 3. P. 134–137.
- Popper K.R. *The logic of scientist discovery*. New York: Harper Torchbooks, 1968.
- Rackoff J.S. The origin of the tetrapod limb and the ancestry of tetrapods. In: *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates*. Panchen A.L., ed. London, New York: Academic Press, 1980. P. 255–292.
- Ricqlès A. de, Laurin M. The origin of tetrapods. In: *Current studies in Herpetology*. Miaud C, Guyétant R., eds. Proc. of 9 Ord. Gener Meeting SEN. France: Le Bourget du Lac., 1999. P. 23–33.
- Roček Z. Cranial anatomy of frogs of the family Pelobatidae Stanius, 1856, with outlines of their phylogeny and systematics // *Acta University Carolina biologica*. 1980. Vol. 1/2. 168 p.
- Rohon J.V. Die Dendrodonten des Devonischen Systems in Russland // *Mem. Acad. Imp. Sci. St.-Petersb.* (VII). 1889. Bd. 36. № 14. 53 S.
- Rohon J.V. *Holoptychius* – Schuppen in Russland // *Bulletin de l'Academie Imperiale des Sciences de St.-Petersburg*. 1890. T. 2. № 34. P. 17–29.
- Romer A.S. The braincase of the Carboniferous crossopterygian *Megalichthys nitidus* // *Bull. Museum. Compar. Zoology Harvard College*. 1937. Vol. 82. P. 1–73.
- Romer A.S. Herpetichthyes, Amphibioidea, Choanichthyes or Sarcopterygii? // *Nature*. 1955. Vol. 176. P. 126.
- Romer A.S. *Vertebrate paleontology*. 3rd ed. Chicago. 1966. 468 p.
- Rosen D., Forey P., Gardiner B.S., Patterson C. Lungfishes, tetrapods, palaeontology and plesiomorphy // *Bull. Amer. Museum. Natur. History*. 1981. Vol. 167. № 4. P. 159–276.
- Säve-Söderbergh G. Preliminary note on Devonian stegocephalians from East Greenland. København. // *Medd. Grønland*. 1932. Bd. 94. P. 1–107.
- Säve-Söderbergh G. The dermal bones of the head and the lateral line system in *Osteolepis macrolepidotus* Agassiz // *Nova Acta Roy. Soc. Scient. Uppsala*, (4). 1933. Vol. 9. P. 1–129.
- Säve-Söderbergh G. On the morphology of Triassic stegocephalians from Spitsbergen, and the interpretation of the endocranium in the Labyrinthodontia // *Kunglinga svenska Vetenskaps. Akademiens Handlingar*. (3 ser.). 1936. Vol. 16. P. 1–181.
- Säve-Söderbergh G. On the Paleozoic stratigraphy of Canning Land, Wegener Peninsula, and Depot. Island (East Greenland). København // *Medd. Grønland*. 1937. Bd. 96 (5). P. 1–41.
- Säve-Söderbergh G. Notes on the dermal bones of the head in *Osteolepis macrolepidotus* // *Zool. Bidrag Uppsala*. 1941. Vol. 20. P. 523–542.
- Schaeffer B. The rhipidistian – amphibian transition // *American Zoologist*. 1965. Vol. 5. P. 267–276.
- Schaeffer B. The origin and basic radiation of the Osteichthyes. In: *Current problems of lower vertebrate phylogeny*. Ed. Ørvig T. Nobel. symposium. Vol. 4. Stockholm: Almqvist, 1968. P. 207–222.
- Schultze H.-P. Die Faltenzähne der rhipidistian Crossopterygier, der Tetrapoden und der Actinopteryger – Gattung Lepidosteus // *Palaeontographica Ital.* 1969. Vol. 69. P. 63–136.
- Schultze H.-P. Crossopterygier mit heterozeker Schwanzflosse aus dem Oberdevon Kanadas, nebst einer Beschreibung von Onychodontida – Resten aus dem Mitteldevon Spaniens und dem Karbon der USA // *Palaeontographica, A.* 1973. Bd. 143. S. 188–208.
- Schultze H.-P. Osteolepididae Rhipidistia (Pisces) aus dem Pennsylvanian von Illinois/USA // *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaeontologie, Abhandl.* 1974. N 1. S. 29–50.
- Schultze H.-P. Crossopterygier – Schuppen aus dem obersten Oberdevon Lettlands (Osteichthyes, Pisces) // *Neues Jahrb. Geol. und Palaeontol., Monatsh.* 1980. H. 4. S. 215–228.
- Schultze H.-P. Juvenile specimens of *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, 1881 (osteolepiform rhipidistian, Pisces) from

- the Late Devonian of Miguasha, Quebec, Canada // *Journal of Vertebrate Palaeontology*. 1984. Vol. 4. P. 1–16.
- Schultze H.-P. Dipnoans as sarcopterygians. In: *The biology and evolution of lungfishes*. Bemis W.E., Burrigren W.W. and Kemp N.E. (eds.). (J. Morphol. Suppl. 1, 1986). New York: Liss, 1987. P. 39–74.
- Schultze H.-P. A comparison of controversial Hypotheses on the origin of Tetrapods. In: *Origin of the higher groups of tetrapods*. Schultze H.-P and Trueb L. (eds.). Ithaca: Cornell. University Press, 1991. P. 29–67.
- Schultze H.-P. Osteichthyes: Sarcopterygii. In: *The fossil record*. Ed. Benton M.J. Vol. 2. London: Chapman and Hall, 1993. P. 657–663.
- Schultze H.-P. Comparison of hypotheses on the relationships of sarcopterygians // *Syst. Biol.* 1994. Vol. 43. N 2. P. 155–173.
- Schultze H.-P. The elpistostegid fish *Elpistostege*, the closest the Miguasha fauna comes to a tetrapod. In: *Devonian fishes and plants of Miguasha, Quebec, Canada*. Schultze H.-P. and Cloutier R. (eds.). München: Dr. Fridrich Pfeil, 1996. P. 348–368.
- Schultze H.-P., Arsenault M. The panderichthyid fish *Elpistostege*: a close relative of tetrapods? // *Palaeontology*. 1985. Vol. 28. P. 293–309.
- Schultze H.-P., Arsenault M. *Quebecius quebecensis* (Whiteaves), a porolepiform crossopterygian (Pisces) from the Late Devonian of Quebec, Canada // *Canad. J. Earth Sci.* 1987. Vol. 24. P. 2351–2361.
- Schultze H.-P., Campbell K.S.W. Characterisation of the Dipnoi, a monophyletic group. In: *The biology and evolution of lungfishes*. (J. Morphol. Suppl. 1, 1986). Bemis W., Burrigren W.W., Kemp N.E. (eds.). New York: Liss, 1987. P. 25–37.
- Schultze H.-P., Cloutier R. Comparison of the Escuminac Formation ichthyofauna with other late Givetian/ Early Frasnian ichthyofaunas. In: *Devonian fishes and plants of Miguasha, Quebec, Canada*. Schultze H.-P. and Cloutier R. (eds.). München: Dr. Fridrich Pfeil, 1996. P. 348–368.
- Schultze H.-P., Chorn J. Sarcopterygian and other fishes from the Marine Upper Devonian of Colorado, USA // *Mitteilungen Museum Naturkunde Berlin, Geo-wiss. Reihe*. 1998. Bd. I. N 1. P. 53–72.
- Schultze H.-P., Cumbaa S.L. Dialipina and the characters of basal actinopterygians. In: *Major events in early Vertebrate evolution*. Ed. Ahlberg P.E. Systematic Association, Special Volume, ser. 61. London, New York: Taylor & Francis. 2001. P. 315–331.
- Sedgwick A., Murchison R.I. On the structure and relations of the deposits contained between the North of Scotland. London // *Geol. Soc. Trans.* 1829. Vol. 3. Ser. 2. P. 125–160.
- Shubin N.H. The evolution of paired fins and the origin of tetrapod limbs // *Evolutionary Biology*. 1995. Vol. 28. P. 39–86.
- Shubin N., Tabin C., Carroll S. 1997. Fossils, genes and the evolution of animal limbs // *Nature*. Vol. 388. P. 638–648.
- Smith M.M., Chang M.-m. The dentition of *Diabolepis speratus* Chang et. Yu, with further consideration of its relationships and the primitive dipnoan dentition // *Journal of vertebrate paleontology*. 1990. Vol. 10. P. 420–433.
- Smithson T.R., Carroll R.L., Panchen A.L., Andrews S.M. *Westlothiana lizae* from the Viséan of East Krikon, West Lothian, Scotland, and amniote stem // *Transaction of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*. 1994. Vol. 84. P. 383–412.
- Stensiö E. Notes on certain crossopterygians // *Proc. Zool. Society London*. 1922. Vol. 84. P. 1241–1971.
- Stensiö E. Note on the caudal fin of *Eusthenopteron* // *Arkiv Zoology*. 1925. Vol. 17 (B). P. 1–3.
- Stensiö E. Upper Denonian vertebrates from East Greenland // *Medd. Grönland*. 1931. Vol. 86. P. 1–212.
- Stensiö E. Kraniaum und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische. In: *Handlungen und Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. 1936. Bd. 4. S. 233–500.
- Stensiö E. The sensory lines and dermal bones of the cheek in fishes and amphibians // *Kungliga svenska Vetenskaps. Akademiens Handlingar*. 1947. Ser. 3. Vol. 24. P. 1–95.
- Sternberg R.M. Cranial morphology of *Eusthenopteron* // *Univ. of Toronto Studies. Geol. ser.* 1941. N 45. P. 1–49.
- Szarski H. The origin of Amphibia // *Quart. Rev. Biol.* 1962. Vol. 37. P. 189–241.
- Thomson K.S. Rhipidistian classification in relation to the origin of the tetrapod // *Breviora Museum Compar Zoology*. 1962. Vol. 177. P. 1–12.
- Thomson K.S. The comparative anatomy of the snout in rhipidistian fishes // *Bulletin Museum. Compar. Zoology Harvard University*. 1964a. Vol. 131. P. 313–357.
- Thomson K.S. Revised generic diagnoses of the fossil fishes *Megalichthys* and *Ectosteorhachis* (family Osteolepididae) // *Bulletin Museum Compar. Zoology Harvard University*. 1964b. Vol. 131. P. 283–311.
- Thomson K.S. *Glyptolepis* from the Middle Devonian of Scotland // *Postilla, Yeal. Univ.* 1966. Vol. 99. P. 1–10.
- Thomson K.S. Mechanism of intracranial kinetics in fossil rhipidistian fishes (Crossopterygii) and their relatives // *Zool. Journal of Linnean Society*. 1967. Vol. 46. P. 223–253.
- Thomson K.S. A critical review of the diphyletic theory of rhipidistian – amphibian relationships. In: *Current problems of Lower Vertebrate phylogeny*. Ed. Ørvig T. Stockholm: Almqvist and Wiksell, 1968. P. 285–305.
- Thomson K.S. Observations on a new rhipidistian fish from the Upper Devonian of Australia // *Palaeontographica*. 1973. Bd. 143A. S. 209–220.
- Thomson K.S. On the biology of cosmine // *Bull. Peabody Mus. nat. Hist.* 1975. Vol. 40. P. 1–59.
- Thomson K.S. The faunal relationships of rhipidistian fishes (Crossopterygii) from the Catskill (Upper Devonian) of Pennsylvania // *J. Paleontology*. 1976. Vol. 50. P. 1203–1208.
- Thomson K.S. On the individual history of cosmine and a possible electroreceptive function of the pore – canal system in fossil fishes // *Problems of vertebrates evolution*. Andrews S.M., Miles R.S., Walker A.C. (eds.). London: Acad. Press, 1977. P. 247–270.
- Thomson K.S. The ecology of Devonian lobefinned fishes // *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates*. Ed. Panchen A.L. New York: Acad. Press, 1980. P. 187–222.
- Thomson K.S., Hahn K. Growth and form in fossil rhipidistian fishes (Grossopterygii) // *J. Zooogy*. 1968. Vol. 156. P. 199–223.
- Thomson K.S., Vaughn P.P. Vertebral structure in Rhipidistia (Osteichthyes, Crossopterygii) with description of a new Permian genus // *Postilla, Yeal. Univ.* 1968. Vol. 127. P. 1–19.
- Traill T.S. Notice of the fossil fishes found in the Old Red Sandstone formation of Orkney, particularly of an underscribed specimen, *Diplopterus Agassiz* // *Proc. Roy. Phys. Soc. Trans., Edinburgh*. 1841. Vol. 15 (1). P. 89–92.
- Traquair R.H. On the cranial osteology of *Rhizodopsis* // *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh*. 1881. Vol. 30. P. 167–179.
- Traquair R.H. Notes on the nomenclature of the fishes of the Old Red Sandstone of Great Britain // *Geol. Mag. (3)*. 1888. Vol. 5. P. 505–517.
- Traquair R.H. Notes on the Devonian Fishes of Scaumenac Bay and Campbelltown in Canada // *Geol. Mag.* 1890. Vol. 7. P. 15–22.

- Traquair R.H.* Achanarras Revisted. // Proc. Roy. Phys. Soc., Edinburgh. 1894. Vol. 12. 396 p.
- Traquair R.H.* Extinct Vertebrate Animals of the Moray Firth Area. In: A Vertebrate Fauna of the Moray Basin. Vol. 2. Harvie-Brown J.A., Buckley T.E. (eds.). Edinburgh: Constable, 1895. P. 235–285.
- Trautschold H.* Ueber *Dendrodus* und *Coccosteus*. Verhandl. Russ. mineral. Ges. (2). 1880. Bd. 15. S. 139–155.
- Trautschold H.* Ueber vermeintliche Dendrodonten // Z. Dtsch. Geol. Ges. 1889. Bd. 41. S. 621–634.
- Vorobyeva E.I.* Evolutionary modifications of the teeth structures in the Palaeozoic Crossopterygii // Journal of Palaeontological Society of India. 1977. Vol. 20. P. 16–20.
- Vorobyeva E.I.* Observation of two rhipidistian fishes from the Upper Devonian of Lode, Latvia // Zoological Journal of the Linnean Society. 1980. Vol. 70. P. 191–201.
- Vorobyeva E.I.* On the evolution of cranial structures in crossopterygians and tetrapods. In: Functional morphology in vertebrate. Fortschritte der Zoologie, Bd. 30. Duncker H.-P., Fleischer G. (eds.). Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verlag, 1985. P. 124–135.
- Vorobyeva E.I.* The current state of the problem of amphibian origin. In: Studies in Herpetology. Ed. Roček Z. Prague: Charls University, 1986. P. 25–28.
- Vorobyeva E.I.* The role of development and function in formation of "tetrapod-like" pectoral fins // Журнал Общей биологии. 1992. Том 53. № 2. С. 95–106.
- Vorobyeva E.I.* The shoulder girdle of *Panderichthys rhombolepis* (Gross) (Crossopterygii), Upper Devonian, Latvia // Geobios. 1995. Vol. 19. P. 285–288.
- Vorobyeva E.I.* The problem of Polydactyly in Amphibians // Russian Journal of Herpetology. Moscow: Folium. Publ. Comp. 1999. Vol. 6, № 2. P. 95–103.
- Vorobyeva E.I.* Evolutionary changes of the skull during the Fish-Amphibian transition: a paleontological and developmental approach // Paleontological Journal. 2000. Vol. 34, Suppl. 2. P. 117–137.
- Vorobyeva E.I.* A heterochrony in vertebrate evolution // Journal of morphology. Vol. 249. № 3. P. 296–297. Proceedings of 6th International Congress of Vertebrate Morphology. Jena: Wiley Liss, 2001.
- Vorobyeva E.I., Hinchliffe J.R.* From fins to limbs. Developmental perspectives on paleontological and morphological evidence // Evolutionary Biology. 1996. Vol. 29. P. 263–311.
- Vorobyeva E.I., Kuznetsov A.A.* The locomotor apparatus of *Panderichthys rhombolepis* (Gross), a supplement to the problem of fish-tetrapod transition. In: Fossil Fishes as Living Animals. Ed. Mark-Kurik E. Proceedings of II Intern. Coll. Palaeozoic fishes. Institute of Geology, Acad. Sci. of Estonia, Tallin. 1992. P. 131–140.
- Vorobyeva E.I., Panteleev N.V., Kolobayeva O.V., Blicek A.* Upper Devonian ichthyofauna from the Michailovskiyi excavation of the Kursk magnetic anomaly of Russia // Modern Geology. 1997. Vol. 21. P. 79–86.
- Vorobyeva E.I., Schultze H.-P.* Description and systematic of Panderichthyid fishes, with comments on their relationships to tetrapods. In: Origin of the higher groups of Tetrapods. Schultze H.-P. and Trueb L. (eds.). Ithaca, N.Y.: Comstock Publishing, Cornell University Press, 1991. P. 68–109.
- Vorobyeva E.I., Smirnov S.V., Tsessarsky A.A., Hinchliffe J.R.* Role of heterochronies in diversification: morphological evolution in lower vertebrates // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. RAS, Siberian branch, Novosibirsk. 2000. Vol. 1. P. 130–132.
- Waehneltd T.V., Malotka J.* Presence of proteolipid protein in coelacanth brain myelin demonstrates tetrapod affinities and questions a chondrichthyan association // Journal of Neurochemistry. 1989. Vol. 52. P. 1941–1943.
- Wake D.B.* On the problem of stasis in organismal evolution // Journal of Theor. Biology. 1983. Vol. 101. P. 211–224.
- Watson D.M.S.* Fossil fishes in the Orcadian Old Red Sandstone. In: The geology of the Orkneys. Ed. Wilson G.V. U.K.: Mem. Geol. Surv. 1935. P. 157–169.
- Watson D.M.S., Day H.* Notes on some Palaeozoic fishes // Mem. and Proceedings of Manchester Philos. and Literat. Soc. 1916. Vol. 60. N 2. P. 3–52.
- Wells J.W.* Fish remains from the Middle Devonian bone beds of the Cincinnati arch region // Palaeontographica Americana, Ithaca. 1944. Vol. 3. N 16. P. 35–43.
- Westoll T.S.* On the structure of the dermal ethmoid shield of *Osteolepis* // Geol. Mag. 1936. Vol. 73. N 862. P. 157–171.
- Westoll T.S.* The Old Red Sandstone fishes of the North of Scotland, particularly of Orkney and Shotland // Proc. Geologists Assoc. 1937a. Vol. 48. Pt. 1. P. 13–45.
- Westoll T.S.* On the specimen of *Eusthenopteron* from the Old Sandstone of Scotland // Geol. Mag. 1937b. Vol. 74. P. 507–524.
- Westoll T.S.* Ancestry of the tetrapods // Nature. 1938. Vol. 141. P. 127–128.
- Westoll T.S.* New Scottish material of *Eusthenopteron* // Geol. Mag. 1940. Vol. 77. P. 65–73.
- Westoll S.* The origin of the primitive tetrapod limb // Proc. Roy. Soc. London (B). 1943. Vol. 131. P. 373–393.
- Whiteaves J.F.* On some remarkable fossil fishes from the Devonian rocks of Scaumenac Bay, Province of Quebec, with descriptions of a new genus and three new species // Canadian Naturalist. 1881a. Vol. 10. N 2. P. 27–35.
- Whiteaves J.F.* On some remarkable fossil fishes from the Devonian rocks of Scaumenac Bay, in the Province of Quebec // Ann. Mag. Nat. Hist. (5). 1881b. Vol. 8. P. 159–162.
- Whiteaves J.F.* Recent discoveries of fossil fishes in the Devonian rocks of Canada // American Naturalist. 1883. Vol. 17. P. 158–164.
- Whiteaves J.F.* Illustration of the fossil fishes of the Devonian rocks of Canada. Pt. 2 // Trans. Roy. Soc. Canada (4). 1889. Vol. 6. P. 77–96.
- Williamson W.G.* Fossil salmon // Philos. Magazin. 1837. Vol. 11. 300 p.
- Williamson W.G.* On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some ganoid and placoid fishes // Philos. Trans. Roy. Soc. London. 1849. Vol. 40. P. 435–475.
- Woodward A.S.* Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part. II, Taylor and Francis, London, British Museum. 1891a. 568 p.
- Woodward A.S.* The Devonian fish – fauna of Spitz-bergen // Anals. Mag. Nat. Hist. (6). 1891b. Vol. 8. P. 1–15.
- Woodward A.S.* The fossil fishes of the English Chalk. Monogr. Palaeontogr. Soc. 1902–1912. Vol. 56, 57, 61–65.
- Woodward A.S., Sherborn Ch.D.* A catalogue of British Fossil Vertebrates. London. 1890. 396 p.
- Worobjewa E.* Einige Besonderheiten im Schädelbau von *Panderichthys rhombolepis* (Gross) // Paleontographica. 1973. Bd. 143. Abt. A. S. 221–229.
- Worobjewa E.I.* Bemerkungen zu *Panderichthys rhombolepis* (Gross) aus Lode in Lettland (Gauja-Schichten, Oberdevon) // Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh. 1975a. H. 5. S. 315–320.
- Worobjewa E.I.* Formenvielfalt und Verwandtschaftsbeziehungen der Osteolepidida (Crossopterygii, Pisces) // Paläontol. Ztschr., Stuttgart. 1975b. Bd. 49. № 1/2. S. 45–55.
- Young G.C., Long J.A., Ritchie A.* Crossopterygian Fishes from the Devonian of Antarctica: systematics, relationships and

- biogeographic significance // Records of the Australian Museum. Supplement. 1992. Vol. 14. P. 1-77.
- Young J.* Notice of new genera of Carboniferous Glyptodipterines // Quart. J. Geol. Soc. London. 1866. Vol. 22. P. 597-608.
- Zhu M., Schultze H.-P.* The oldest sarcopterygian fish // *Lethaia*. 1997. Vol. 30. P. 293-304.
- Zhu M., Schultze H.-P.* Interrelationships of basal osteichthyans. In: Major events in early Vertebrate evolution. Systematic Association, Special Volume ser. 61. Ed. Ahlberg P.E. London, New York: Taylor & Francis Books, 2001. P. 289-314.
- Zhu M., Yu X., Ahlberg P.E.* A primitive sarcopterygian fish with an eyestalk // *Nature*. 2001. V. 410. P. 81-84.

Условные обозначения к разделу Crossopterygii

- Aclm – anocleithrum
 Ads – адсимфизная пластинка
 Ang – angulare
 Apl – autopalatine
 Art – articulare
 arsc – площадки прикрепления скапулокоракоида
 artet – площадка прикрепления этмоида к rostrale laterale
 bac – bulla acustica
 bf – базикраниальная фонтанель
 bn – кость
 br – мозг
 Cl – clavicula
 Clm – cleithrum
 Co – короноид
 Cor – коракоидная пластина
 ch – choana
 chy – гипофизарный канал
 civ – межшощниковый канал
 cmd – сенсорный мандибулярный канал
 cnb – назобазальный канал
 cnot – нотохордальный канал
 colf – canalis olfactorius
 cret – срединный эндокраниальный гребень небной ямы
 crc – росто-каудальный гребень носовой капсулы
 crp – crista parotica
 crsc – гребень на внутренней поверхности чешуи
 csot – супраотикальный канал и cavum supraoticum
 De – dentale
 Dpl – dermopalatinum
 dn – дентин
 dnr – дентиновый (косминовый) паркет
 dnz_{1,2} – кожные зубы первой–второй генераций
 Ecpt – ectopterygoideum
 Enpt – entopterygoideum
 Et – extratemporale
 Ets – этмосфеноид
 Extl – extrascapulare laterale
 Extm – extrascapulare mediale
 etc – этмоидная полость
 Fr – frontale
 fa – анальный плавник
 fad – аддукторная яма
 fap – fossa apicalis
 faup – аутопалатинная яма
 fbr – fossa Bridgei
 fc – хвостовой плавник
 fd₁, fd₂ – первый и второй спинные плавники
 fear – место прикрепления аликального отростка palato-quadrati
 febc – базикраниальная вырезка
 fech – хоанная вырезка
 fenp – внутреннее задненосовое отверстие
 fevl – вентро-латеральное окно носовой капсулы
 fhy – гипофизарное отверстие
 fico – интеркороноидная яма
 fid – инфрадентальные вырезки и ямы
 fida – передний инфрадентальный фланг
 fidp – задний инфрадентальный фланг
 fm – foramen magnum
 fp – грудной плавник
 fpal – небная яма
 fpsc – прекороноидная яма
 fpi – пинеальное отверстие
 fpl – брюшной плавник
 fspir – спиракулярная вырезка
 Gl – gulare laterale
 Gm – gulare mediale
 gl – площадка приращения humerus
 grac – борозда для a.cerebralis
 grju – яремная борозда
 Hb – hypobranchiale
 Hu – humerus
 Hy – hyomandibulare
 hyd – дорсальная гиомандибулярная фасетка
 huv – вентральная гиомандиб. фасетка
 Ib I, II – место прикрепления инфрабрахиальных элементов I, II
 Icl – interclavicula
 Im – intermedium
 It – intertemporale
 ic – интерцентр позвонка
 ics – межкраниальная щель (контакт черепных блоков)
 ila – слезно-челюстная выемка
 inw – межносая стенка (=sn)
 ioc – подглазничный сенсорный канал
 is – изопедин
 iV – тригеоминальная выемка
 Ju – jugale
 La – lacrimale
 Lj – нижняя челюсть
 Men – mentomandibulare
 Mk – меккелева кость
 Mx – maxillare
 Na – nasale
 Nd – nariodale
 NR – naso-rostrale
 NRP – naso-rostro-praemaxillare
 na – передняя ноздря
 nar – невральная дуга
 nas – носовая капсула
 not – нотохорда

notc – нотохордальный канал
 пр – задняя ноздря
 n. I–X – первый–десятый нервы
 Op – operculum
 Ot – otico-occipitale
 odLa – площадка налегания lacrimale
 odsc – площадка перекрывания чешуи
 osd – остеодентин
 otn – ушная вырезка
 P – parasphenoid
 Pa – parietale
 PaIt – parietointertemporale
 Pco – прекорonoид
 Pco₁ – передний дополнительный прекорonoид
 Pmx – praemaxillare
 Po – postorbitale
 Pop – preoperculum
 Pp – postparietale
 PpSt – postparietosupratemporale
 Pq – palato-quadratum
 Pqc – небноквадратный комплекс
 Pra – prearticulare
 Prsp – prespiraculare
 Psbm – preoperculosubmandibulare
 Psp – postspiraculare
 Pt – posttemporale
 Ptr(a, p) – postrostrale (anterior, posterior)
 p – пульпа
 pac – processus ascendens palato-quadrati
 pap – апикальный отросток palato-quadrati
 pas – восходящий отросток парасфеноида
 pb – processus basalis palato-quadrati
 pbt – базиптеригоидный отросток
 pc – плевроцентр позвонка
 pco – прекорonoидный отросток
 pdm – дерминтермедиальный отросток
 pfc – префациальная комиссура
 pin – область пинеального органа
 pinpl – пластина на месте пинеального отверстия
 piv – межшнниковый отросток
 pl – ямочная линия
 plg – тазовый пояс
 pot – ушной отросток palato-quadrati

прос – парокципитальный отросток этмосфеноида
 pr – ретроартикулярный отросток
 prls – отросток lamina supraorbitalis
 prsp – супраптеригоидный выступ этмосфеноида
 Qj – quadratojugale
 R – radius
 Rbr – radii branchiostegalia
 Rl – rostrale laterale
 Rm – rostrale mediale
 Rpm – rostro-praemaxillare
 ra – плавниковые лучи (radialia)
 repq – небо–квадратный рецесс – аналог полости среднего уха
 rib – ребра
 Sb I, II – место прикрепления suprapharyngobranchiale I, II
 Sbm – submandibularia
 Sbm-Rbr – submandibulo-radiobranchiostegalia
 Sc – scapulocoracoid
 Sclm – supracleithrum
 Smx – septomaxillare
 So – supraorbitale (1,2)
 Sop – suboperculum
 So-Te – supraorbito-tectale
 Sp – spleniale
 Sq – squamosum
 Sqq – subsquamosum
 St – supratemporale
 Stsc – supratemporoextrascapulare
 scc – килевая чешуя
 sn – septum nasi (межносовая перегородка)
 soc – надглазничный сенсорный канал
 spir – спиракулярная вырезка
 spirsl – спиракулярная щель
 sy – симфиз
 Ta – tabulare
 Tea – tectale anterior
 U – Ulnare
 ulpl – ульнарная пластина
 Vo – сошник
 zn – костные зубные перекладки
 I-X – выходы соответствующих черепно-мозговых нервов

ТАБЛИЦЫ I-VII
К ПОДКЛАССУ CROSSOPTERYGII

Табл. I. Фиг. 1. *Gyrotychius pauli* Vorobyeva, 1977. Голотип – GI, Pi 1063. Местонахождение Тамме, Эстония; арукюлаские слои, средний девон. Череп, небная поверхность (x 1,5).

Фиг. 2, 3. *Megaromus markowskyi* Vorobyeva, 1977. Голотип – ПИН, № 2657/1. Местонахождение у д. Русский Брод, Орловская обл., Россия; задонские слои, верхний девон. Череп с частью грудного плавника: 2 – вид на латеральную поверхность palatoquadratum и operculum, 3 – череп вентрально (x 1,3).

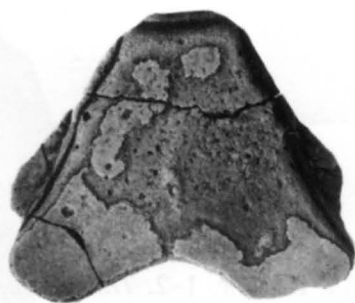
Фиг. 4. *Cryptolepis grossi* Vorobyeva, 1975. Экз. – LDM, № 43/402. Местонахождение Павари, Латвия; светеская подсвита, верхний девон. Extrascapulare laterale (x 1,5).

Фиг. 5–7. *Megaromus heckeri* Vorobyeva, 1977. 5 – голотип – ПИН, № 835/7. Местонахождение Билово, Ленинградская обл., Россия; биловокие слои, верхний девон. Отико-окципитальный отдел черепа вентрально (x 1,8). 6, 7 – экз. ПИН, № 835/6а, б. Там же. Чешуи снаружи (x 1).

Таблица I



1



4



2



3



5



6



7

Табл. II. Фиг. 1–2. *Thursius estonicus* Vorobyeva, 1977. Голотип – GI, Pi 106I. Местонахождение Тамме, Эстония; арукюлаские слои, средний девон. Череп: 1 – этмосфеноид дорсально, с нижней челюстью и частью palato-quadratum, 2 – нижняя челюсть снаружи с гиомандибулой и этмосфеноидом вентрально (x 1,7).

Фиг. 3–4. *Thursius ? estonicus* Vorobyeva, 1977. Экз. – ПИН, № 54/10а, б. Местонахождение Ново-Сиверская, Ленинградская обл., Россия; арукюлаские слои, средний девон. 3 – чешуя снаружи, 4 – чешуя внутри.

Фиг. 5. *Gyroptychius pauli* Vorobyeva, 1977. Экз. – GI, Pi 1063, Местонахождение Тамме, Эстония; арукюлаские слои, средний девон. Нижняя челюсть медиально (x 2).

Фиг. 6. *Greiserolepis tulensis* Vorobyeva et Lebedev, 1986. Голотип – ПИН, № 2921/1. Местонахождение Андреевка, Тульская обл., Россия; упинские слои, нижний карбон. Этмосфеноидный щит дорсально (x 1).

Фиг. 7. *Eusthenopteron obruchevi* Vorobyeva, 1977. Голотип – ПИН, № 1737/42. Местонахождение Ям-Тесово, Ленинградская обл., Россия; аматские слои, верхний девон. Этмосфеноид вентрально (x 2).

Фиг. 8. *Jarvikina wenjukovi* [Rohon, 1889]. Экз. – ПИН, № 54/201а. Местонахождение Юхора, Ленинградская обл., Россия; порховские слои, фран, верхний девон. Малый челюстной зуб, микро-структура, поперечный срез у основания зуба (x 50).

Таблица II

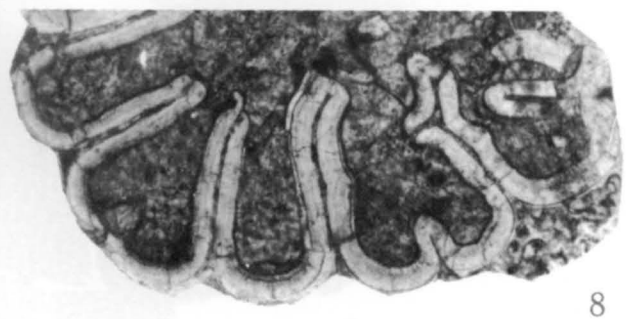
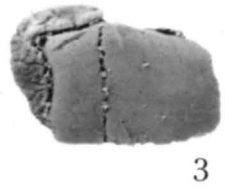
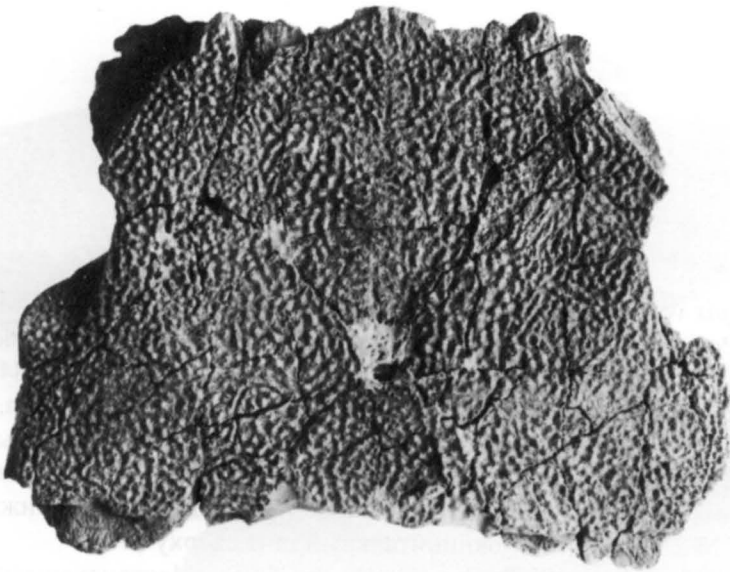
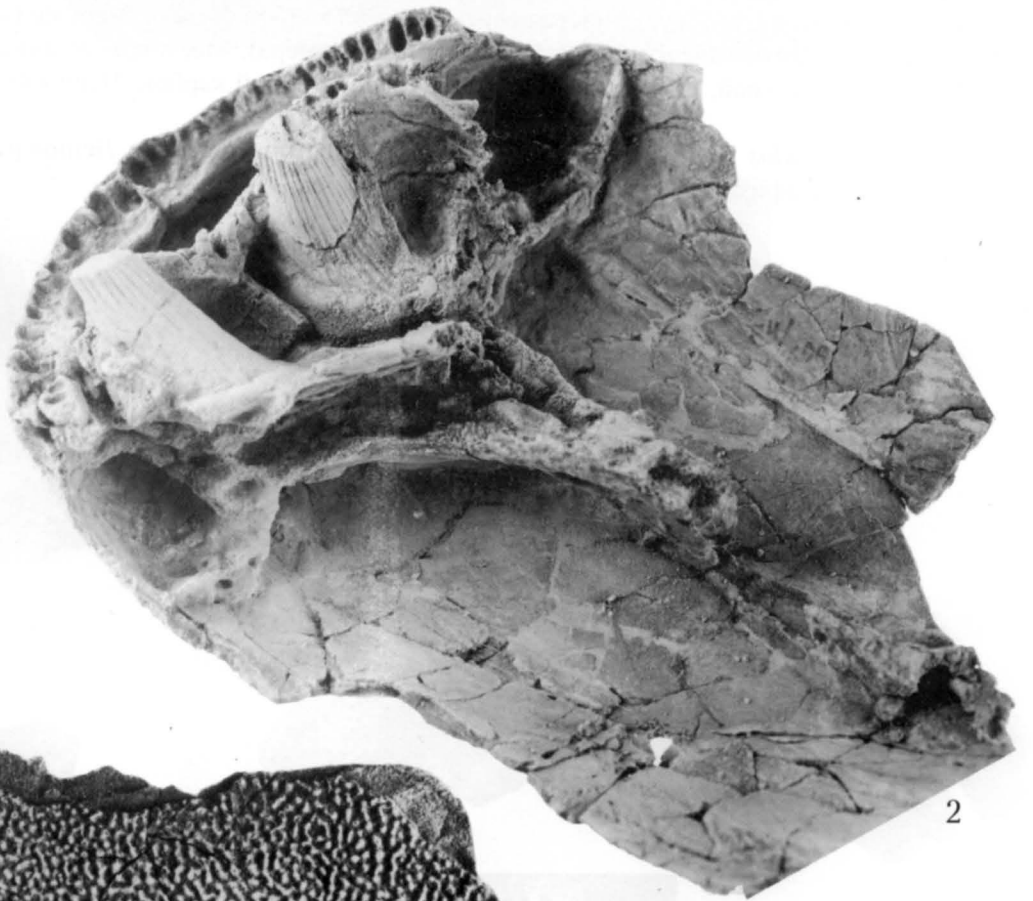


Табл. III. Фиг. 1–3. *Platycephalichthys bischoffi* Vorobyeva, 1959. 1 – экз. ПИН, № 2917/4. Местонахождение Лука, Новгородская обл., Россия; надснежские слои, верхний девон. Отико-окципитальный щит сверху (x 0,8). 2 – экз. ПИН, № 54/160а. Этмоидная часть черепа, вентролатерально (x 1). 3 – экз. ПИН, № 54/183а. Передняя половина правой щечной пластины снаружи (x 3/4).



1



2



3

Табл. IV. Фиг. 1–6. *Lamprotolepis verrucosa* Vorobyeva, 1977. 1 – экз. ПИН, № 2845/5. Местонахождение Эмяксин-Хаята, Якутия, Россия; эмяксинская свита, нижний карбон. Нижняя челюсть латерально (x 2). 2 – экз. ПИН, № 2845/9. Нижняя челюсть сверху (x 1,5). 3 – экз. ПИН, № 2845/14а. Чешуя (x 4). 4 – экз. ПИН, № 2845/10. Правая cleithroclavicula латерально (x 2,5). 5 – экз. ПИН, № 2845/13а. Anocleithrum снаружи (x 0,9). 6 – экз. ПИН, № 2845/18а. Корonoидный клык лингвально (x 2,5).

Фиг. 7–8. *Thysanolepis micans* Vorobyeva, 1977. 7 – экз. ПИН, № 2805/110. Местонахождение Эмяксин-Хаята, Якутия, Россия; эмяксинская свита, нижний карбон. Передний конец нижней челюсти медиально (x 2). 8 – экз. ПИН, № 2805/5. Отико-окципитальный щит сверху (x 2).

Фиг. 9. *Pucnoctenion siberiacus* (Chabakov, 1927). Экз. ПИН, № 784/5а. Местонахождение Ильтековка, Красноярский край; надалтайская свита, нижний карбон. Чешуя снаружи (x 2).

Фиг. 10. *Rhizodopsis savenkovi* Obruchev, 1955 (без номера). Местонахождение: Минусинская впадина, Красноярский край, Россия; надалтайская свита, нижний карбон. Чешуя (x 5). [Воробьева, Обручев, 1964].

Фиг. 11. *Onychodus* sp. Экз. ПИН, (без номера). Местонахождение Ленинградская обл., Россия; верхний девон. Симфизная дуга (x 6) [Воробьева, Обручев, 1964].

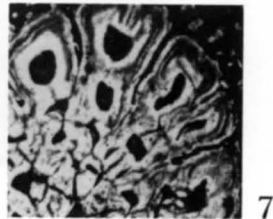
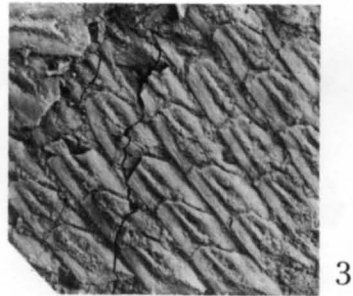


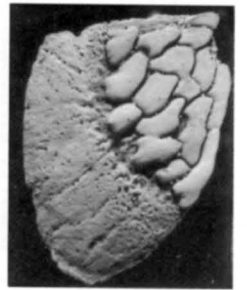
Табл. V. Фиг. 1–4. *Panderichthys rhombolepis* Gross, 1941. 1 – экз. LDM, № 43/4002. Местонахождение Лоде, Латвия; гауйские слои, верхний девон. Этмосфеноид латерально (x 1). 2 – экз. LDM, № 43/4003. Этмоид и область орбиты дорсолатерально (x 1,5). 3 – экз. ПИН, № 2846/3. Чешуйный покров вентрально (x 1). 4 – экз. ПИН, № 54/201. Местонахождение Ям-Тесово, Ленинградская обл., Россия; аматские слои, фран, верхний девон. Клык (x 2).

Фиг. 5–7. *Parapanderichthys stolbovi* Vorobyeva, 1992. 5 – экз. ПИН, № 54/209. Местонахождение Столбово, Ленинградская обл., Россия; шелонские слои, верхний девон. Этмосфеноид, вид на небную яму спереди (x 1,5). 6 – экз. ПИН, № 2917/12. Гиомандибула медиально (x 1,3). 7 – экз. ПИН, № 54 (без номера). Шлиф через основание челюстного зуба диаметром 3,5 мм.

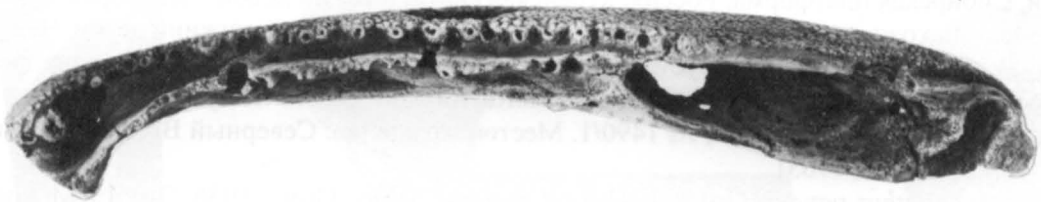
Таблица V



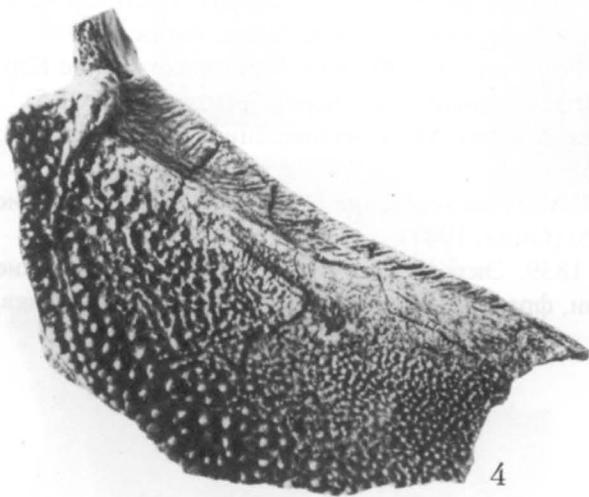
1



3



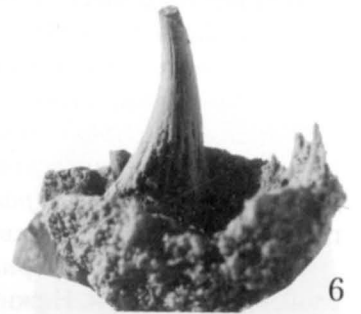
2



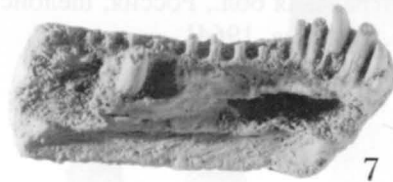
4



5



6



7



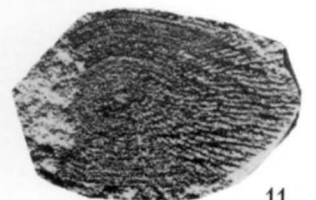
8



9



10



11

Табл. VI. Фиг. 1–2. *Porolepis kureikensis* Vorobyeva, 1963. 1 – экз. ПИН, № 927/3, Местонахождение Котуй, Сибирская платформа, Россия; курейская свита, нижний девон. Чешуя (x 3). 2 – экз. ПИН, № 927/2. Местонахождение около Норильска, Россия; курейская свита, нижний девон. Чешуя (x 3).

Фиг. 3. *Porolepis taimyrica* Vorobyeva, 1963. Экз. ПИН, № 1925/2. Местонахождение ниже течение р. Тареи, Таймыр, Россия; разведочнинская свита, нижний девон. Чешуя (x 4).

Фиг. 4. ? *Porolepis* sp. Экз. ПИН, № 1490/1. Местонахождение: Северный Вьетнам; средний девон. Чешуя (x 4) [Воробьева, 1963].

Фиг. 5. *Laccognathus panderi* Gross, 1941 и *Glyptolepis baltica* Gross, 1936. Экз. LDM, коллекция № 43 (без номера). Местонахождение Паста-Муйжа, Латвия; аматские слои, нижний фран, верхний девон. Скопление чешуй (x 1/3) [Воробьева, Лярская, 1968].

Фиг. 6. *Laccognathus panderi* Gross, 1941. Экз. LDM, коллекция № 43 (без номера). Местонахождение Паста-Муйжа, Латвия; аматские слои, верхний девон. Чешуя (x 1/2) [Воробьева, Лярская, 1968].

Фиг. 7. *Paraglyptolepis karksiensis* Vorobyeva, 1987. Голотип – GI, Pi 1630. Местонахождение Каркси, Эстония; буртниежские слои, средний девон. Атмосфеноидный отдел черепа вентрально (x 1,5).

Фиг. 8. *Laccognathus panderi* Gross, 1941. MB, f. (без номера). Местонахождение Эрмани, Латвия; гауйские слои, средний девон. Клыки (x 1) [Gross, 1936].

Фиг. 9. *Laccognathus panderi* Gross, 1941. MB, f. 89. Местонахождение Эрмани, Латвия; гауйские слои, средний девон. Нижняя челюсть медиально (x 2/5) [Gross, 1941].

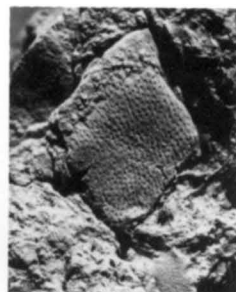
Фиг. 10. *Holoptychius* cf. *H. nobilissimus* Agassiz, 1839. Экз. ПИН, № 54/26. Местонахождение Столбово, Ленинградская обл., Россия; шелонские слои, фран, верхний девон. Чешуя (x 1) [Обручев, 1947; Воробьева, Обручев, 1964].



1



2



3



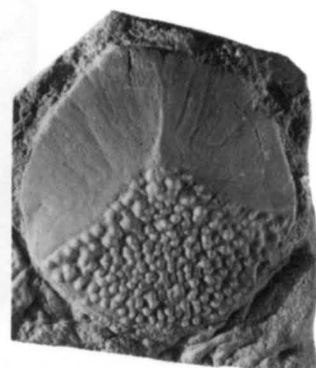
4



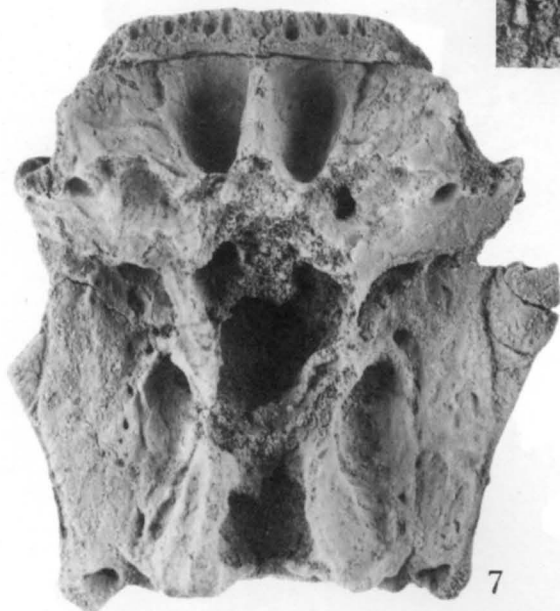
5



6



10



7



8



9

Табл. VII. Фиг. 1. *Laccognathus panderi* Gross, 1941. Лектотип – ПИН, № 3547/6. Местонахождение Лоде, Латвия; гауйские слои, верхний девон. Череп с частью чешуйного покрова сверху (x 1/2).

Фиг. 2. *Holoptychius* cf. *H. giganteus* (Gross, 1941) MB, f. 378. Местонахождение Иммула, Латвия; гауйские слои, верхний девон. Передний конец нижней челюсти дорсомедиально (x 1) [Gross, 1941].

Фиг. 3. *Onychodus remotus* Obruchev, 1955. Экз. ПИН (без номера). Местонахождение Минусинская котловина, Красноярский край, Россия; кохайская свита, верхний девон. Фрагмент чешуи (x 3) [Воробьева, Обручев, 1964].



1



2



3

Подкласс *Dipnoi*. Двоякодышащие

Н.И. Крупина

Морфология

Краткая общая характеристика. Дипнои представляют своеобразную группу рыб, обладающую весьма необычными адаптациями. Впервые появившись в геологической летописи в раннем девоне, дипнои сумели пройти долгий путь эволюционных преобразований и адаптаций, позволивших им дожить до настоящего времени. В процессе эволюции дипнои наряду с жаберным дыханием приобрели легкие. Это дало возможность, вопервых, приспособиться к обитанию в водоемах с различной соленостью и помимо морской среды обитания освоить также пресные воды; во-вторых, приобрести способность длительное время находиться без воды и строить норы (пермь–ныне).

Уникальной специализацией дипнои является строение их зубной системы, не имеющее аналогий с другими *Osteichthyes*. Уже в начале своей эволюции дипнои приобретают специфический зубной аппарат, состоящий из особо устроенных зубных пластин с уплощенными дробящими или острыми и высокими режущими гребнями, которые не сменяются в течение жизни. В отличие от остальных *Osteichthyes*, у которых новые зубы образуются путем их лингвального замещения, новые зубы у *Dipnoi* формируются на антеролатеральных концах зубных гребней, как на верхней, так и на нижней челюсти, сохраняя при этом способность к многочисленным модификациям. Одна из ветвей древних дипнои (ветвь *Uranolophus*) имела зубной аппарат принципиально иного типа, состоявший из несменяющихся краевых зубных образований и устилающей ротовую полость шагрени мелких сменяющихся дентиклей.

Древние дипнои имели хорошо развитые парные плавники, построенные по типу биссерияльного архиптеригия, сложно устроенный наружный плечевой пояс, внутренние ноздри, которые ряд исследователей считают гомологами хоан рипидистий и тетрапод. Благодаря этим признакам строения дипнои рассматриваются рядом исследователей как ветвь рыб, давшая начало одной из ветвей наземных позвоночных (*Urodela*) [Gardiner, 1980; Rosen et al., 1981; Forey, 1986 и др.], хотя большинство исследователей считает, что все наземные позвоночные происходят от древней ветви костных рыб – остеолепиформных рипидистий, а дипнои являются слепой ветвью эволюции.

За последние годы интерес к двоякодышащим вновь возрос: были открыты новые формы, появилась новая информация об их морфологии, онтоге-

незе, строении зубной системы, образе жизни, что заставило пересмотреть многие традиционные взгляды на их филогению и систематику. Среди основных работ, опубликованных по группе за время ее изучения, отметим следующие: [Agassiz, 1844-1845; Pander, 1858; Gross, 1933, 1956; Graham-Smith, Westoll, 1937; Westoll, 1949; Säve-Söderbergh, 1952; Lehman, 1959; Воробьева, Обручев, 1964; White, 1965; Denison, 1967, 1974; Smith, 1977; 1988; Smith, Campbell, 1987; Smith, Chang, 1990; Smith, Krupina, 2001; Miles, 1977; Kemp, 1979, 1996; Jarvik, 1967, 1980; Bertmar, 1968, 1986; Thomson, Campbell, 1971; Campbell and Barwick, 1965, 1982, 1983, 1984, 1996, 1999; Rosen et al., 1981; Chang, Yu, 1983; Chang, Smith, 1992; Schultze, 1969, 1986, 1992; Schultze, Marshall; 1993; Wang et al., 1993; Krupina, 1992; Krupina, Reisz, 1999, 2000; Krupina, Reisz, Scott, 2001].

Древние дипнои (ранний–средний девон) были небольшими (до 1 м) рыбами с массивным костным черепом, весьма специализированной зубной системой, веретенообразным туловищем, покрытым несущими космин чешуями, и хорошо развитыми парными и непарными плавниками (рис. 1а). В процессе эволюции группы череп становился сначала частично, а затем и полностью хрящевым (современные дипнои), туловище – более гибким (иногда угребразным), чешуи – более мелкими и тонкими. Непарные плавники имеют тенденцию к слиянию, а парные теряют костное основание и утоньшаются, иногда становясь нитевидными (современные *Lepidosiren*, *Protopterus*; рис. 1 б, в).

Череп. Череп палеозойских дипнои может быть коротким или удлинненным, в зависимости от специфики морфогенеза его этmoidной области. Этmoidная область древних форм, как правило, окостеневала и, в связи с этим, хорошо сохраняется в ископаемом состоянии.

У древних дипнои имелись две пары наружных ноздрей, открывавшихся вентрально: передние открывались в углах рта, а задние – на небе в ротовую полость. Задние ноздри по положению соответствуют хоанам рипидистий, но не являются их гомологами, хотя и близки к ним функционально. Более вероятно, что задние наружные ноздри дипнои гомологичны наружным ноздрям актиноптеригий [Panchen, 1967; Miles, 1977; Jarvik, 1980; Rosen et al., 1981].

Эндокраний. Эндокраний окостеневал у палеозойских форм в виде сплошной коробки (*Dipno-rhynchus*). Эндокраний дипнои платибазального типа: часть мозговой полости продолжается между

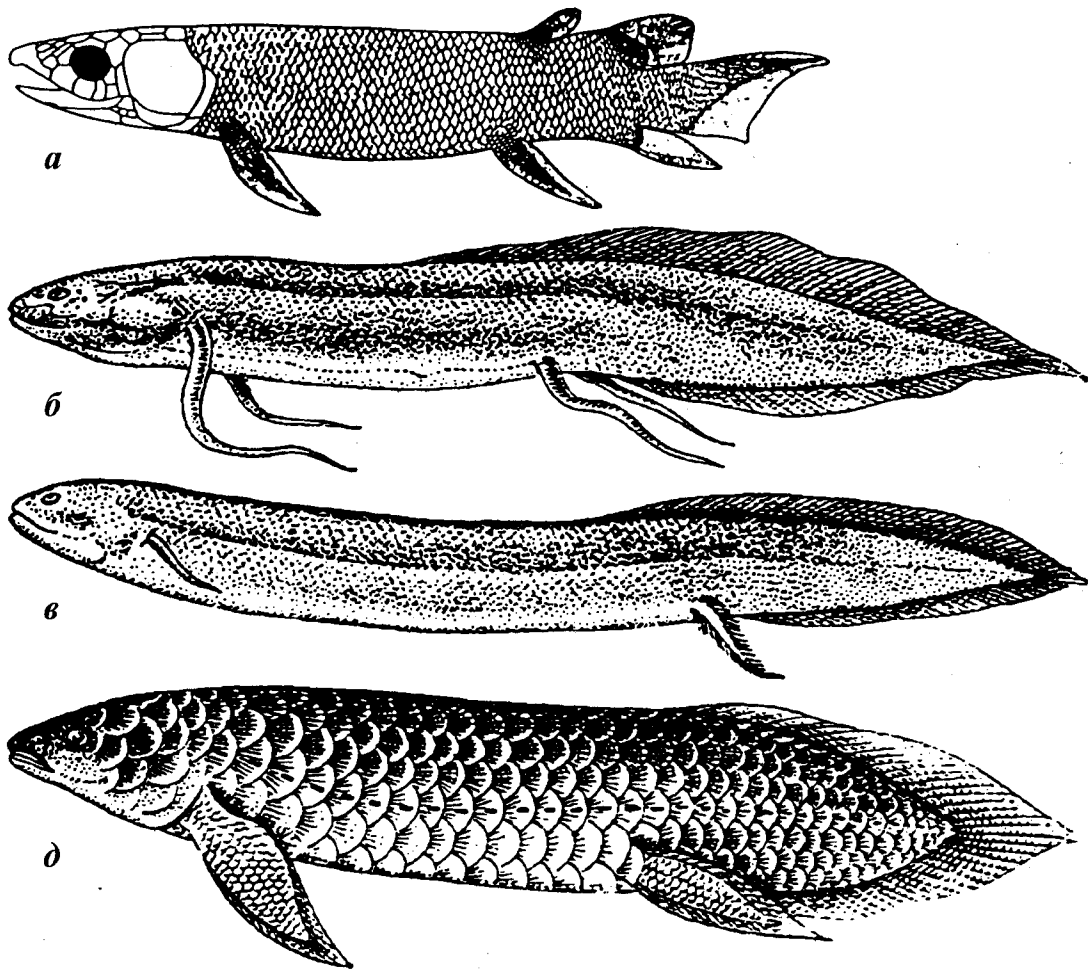


Рис. 1. Общий вид древних (а) и современных (б-г) дипной: а – *Dipterus valenciennesi*; б – *Protopterus annectans*; в – *Lepidosiren paradoxa*; г – *Neoceratodus forsteri*

стенками глазниц. Положение орбит латеральное и лишь изредка дорсолатеральное (*Rhynchodipteridae*). Орбиты обычно небольшие. Их диаметр составляет 1/5 или менее длины черепа. Есть предположение [Шмальгаузен, 1948], что зрение у дипной было слабым и компенсировалось хорошо развитым обонянием.

Подробно строение эндокrania древних дипной на примере позднедевонской дипной *Orlovichthys limnatis* описано в статье Н.И. Крупиной, Р.Р. Райса и Д. Скотт [Krupina, Reisz, Scott, 2001].

Крыша черепа. Крыша черепа у древних дипной состоит из большого числа костей и характеризуется неустойчивым планом строения. Особенно нестабилен участок крыши кпереди от пинеального органа, где располагалась мозаика костных пластин, варьирующих по числу и форме в пределах даже одного вида (*Dipnorhynchus sussmilchi* (Etheridge)). В связи с этим, большинство авторов отказалось от попыток гомологизации костей крыши черепа дипной с таковыми других групп и использует

для их обозначения у дипной систему буквенных и цифровых индексов.

Основная заслуга в разработке современной системы обозначения костей черепа дипной, используемой большинством современных авторов, принадлежит Т.С. Уэстоллу [Westoll, 1949]. В ее основу положены изменения в строении костей крыши и щечной области в процессе эволюционного развития дипной. Наиболее примитивные древние формы имели крышу черепа, состоявшую более чем из 80 толстых дермальных пластин, расположенных пятью продольными рядами, покрытых космином и тесно связанных с эндокранием. Эти дипной имели также относительно длинную посторбитальную область, хорошо развитое наружное пинеальное отверстие, несвязанные между собой сейсмо-сенсорные каналы, относительно длинную щечную область с полностью развитой оперкулярной серией (*Dipnorhynchus*, *Uranolophus*).

Эволюционные изменения шли в направлении уменьшения числа и толщины дермальных пластин

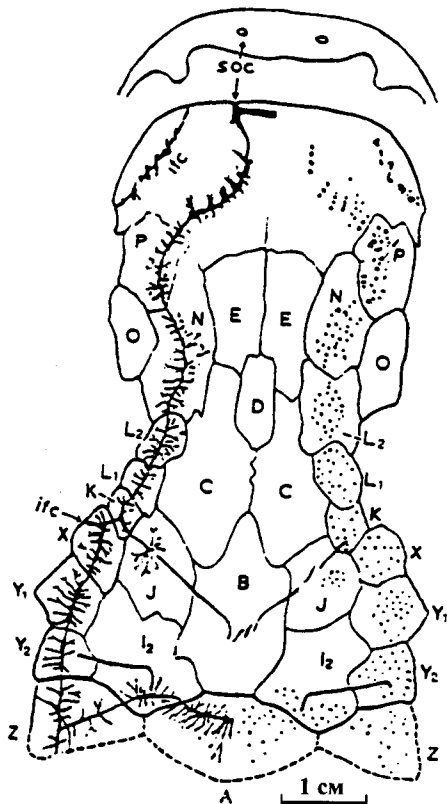


Рис. 2. Строение крыши черепа девонской диплоиды на примере *Dipterus valenciennesi* Sedgwick et Murchison, 1828

A-Z – покровные кости крыши черепа и щечной области; точками с правой стороны крыши обозначены наружные поры сенсорных каналов, с левой стороны – реконструкция сенсорных каналов: ifc – инфраорбитальный канал, soc – супраорбитальный канал и его выходное отверстие [White, 1965, Fig. 18]

и их погружения в кожу, утери космина, исчезновения наружного пинеального отверстия, утраты окостенений в этмоидной области и замещения их хрящем, укорочения щеки, редукции костей оперкулярной серии и смещения жаберной крышки вперед, расширения черепа в ушной области и связанного с этим укрупнения центральных костей крыши черепа. Так, у современного *Neoceratodus forsteri* имеются всего 6 тонких дермальных пластин, глубоко погруженных в кожу и частично отделенных мускулатурой от хрящевого эндокrania. Сейсмо-сенсорные каналы отделены от дермальных пластин и проходят в толще кожи, ближе к поверхности. Щека очень короткая, оперкулум и суперкулум сильно редуцированы.

Кости крыши черепа ископаемых диплоидов расположены продольными сериями (рис. 2): центральная серия состоит из единичных, парных и иногда множественных костей, обозначаемых первыми буквами латинского алфавита (A, B, C, D, E, F); парные боковые серии включают кости, несущие ямочные линии, и каналы органов боковой ли-

нии – сейсмо-сенсорные каналы (I, J, K, L, M, N, O, P, Q); парные серии глазничных и щечных костей также несут каналы и обозначаются цифрами. Кроме того, имеется боковая серия костей, несущих главный канал боковой линии, и анастомоз, соединяющий оба орбитальных канала. Кости этой серии обозначаются последними буквами алфавита (X, Y, Z).

Нижняя челюсть. Меккелев хрящ окостеневал у древних (ранний–средний девон) форм. На парные меккелевы элементы накладывались покровные кости, образывавшие внутреннюю и наружную серии (рис. 3). Задние края ветвей в артикулярной области образуют сложную сочленовную поверхность. Внутренняя серия покровных костей нижней челюсти включает парные praearticulare и непарную срединную адсимфизную пластину. Наружная или боковая серия включает относительно короткое dentale и проводящую каналы инфрадентальную серию костей, состоящую из spleniale, postspleniale, angulare и supraangulare.

У примитивных ранних форм максимальное число основных покровных костей нижней челюсти равняется семи. В процессе эволюции группы происходит сокращение числа покровных костей наружной серии за счет их слияния.

Покровные кости внутренней стороны нижней челюсти. Преартикулярные кости разделяются на латеральные и медиальный участки, сходящиеся в области симфиза. У многих древних и современных диплоидов в месте контакта преартикулярных костей на медиальной стороне имеется соединительный шов (*Chirodipterus*, *Holodipterus*, *Melanognathus*, *Rhinodipterus*, *Dipterus*, *Neoceratodus* и др.). У ряда палеозойских диплоидов шов не сохраняется или очень слабо выражен (*Griphognathus*, *Orlovichthys*).

Медиальная поверхность praearticulare, она же “m.dep” у *Holodipterus gogoensis* [Miles, 1977, fig. 108], “MDI” у девонских диплоидов (*Dipterus*) [Jarvik, 1967, 1980, fig. 321], “Prart. med” у *Rhinodipterus secans* [Gross, 1956, Abb. 18], как правило, представляет собой наклонную углубленную площадку, расположенную на вентральной стороне челюсти позади dentale.

Адсимфизная пластина палеозойских диплоидов представляет собой небольшую срединную пластину, расположенную позади dentale (de) на дорсальной стороне челюсти. У форм, имеющих космин, границы между покровными костями практически неразличимы и этот участок симфиза может быть определен лишь топографически.

Покровные кости наружной стороны нижней челюсти. Dentale (de) древних диплоидов образует симфизную часть нижней челюсти. Оно соответствует симфизной пластине (sy.pl) современного *Neoceratodus forsteri* и так называемым “несущим зубу костям” у его мальков [Jarvik, 1967, text-fig. 2 A; 4]. Дентале многих древних диплоидов (сем. Dipteridae) покрыто дентином, пронизанным крупными сенсорными порами. Dentale может нести ру-

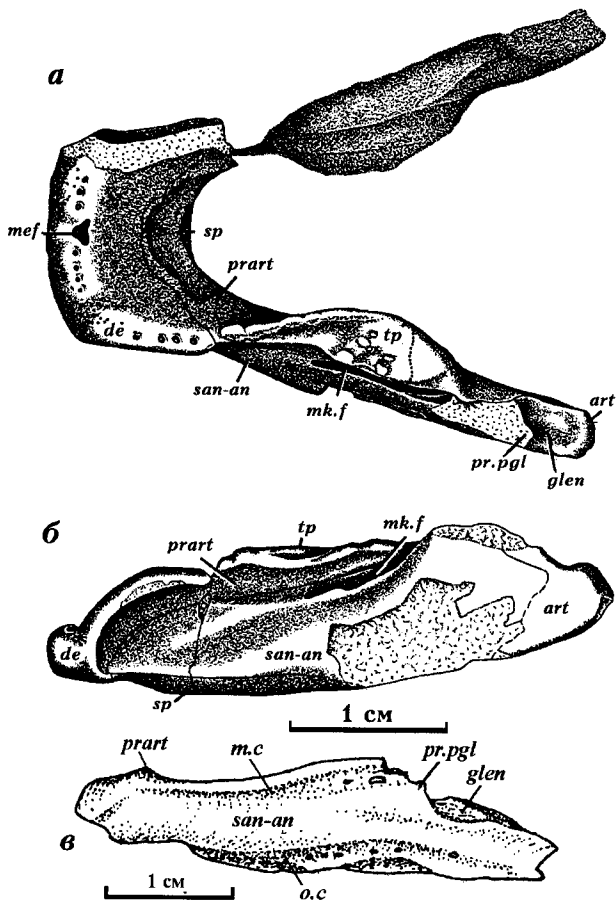


Рис. 3. Строение нижней челюсти девонских дипной из Центральной России. *Orlovichthys limnatis* Кругина, 1980, голотип ПИН, № 3725/101. Местонахождение Рыбница, Орловская область, плавский горизонт среднего фанена, верхний девон; нижняя челюсть: а – дорсально; б – латерально [Кругина, Reisz, Scott, 2001, Fig. 5 с изменениями]; в – *Andreyevichthys epitomus* Кругина, 1987, экз. ПИН, № 2921/1759. Местонахождение Андреевка, Тульская область, хованские слои заволжского горизонта, верхний девон; нижняя челюсть латерально. Обозначения: art – артикуляре; de – дентале; glen – гленоидная ямка; lab.f – лабиальная ямка; m.c – мандибулярный канал; mef – срединное отверстие; mk.f – меккелева ямка; o.c – оральный канал; prart – преартикуляре; pr.l.asc – латеральный выступ; pr.pgl – прегленоидный выступ; san-an – supraangulo-ангуляре; sp – сплениале; tp – зубная пластина

диментарные зубы. Так, вдоль всей вентральной поверхности дентале *Orlovichthys* проходит ряд мелких невысоких округлых зубчиков, расположенных под слоем дентина, покрывающего симфизную область. Наиболее крупные зубчики помещаются на постеролатеральных участках дентале, где их насчитывается до двух и более. Последние являются рудиментами мальковых зубных элементов, обнаруженных на ранних стадиях развития на нижней челюсти *Andreyevichthys epitomus* [Кругина, Reisz, 1999, fig. 2A, 4B] (рис. 4и, к). Присутствие

рудиментов малькового озубления на дентале известно у многих девонских дипной.

Кости инфрадентальной серии дипной включают spleniale, postspleniale, angulare и supraangulare. У многих форм эти кости сливаются, и границы между ними теряются. Определить их положение можно лишь по линиям прохождения сенсорных каналов.

Spleniale и postspleniale (sp и psp) – “Id₁” В. Гросса [Gross, 1956, Abb. 18], “Mdcom и MdMcl” Э. Ярвика [Jarvik, 1980, Fig. 321] – расположены позади dentale на вентральной стороне челюсти. Латерально postspleniale граничит с angulare (an), антеродорсально postspleniale ограничено нижним краем лабиальной ямки (lab.f), вмещавшей меккелеву кость [Gross, 1956, Abb. 19].

Angulare и supraangulare, они же “Id_{2, 3, 4}” у В. Гросса [Gross, 1956, Abb. 18], “MdOc₂Mc₂ и MdOc₃” у Э. Ярвика [Jarvik, 1980, fig. 325], охватывают вентральную и латеральную стороны ветвей нижней челюсти. Спереди доходят до лабиальной ямки (lab.f), постеролатерально оканчиваются латеральным выступом (pr.l.asc) и далее назад граничат с артикулярной костью (art), образуя наружный борт гленоидной ямки (glen).

Каналы боковой линии. Органы боковой линии на нижней челюсти представлены хорошо развитыми оральным и мандибулярным сенсорными каналами (o.c и m.c). Обычно они открываются мелкими округлыми порами или имеют вид открытых желобков на поверхности кости, как это представлено у *Andreyevichthys epitomus*. Иногда каналы входят в толще кости.

По расположению каналов боковой линии древние дипной отличаются от рипидистий, у которых оральные каналы редуцированы до короткой дорсальной ветви мандибулярного канала на supraangulo-angulare [Jarvik, 1944, 1972]. Вместе с тем, дипной имеют большое сходство с ископаемыми амфибиями, у которых оба канала хорошо развиты и представлены открытыми желобками на поверхности кости [Nilsson, 1943, 1944].

Зубная система. Зубная система древних и современных дипной отличается своеобразной специализацией, затрудняющей ее сопоставление с зубной системой других групп позвоночных. Дипной имели субтерминальный рот. Верхняя губа у ископаемых была твердой, образованной покровной костью с толстым слоем дентина (сем. Dipnohynchidae, Dipteridae) или хрящем (у некоторых позднедевонских и более поздних форм (сем. Phaneropleuridae). Верхняя губа плотно накрывала край нижней челюсти, образованный парным или непарным dentale, покрытым толстым слоем дентина, либо симфиз нижней челюсти был хрящевым. При закрывании рта происходила частичная или полная окклюзия краевых зубных элементов, создающая возможность отрывающего и разрезающего или давяще-дробящего действия.

У наиболее примитивных раннедевонских дипной уже существовал зубной аппарат двух принципиально разных типов. В одном случае он был

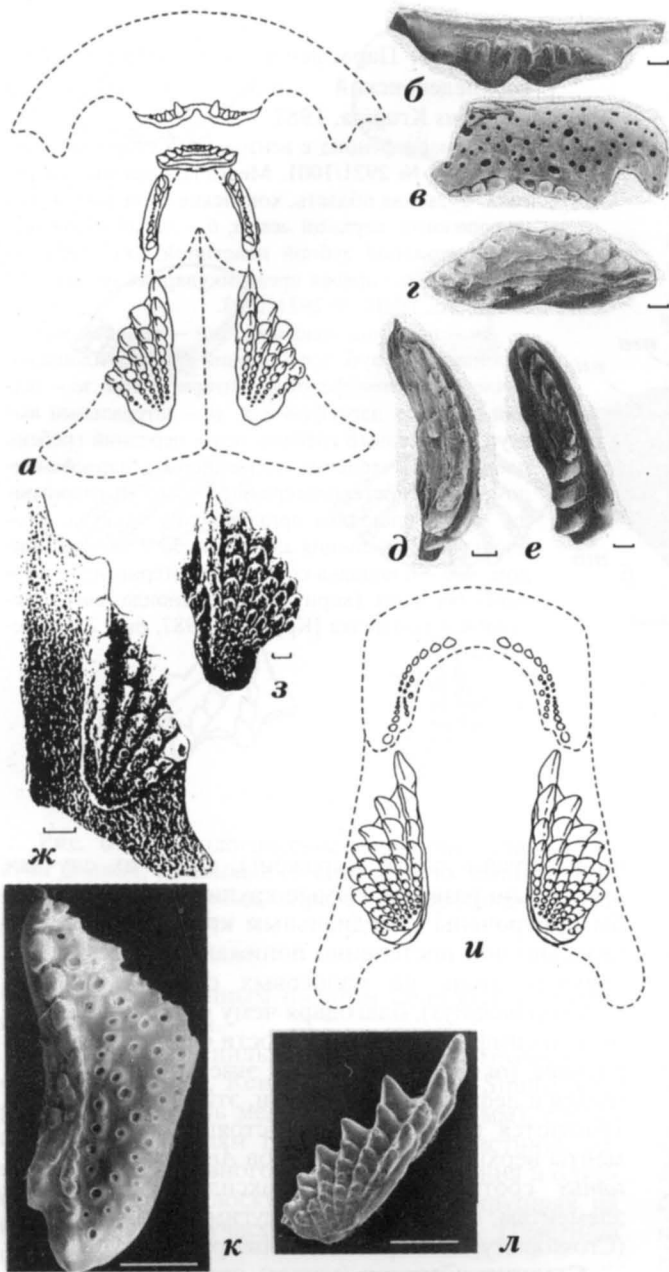


Рис. 4. Реконструкция зубной системы малька девонской дипнои на примере *Andreyevichthys eritomus* Krupina, 1987: *а* – реконструкция небной области; *б* – участок верхней губы с ростральными зубными пластинами с вентральной стороны, экз. ПИН, № 2921/1702; *в* – участок верхней губы с ростральными зубными пластинами дорсально, экз. ПИН, № 2921/1703; *г* – медиальная сошниковая зубная пластина дорсально, экз. ПИН, № 2921/1471; латеральные сошниковые зубные пластины дорсально: *д* – экз. ПИН, № 2921/1481 и *е* – экз. ПИН, № 2921/1482; *ж* – птеригоидные зубные пластины, экз. ПИН, № 2921/2001; *з* – экз. ПИН, № 2921/2002 [Krupina, Reisz, 1999, Fig. 1 с изменениями]; *и* – реконструкция нижней челюсти; *к* – участок дентале (dentale) с лабиальной зубной пластиной с дорсальной стороны, экз. ПИН, № 2921/2301; *л* – преартикулярная зубная пластина, экз. ПИН, № 2921/1446 [Smith, Krupina, Joss, 2001, Fig. 6 с изменениями]. Масштаб – 300 мкм.

представлен шагренью равномерно рассеянных мелких дентиклей, покрывающих большую часть вентральной поверхности черепа и нижнюю челюсть, включая сошники, птеригоиды, парасфеноид, преартикулярные кости. Кроме мелких дентиклей, присутствовали и более крупные бугорчатые зубы или зубные гребни на краевых костях рыла и нижней челюсти. Дентикли могли выпадать и замещаться новыми. Самой древней и примитивной формой, относящейся к этой группе, является *Uranolophus wyomingensis* [Denison, 1968] из нижнего девона Северной Америки. По такому же типу построена зубная система у других более поздних девонских родов: *Soederberghia*, *Griphognathus* и, с некоторыми изменениями, *Fleurantia*.

В другом случае вентральная поверхность черепа и преартикулярные кости представляли собой покрытую дентином поверхность разнообразной модификации, которая в процессе роста и истирания восполнялась за счет нарастания дентина от ее периферических участков. По такому типу устроена зубная система большинства ископаемых и всех современных дипнои. Одним из наиболее примитивных представителей, входящих в состав этой группы, является *Dipnorhynchus sussmilchi* из нижнего девона Австралии, у которого существует еще слабая дифференциация дентинового покрытия небной области. В эту группу также входят все дипнои, имеющие строение зубной системы в виде зубных пластин на преартикулярных костях и птеригоидах, где они иногда сростаются в одну непар-

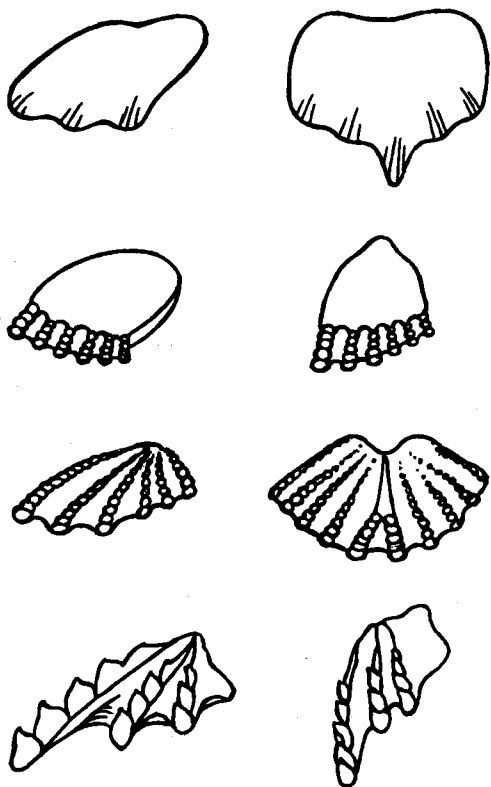


Рис. 6. Морфологические вариации зубных пластин дипной, связанные со способом их питания: слева – преартикулярные, справа – пteryгоидные пластины

стиной с округленным нижним концом и озубленным задним краем.

Сошники ювенильной стадии *Andreyevichthys epitomus* [Krupina, Reisz, 1999, fig. 1C; Smith, Krupina, 2001] – очень мелкие (не более 4 мм), слегка изогнутые по краям гребневидные пластины, состоящие из массивного костного основания и одного ряда острых плоских зубов, более крупных на периферических участках (рис. 4 г-е). Пластины покрыты эмалью.

Парасфеноид. Парасфеноид (parasphenoid) дипной занимает центральное положение (рис. 5 а), помещаясь между пteryгоидами; прилегает к центральной части нейрокrania на уровне палатоквадрата (palatoquadratum) и тянется назад до уровня сочленения черепа с позвоночным столбом. У примитивных ранне- и среднедевонских форм парасфеноид имеет вытянутый вперед заостренный корпус и короткий задний стебель. Его буккальная поверхность часто несет зубчики [Denison, 1968]. Особенностью парасфеноида древних форм является наличие отверстия, пропускавшего буккогипофизарный канал [Jarvik, 1980, fig. 307 A]. У большинства позднедевонских и более поздних форм парасфеноид, как правило, имеет относительно более короткий ромбовидный корпус и длинный задний стебель (рис. 5 а). На конце стебля присутствует выемка. Наружное отверстие букко-

гипофизарного канала и зубчики отсутствуют [White, 1965]. Антеролатеральные участки корпуса парасфеноида граничат с пteryгоидами.

Пteryгоиды. Пteryгоиды (pterygoidideum) дипной представляют собой парные покровные кости, антеромедиально граничащие друг с другом, а позади точки расхождения правой и левой костей – с передней областью парасфеноида (рис. 5 а, б). Пteryгоидные и преартикулярные кости являются зубными костями дипной. Они либо были покрыты шагренью мелких дентиклей (*Griphognathus*), либо несли пару зубных пластин. Последнее состояние характерно для большинства девонских и всех более поздних дипной.

С дорсальной стороны на пteryгоидах расположен продольно вытянутый косо ориентированный гребень, который при контакте пteryгоида с вентральной стороной этмоидной области эндокrania накладывался под углом на антеролатеральные выступы медиальной или межшосовой перегородки. Постеролатеральные крыловидные выступы пteryгоидов контактируют с выступами палатоквадрата, повторяя их очертания (*Andreyevichthys epitomus*, рис. 5 б). С вентральной стороны поверхность пteryгоидов у большинства дипной занята, в основном, зубными пластинами, имеющими у различных таксонов довольно разнообразную форму. Свободной обычно остается задняя часть пteryгоидных костей, расположенная позади зубных пластин и контактирующая с антеролатеральными краями парасфеноида (рис. 5 б, пс). Постеромедиальные участки пteryгоида заканчиваются невысоким гребнем, по которому осуществлялся задний контакт пteryгоидов с парасфеноидом. Площадка контакта широкая, двусторонне-симметричная, треугольных очертаний, вогнутая в центральной части.

Пteryгоидные и преартикулярные зубные пластины. Зубные пластины дипной отличаются большой вариабельностью (рис. 6). Они могут быть как отдельные парные, так и сросшиеся по средней линии, а иногда сливаются в одну центральную пластину (*Conchodus*). Как правило, имеют веерообразную форму и состоят из радиально расходящихся гребней, гладких или несущих отдельные зубчики. Различие в строении зубных пластин связано с функциональными особенностями питания. Так, гладкие, но выпуклые пластины служили, главным образом, для дробления твердой пищи, пластины с острыми гребнями – для разрезания мягкой пищи, а пластины с мелкими зубчиками на гребнях – для перетирания и измельчения мягкой пищи. Преартикулярные зубные пластины дипной, как правило, более выпуклые и широкие, чем пteryгоидные.

Базихиально-базибранхиальный комплекс является частью висцерального скелета. У ископаемых дипной он обнаружен сравнительно недавно (Lehman, 1959: *Jarvikia arctica*). Наиболее полно этот комплекс развит у дипной с зубным аппаратом в виде шагреня мелких дентиклей (*Griphognathus whitei* Miles) [Campbell, Warwick, 1983, fig. 22]. Гиоидная дуга массивная, цератохиаль (basihyale) – крепкая кость с крупными площадками прикрепле-

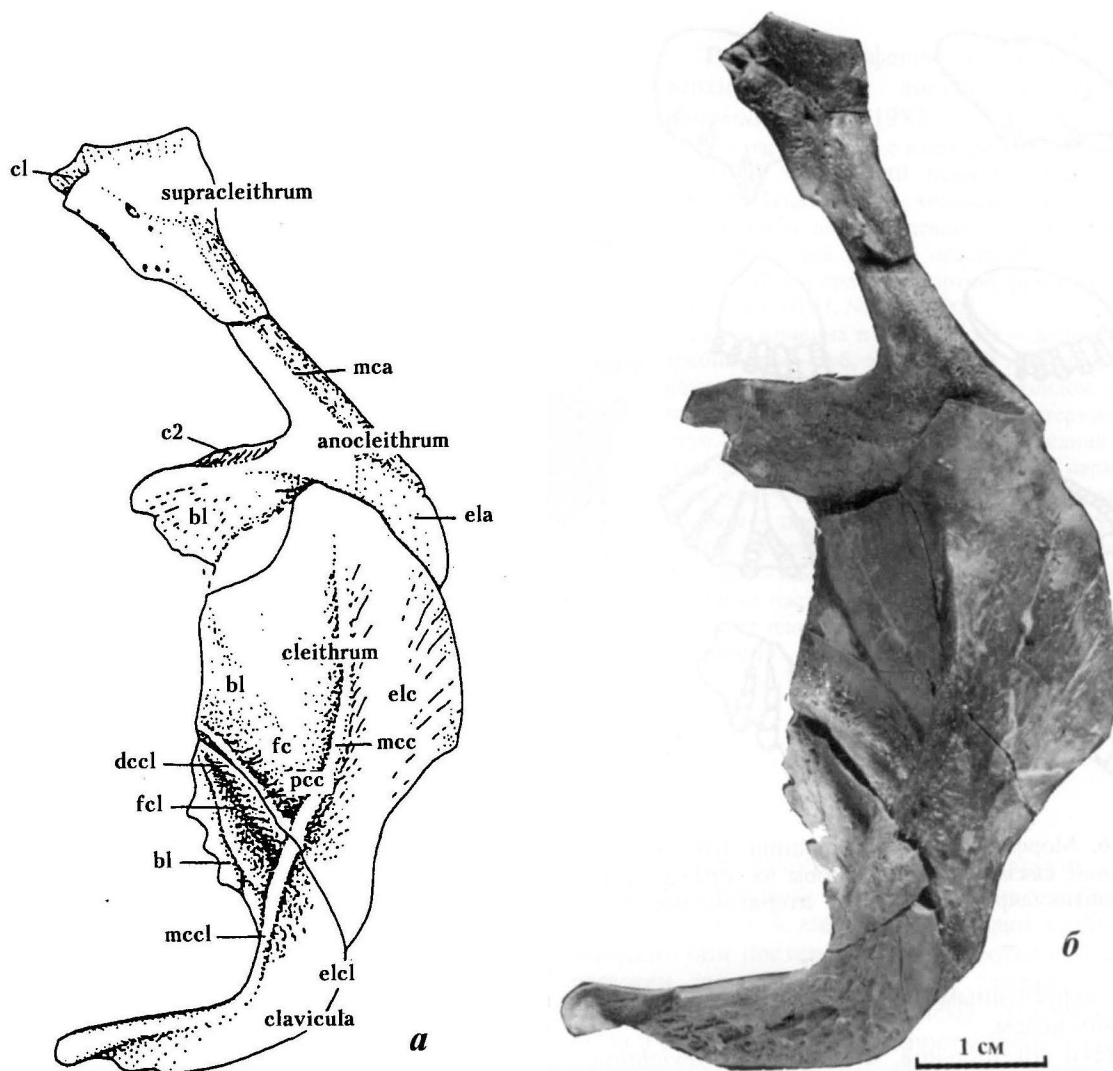


Рис. 7. Строение плечевого пояса дипной на примере *Andreyevichthys epitomus* Krupina, 1987: *a* – реконструкция экзоскелетного плечевого пояса; *б* – экзоскелетный плечевой пояс, смонтированный из изолированных костей (экз. ПИН, №2921/1907-1910), местонахождение Андреевка, Тульская область, хованские слои заволжского горизонта, верхний девон

bl – бранхиальная пластина; *cl* – площадка контакта супраклейтрума с костью *z*; *c2* – гребень 2 аноклейтрума; *dcc1* – антеролатеральный гребень клавикулы; *ela* – выступающий на поверхность участок аноклейтрума; *elc* – выступающий на поверхность участок клейтрума; *elcl* – площадка контакта клавикулы и клейтрума; *fc* – вогнутая часть клейтрума; *fcl* – антеролатеральная впадина клавикулы; *mca* – медиальный гребень аноклейтрума; *mcl* – медиальный гребень клавикулы; *mcs* – медиальный гребень супраклейтрума; *pcc* – постеролатеральный гребень клейтрума [Крупина, 1997, рис. 3 с изменениями]

ния мускулов – связана с базихиалью при помощи крепкой клинообразной гиохиали. Система жаберных дуг имеет длинные крепкие цератобранхиали, которые образуют единую систему, сочленяются друг с другом и с базибранхиальным комплексом. Все устройство висцеральных дуг организовано так, что когда дуги сменяются по очереди при открывании и закрывании оперculum, базихиально-базибранхиальный комплекс с его прикрепленными зубными пластинками мог бы сдвигаться назад и вперед во рту.

Наружный плечевой пояс. В состав наружного плечевого пояса древних дипной исследователи включают различное число костей. Так, Д.Е. Розен с соав-

торами [Rosen et al., 1981, fig. 39] включают в состав пекторального пояса у остеолепиформов, поролепиформов и примитивных дипной (*Chirodipterus*) пять парных костей, последовательно перекрывающих друг друга от дорсальных к вентральным. Это посттемпорале (posttemporale), супраклейтрум (supracleithrum), аноклейтрум (anocleithrum), клейтрум (cleithrum) и клавикула (clavacula). Помимо них, в состав пекторального пояса входит одна непарная кость – медиальная интерклавикула, расположенная вентрально.

Ряд авторов [Watson, Gill, 1923; Graham-Smith, Westoll, 1937; Jarvik, 1980] включает в состав наружного плечевого пояса палеозойских дипной три кости: аноклейтрум, клейтрум и клавикулу. При



Рис. 8. Строение парных плавников и позвонков дипной: *a* – тазовый пояс и брюшные плавники нынеживущей дипной *Neoceratodus forsteri* (Kreffit); *б* – позвонки ископаемой дипной *Andreyevichthys epitomus* Krupina сверху; *в* – то же сбоку, экз. ПИН, № 2921/1710, 1711, 1713, 1714

этом Э. Ярвик высказывает сомнение относительно гомологизации их с одноименными костями остеолепиформов.

Наружный плечевой пояс *Andreyevichthys epitomus* (рис. 7) состоит из четырех последовательно налегающих друг на друга элементов: супраклейтрума, аноклейтрума (перекрывается с двух сторон), клейтрума и клавикулы. Интерклавикула отсутствует.

Остатки эндоскелетного плечевого пояса у палеозойских дипной не сохраняются. Вероятно, он был хрящевым, как у современного *Neoceratodus* [Jarvik, 1980, fig. 334].

Тазовый пояс у ископаемых форм также неизвестен. У современного *Neoceratodus* он представлен непарной хрящевой пластиной (рис. 8 а).

Осевой скелет. Хорда сохранялась в течение всей жизни. Она представлена в виде сплошной струны. Передний конец ее продолжается в эндокрахий, далеко заходя в отико-окципитальный отдел. Позвонки палеозойских дипной не всегда окостеневают. Обычно представлены амфицельными дисками с округлым поперечным сечением двух типов: либо с узким каналом для хорды, либо сплошным. Такие позвонки образованы окостеневшей фиброзной тканью (*Andreyevichthys epitomus*) (рис. 8 б, в).

У дипной имеются только нижние ребра, которые также окостеневают.

Плавники палеозойских форм были развиты гораздо лучше, чем у современных дипной. Они были представлены парными грудными и брюшными плавниками и четырьмя непарными: аналь-

ным, двумя спинными и хвостовым. Парные плавники имели вентральное положение. В эволюции дипной происходили существенные изменения в строении плавников: непарные плавники сливались в один сплошной, а грудные – перемещались у некоторых форм дорсолатерально.

Парные плавники имеют мясистую лопасть, покрытую чешуей. Их скелет образован по принципу бисериального архиптеригия, представляющего единую ось, состоящую из одного ряда удлиненных базальных элементов, к которым в одной плоскости с двух сторон попарно причленяются радиалии (рис. 8 а). Таким образом, формируется плавник с удлиненной мясистой лопастью, который был приспособлен к опоре на грунт (*Dipterus valenciennesi*, *Scaumenacia curta*, *Fleurentia denticulata* и др.). Такой тип скелета парных плавников сохраняется и у нынеживущих дипной, с той лишь разницей, что у последних он образован уже не костью, а хрящем (*Neoceratodus*). У некоторых современных дипной в парных плавниках сохраняется только хрящевая основная ось. Такие плавники выглядят очень редуцированными и приобретают нитевидный облик (*Protopterus*, *Lepidosiren*, рис. 1 б–в).

Непарные плавники имеют в эволюции дипной тенденцию к слиянию в один сплошной плавник, включающий анальный, хвостовой (при этом хвост из гетероцеркного становится дифицеркным) и оба спинных плавника (рис. 1). Спинные плавники обычно поддерживаются двумя рядами радиалий. Первый спинной и анальный плавники имеют, как правило,

концентрированный внутренний скелет, но при этом радиалии не сливаются в базальные пластины. Кожные лучи хвоста (лепидотрихии) поддерживаются одним-тремя рядами радиалий, сочленяющимися с отростками невральных и гемальных дуг. Кожные лучи плавников роговые (цератотрихии или камптотрихии).

Чешуйный покров палеозойских дипной отличается большой вариабельностью строения. Чешуи костные. У наиболее древних форм чешуи толстые и несут поверхностный слой космина с характерными неровными концентрическими линиями (линии Уэстолла). Чешуи древних дипной обычно крупные. В эволюции группы существует тенденция к утоншению чешуи. У позднедевонских форм космин исчезает. Чешуи, как правило, тонкие, циклоидные, относительно крупные, весьма изменчивые по форме, имеют широкую поверхность перекрывания, могут быть гладкими или орнаментированными.

Онтогенез. На уникальном массовом материале, включающем остатки самых ранних мальковых стадий позднефаменской дипной *Andrejevichthys epitomus*, впервые за время изучения ископаемых двоякодышащих получены данные об их онтогенезе. С большой степенью точности показано, что наиболее значительные изменения происходили в процессе развития зубной системы и всей передней области черепа, в строении парасфеноида, нижней челюсти и в структурах плечевого пояса.

В меньшей степени в процессе роста изменялись пропорции костей отико-окципитального отдела, преартикулярных и птеригоидных зубных пластин [Krupina, 1992].

В результате исследования элементов зубной системы самых ранних онтогенетических стадий (от 0,5 мм) на электронном сканирующем микроскопе, обнаружены неизвестные ранее у девонских форм сложно организованные мальковые зубные элементы, включающие ростральные, сошниковые и лабиальные зубные пластины. На более поздних стадиях развития они исчезали. Была реконструирована зубная система малька девонской дипной [Krupina, Reisz, 1999, figs. 1, 2, 4] (рис. 4 а, и). Сравнительные исследования по формированию зубного аппарата у палеозойских (*Andrejevichthys epitomus*) и современных (*Neoceratodus forsteri*) дипной показали, что зубная система малька палеозойских дипной была организована более сложно. Эволюционные преобразования в строении мальковой зубной системы шли в сторону ее упрощения [Krupina, 1995; Krupina, Reisz, 1999; Smith, Krupina, 2001; Smith, Krupina, Joss, 2002].

В целом, к достижению дефинитивной стадии череп андревихта существенно вытягивался, о чем свидетельствуют удлиненные кости С и Е, длинный задний стебель парасфеноида. Этмоидный отдел и передний участок нижней челюсти становились хрящевыми. Исчезали многие типично мальковые зубные элементы и маргинальное озубление, сохранялись лишь преартикулярные и птеригоидные пластины. Существенные изменения в процессе роста происходили также в строении плечевого пояса андревихта. Эти изменения выражались в усложнении

строения, изменении формы, а также в относительном увеличении каждой из четырех костей плечевого пояса: супраклейтрума, аноклеитрума, клеитрума и клавикулы [Krupina, 1992; Krupina, 1997].

Филогенетические связи

Первые находки дипной были сделаны в середине XIX столетия и первоначально отнесены к амфибиям [Fitzinger, 1837; Netterer, 1837; Bischoff, 1840a, b]. Позднее, во второй половине этого столетия была выяснена принадлежность дипной к рыбам. Большинство исследователей в то время были убеждены, что дипной дали начало наземным позвоночным [Cope, 1884; Huxley, 1861; Gill, 1872; Haeckel, 1889]. Лишь к концу XIX века выяснилось, что дипной по ряду признаков строения (отсутствие максилл и премаксилл, массивные анальный и дорсальный плавники, задние ноздри не гомологичны хоанам тетрапод, аутостилия, отличная от таковой у Urodela, особенности строения зубной системы) не могли быть предками тетрапод [Pollard, 1891; Cope, 1892; Kingsley, 1892], а сходство в строении между дипноями и амфибиями (Urodela) сформировалось параллельно [Baur, 1886].

Основной акцент в решении вопроса о происхождении и родственных связях Dipnoi сместился в сторону выявления родственных связей между дипноями и рипидистиями. В этом вопросе мнения авторов также разделились. Часть исследователей считает, что эти две группы происходят от разных предковых линий [Kesteven, 1950; Bertmar, 1968; Jarvik, 1968, 1980; Campbell, Barwick, 1986]. Другие рассматривают Dipnoi и Rhipidistii как группы, связанные общим происхождением, и объединяют их в составе Sarcopterygii [Westoll, 1949; Шмальгаузен, 1964; Воробьева, Обручев, 1964; Miles, 1977; Forey, 1986; Schultze, 1986; 1992; и др.].

Ни одна из существующих на сегодня схем филогенетических взаимоотношений и построенных на их основании систем дипной не является общепринятой [Lehman, 1959; Bertmar, 1968; Thomson, Campbell, 1971; Miles, 1977; Marshall, 1987; Campbell, Barwick, 1990; Schultze, 1992; Schultze, Marshall, 1993].

Наряду с попытками построить филогению путем сравнения деталей строения структур черепа и посткраниального скелета, некоторые исследователи ставили в основу филогенетических построений устройство зубной системы и микроструктуру зубных тканей [Denison, 1974; Smith, 1977; Campbell, Barwick, 1983, 1986].

Наиболее информативным и основополагающим фактором для целей филологии и систематики, на наш взгляд, является устройство зубной системы и связанное с ним строение основных черепных структур. Уже на самом раннем этапе эволюции группы, в раннем девоне, известны три основные филетические линии дипной, имеющих принципиально различные типы строения зубной системы. Это линии *Uranolophus*, *Tarachomyx* и *Speonesydron*.

Ряд исследователей рассматривали как исходный тип строения зубного аппарата, представленный шагренью сменяющихся дентиклей (линия *Uranolophus*) [White, 1965; Thomson, 1967]. Другие считали исходным типом строения зубного аппарата массивные зубные пластины на небе и нижней челюсти, которые никогда не выпадали, а развивались и надстраивались путем нарастания нового дентина на краевых участках зубных пластин (*Dipnorhynchus*) [Denison, 1974; Miles, 1977; Smith, 1977; Campbell, Barwick, 1983; Smith, Campbell, 1987].

В качестве исходного морфотипа для всех дипной М. Смит [Smith, 1988], М. Смит и М. Чанг [Smith, Chang, 1990] предложили *Diabolepis speratus* из нижнего девона (жедина) восточного Юнани, Китай. По их мнению, зубная система этой древнейшей формы включает элементы, свойственные представителям обеих эволюционных линий, а также сочетает в себе два различных типа роста и строения дентина, демонстрируя присутствие покрытых зубами нормально развитых верхних и нижних зубных пластин в сочетании с окружающими их дентиклями [Smith, Chang, 1990, figs. 1–4]. Однако, помимо этого, *Diabolepis* имеет многочисленные зубы на премаксилле и дентале, хорошо озубленные сошники и покрытый зубами парасфеноид [Chang, 1995, figs. 4, 11, 12, 13] и по ряду признаков строения черепа, небной области и нижней челюсти настолько отличается от традиционной для дипной модели строения, проявляя при этом признаки сходства с поролепиформными рипидистиями, что ряд исследователей определяет линию *Diabolepis* как «сестринскую группу» дипной [Miles, 1977; Schultze, Marshall, 1993].

В качестве примитивных мы рассматриваем дипной с зубной системой в виде комбинации массивных слабо специализированных разрастаний дентина на птеригоидах и преартикулярных костях, восполняющегося в течение жизни, и шагрени из мелких дентиклей, расположенных по периферии этих разрастаний. Эти формы обладали мощным прикусом и соответствующей ему сильно развитой аддукторной мускулатурой (линия *Speonesydrion*). Дипной с зубным аппаратом в виде шагрени периодически сменяющихся дентиклей (линия *Uranolophus*) являются специализированной ветвью, которая может быть производной от форм, близких к *Speonesydrion* [Campbell, Barwick, 1984]. *Diabolepis*, на наш взгляд, является боковой ветвью линии *Tarachomyrax*, от которой, очевидно, происходят все дипной с зубными пластинами *Dipterus*-типа.

В настоящее время существует два принципиально разных подхода к реконструкции филогенетических связей ископаемых групп. Одним из них является традиционный морфо-функциональный анализ, рассматривающий преобразования различных морфологических структур в процессе эволюции группы, и другой, кладистический, построенный на анализе независимых сходных признаков строения (парсимоний) у разных форм на уровне родов (PAUP анализ). Важным моментом такого подхода является максимально точный вы-

бор признаков сходства для проведения филогенетического анализа.

Г.-П. Шульце и К.Р. Маршалл [Schultze, Marshall, 1993] провели кладистический анализ для выявления внутригрупповых взаимосвязей двоякодышащих, базируясь на 61 таксоне палеозойских и мезозойских дипной и 90 признаках. Для своего анализа Г.-П. Шульце и К.Р. Маршалл использовали наиболее полно сохранившиеся девонские, а также лучше изученные мезозойские и кайнозойские таксоны. Если учесть, что большинство современных исследователей используют кладистический подход для установления внутригрупповых взаимосвязей, схема Шульце-Маршалла наиболее полно на сегодня отражает картину внутригрупповых отношений дипной на уровне родов [Schultze, Marshall, 1993, fig. 7, 8], хотя сюда и не включены данные по описанным за последние несколько лет новым таксонам.

Принципы систематики

Можно сказать, что для *Dipnoi* не существует четко установленной иерархии признаков для выделения высших таксонов. Это обусловлено неполнотой встречаемости ископаемых остатков. В связи с этим, многие современные авторы описывают новые таксоны лишь на родовом уровне. В качестве систематических признаков для высших таксонов (например, ранга подотряда и семейства) рассматриваются такие как степень окостенения эндокrania, строение и параметры черепа, посткраниального скелета, строение зубной системы. Для более низких таксонов (например, ранга подсемейства и рода) используются форма передней области и строение крышки черепа, парасфеноида, нижней челюсти, элементов зубной системы, плавников.

К настоящему времени наиболее полной по составу включенных в нее таксонов является классификация Г. Шульце [Schultze, 1992], построенная на основании проведенного филогенетического анализа, о котором говорилось выше [Schultze, Marshall, 1993]. Предлагаемая им классификация в большой степени согласуется с классификацией Э.И. Воробьевой и Д.В. Обручева 1964 [Schultze, 1992, p. 8]. Классификация Г. Шульце 1992 г. принята за основу для построения предлагаемой в данной работе классификации дипной. Внесенные в нее изменения соответствуют нашим представлениям о взаимоотношениях определенных таксонов на основании сходства или различия в строении их зубной системы.

Дипной рассматриваются нами как подкласс *Dipnoi* в составе класса *Sarcopterygii*. Внутри подкласса *Dipnoi* мы сохраняем деление на 2 отряда – *Diabolepiformes* и *Dipnoiformes* [Schultze, 1992]. Внутри отряда *Dipnoiformes* мы выделяем 8 подотрядов (*Dipnorhynchoidei*, *Holodontoidei*, *Uranolophoidei*, *Dipteroidei*, *Phaneropleuroidei*, *Uronemoidei*, *Stenodontoidei*, *Ceratodontoidei*), 18 семейств и 6 подсемейств, 3 из которых выделяются впервые в этой работе.

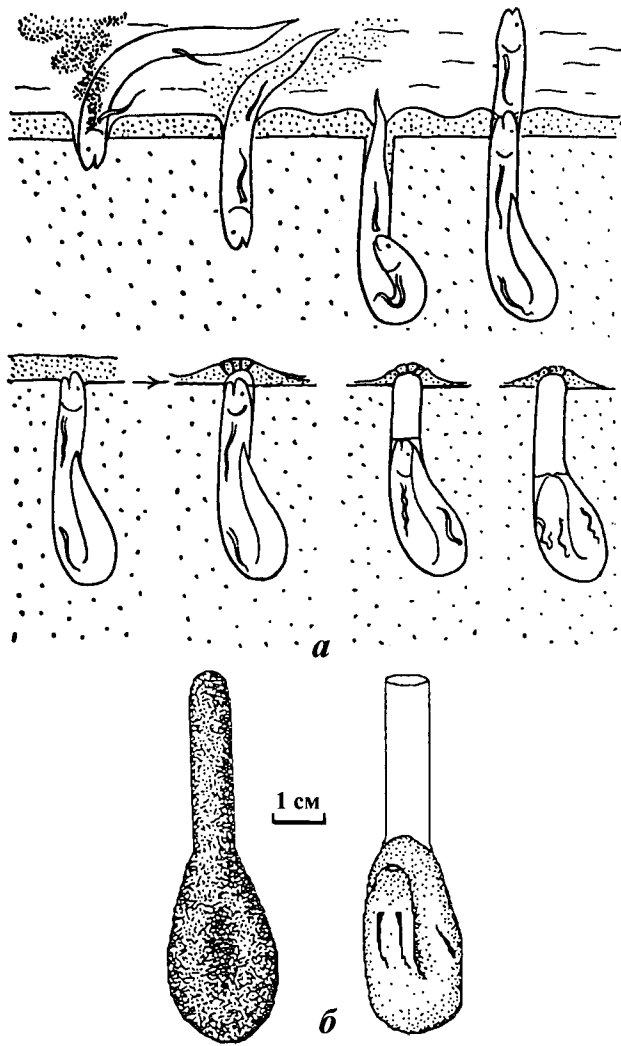


Рис. 9. Норы ископаемых и современной дипной: а – зарывание современной дипной *Protopterus* в грунт [Макушка, 1983, рис. 49]; б – реконструкция норы ископаемой дипной *Gnathorhiza* [McAllister, 1988 с изменениями]

Проблемы, решение которых связано с изучением *Dipnoi*

Морфология дипной дает материал для изучения уникальных специализаций и морфологических адаптаций в эволюции рыб. Можно выделить следующие основные проблемы.

1. Высокий уровень специализации зубной системы при одновременном сохранении способности к ее морфологическим модификациям [Крупина, 1995; Крупина, Reisz, 1999; Крупина, Reisz, Scott, 2001; Smith, Крупина, 2001].

Из трех основных морфологических типов строения зубной системы дипной (подробнее смотри в главе "Морфология") в эволюционном отношении наиболее адаптированным к различным морфо-функциональным преобразованиям оказался

тип строения зубной системы, состоящей из несменявшихся в течение жизни парных верхне- и нижнечелюстных зубных пластин. По такому типу устроена зубная система большинства ископаемых и всех современных родов. Несмотря на то, что строение зубного аппарата в виде зубных пластин, как предполагается, создает ограничение для морфо-функциональных преобразований, этот тип строения зубной системы демонстрирует наиболее широкий спектр морфологических вариаций в процессе эволюции дипной: от зубных пластин, состоящих из многочисленных веерообразно расходящихся рядов мелких заостренных зубов и приспособленных к перетиранию сравнительно мягкой пищи (*Dipterus arcanus*, табл. I, фиг. 1–2), до совершенно гладких пластин (или даже срастающихся в одну непарную верхнечелюстную пластину), приспособленных к раздавливанию жесткой пищи (например, раковин моллюсков), как у *Conchodus pinguiculus* (табл. II, фиг. 6) (рис. 6 сверху). В эволюции группы прослеживается тип строения зубных пластин, приспособленных к хищничеству. Как правило зубные пластины хищного типа состоят из малого числа высоких режущих гребней, несущих острые кинжаловидные зубы, как у позднедевонского *Orlovichthys limnatis* [Крупина, Reisz, 1999; Крупина, Reisz, Scott, 2001] (табл. III, фиг. 3–5) или зубные пластины с заостренными режущими гребнями, не несущие зубов, как у современного *Protopterus annectens*.

2. Переход от жаберного дыхания к легочному, позволивший адаптироваться к пресноводным условиям [Крупина, 1997].

На вопрос о том, когда в эволюции дипной произошел переход от преимущественно жаберного дыхания к легочному, пока нет определенного ответа. Вероятно, процесс преобразования плавательного пузыря в подобие легких начался у некоторых групп дипной с зубным аппаратом в виде зубных пластин уже в конце среднего девона и активно развивался в позднем девоне (*Scaumenacia*, *Phaneropleuron*, *Orlovichthys* и др.). Об этом косвенно свидетельствуют следующие факты: 1) редукция элементов оперкулярной серии и относительное уменьшение размера жаберной крышки; 2) сокращение числа костей наружного плечевого пояса; 3) наличие зубных пластин с хорошо развитыми зубными гребнями, начинающимися от самой вершины пластины как у всех ныне живущих видов, обитающих лишь в пресноводных водоемах.

3. Адаптация к обитанию во временно пересыхающих водоемах.

Уникальная способность дипной выживать во временно пересыхающих водоемах, находясь без воды в течение пяти и более месяцев, не имеет аналогов среди всех остальных представителей надкласса рыб. Такая способность могла развиться лишь при наличии легочного дыхания и выработанных в процессе эволюции адаптационных механизмов для постройки придонных нор-коконов, состоящих из продуцируемой слизью железами слизи, смешанной с илом (рис. 9а). Первые находки

ног гнаториз известны уже из пермских отложений Канзаса, Нью-Мехико и Висконсина, США [Cope, 1877; Carroll, 1965; Bergman, 1976; McAllister, 1988] (рис. 96) и нижнетриасовых отложений Русской платформы (М.Г. Миних, устное сообщение).

Все это позволило древнейшей группе костных рыб, впервые появившихся в геологической летописи более 360 млн лет назад, пройти долгий путь эволюции и морфологических адаптаций и дожить до настоящего времени.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Подкласс *Dipnoi*

Диагноз. Череп платибазального типа. У палеозойских форм окостеневал одной сплошной костью, у современных преимущественно хрящевой. Верхнечелюстная дуга срастается с осевым черепом (аутостилия). Имеются две пары ноздрей, расположенных вентрально у края рта. Покровные кости многочисленны у древних, у современных их число сильно сокращено. Краевые зубные кости развиты на ранних возрастных стадиях, у взрослых рыб в большей или меньшей степени редуцированы. У древних форм между ветвями нижней челюсти расположены две пары гулярных пластин. Сохраняется постоянная хорда. Позвоночный столб состоит только из хрящевых элементов – оснований верхних и нижних дуг. Тела позвонков в виде амфицельных дисков. Тазовый пояс представлен одной пластинкой. Парные плавники – по типу бисериального архиптеригия, у некоторых современных форм сохраняется только основная ось. Непарные плавники у поздних дипной сливаются в один сплошной. В эволюции группы воздушный пузырь преобразуется в единичное или двойное легкое. Есть легочное кровообращение.

Состав. Два отряда: *Diabolepiformes* и *Dipnoiformes*.

Распространение. Европа, Азия, Северная и Южная Америка, Австралия. Нижний девон – ныне.

Отряд *Dipnoiformes*

Диагноз. Эндокраний в разной степени окостеневающий или хрящевой. Череп нормальный или удлинённый. Удлинение черепа происходит либо в предглазничной области, либо распространяется на весь череп. У длинноголовых форм в висцеральном скелете имеется хорошо развитый базихиально-базибранхиальный комплекс.

У некоторых есть несущие зубы *dentale* и *præmaxillare*. Зубная система в виде несменяющихся парных зубных пластин на птеригоидах и преартикулярных костях, либо в виде краевых бугорчатых зубов и шагреня мелких сменяющихся дентиклей на буккальной поверхности, дермопалатинах, сошниках и на пластинах базихиально-базибранхиального комплекса, либо в виде комбинации из несменяющихся отдельных (коронаидных) зубов или зубных пластин и сменяющихся дентиклей. Чувствительные каналы в толще костей (у древних форм) или в коже (у современных).

Состав. Подотряды: *Dipnorhynchoidei*, *Holodontoidei*, *Uranolophoidei*, *Dipteroidei*, *Phaneropleuroidei*, *Uronemoidei*, *Ctenodontoidei*, *Ceratodontoidei*.

Распространение. Австралия, Америка, Северная Африка, Евразия. Нижний девон – ныне.

Подотряд *Dipnorhynchoidei*

Диагноз. Череп мощный и широкий. Эндокраний окостеневший. Кости крыши черепа расположены пятью продольными рядами, покрыты космином. Большое число костей в межорбитальной области. Кости рыла слившиеся. Есть пинеальное отверстие. Нижняя челюсть массивная окостеневающая. Зубная система в виде слабо специализированных парных птеригоидных и преартикулярных пластин.

Состав. Семейства: *Dipnorhynchidae* Berg, 1940 и *Speonesydrionidae* Campbell et Barwick, 1990.

Распространение. Европа, Австралия; нижний – верхний девон.

Семейство *Speonesydrionidae* Campbell et Barwick, 1990

Speonesydrionidae: Campbell et Barwick, 1990, p. 165.

Типовой род – *Speonesydrion* Campbell et Barwick, 1983.

Диагноз. Дипной с окостеневающим широким и коротким рылом. Кости I контактируют по средней линии позади кости В. Серия костей D окружает пинеальное отверстие. Дермопалатинум срастается с птеригоидами. Небные зубные пластины с 4–5 слабо выраженными радиальными рядами круглых зубов. Нижнечелюстные зубные пластины с 4 радиальными рядами круглых зубов и слабо развитым пятым рядом. Вершинная часть пластины гладкая, обособленная, выпуклая. Между зубными рядами, в передней части и по периферии зубных пластин присутствуют мелкие дентикли неправильной формы.

Состав. *Speonesydrion* Campbell et Barwick, 1983; *Ichthyomyx* Long, Campbell et Barwick, 1994.

Род *Ichthyomyx* Long, Campbell et Barwick, 1994

Ichthyomyx: Long et al., 1994, p. 127.

Типовой вид – *Ichthyomyx kurnai* Long, Campbell et Barwick, 1994.

Диагноз. Нижняя челюсть с широко расходящимися ветвями и массивной меккелевой костью. Медиальный симфиз составляет примерно две трети длины нижней челюсти. Преартикулярные зубные пластины выпуклые, в форме человеческой стопы, с 3–4 рядами округлых, бугорчатых, разного размера зубов, покрытых эмалью. Лингвальная борозда и кость позади и постеролатерально к зубной пластине с многочисленными дентиклями, многие из которых удлинены.

Видовой состав. *I. karatayi*, Long, Campbell et Barwick, 1994; *I. karatayi* Reisz, Krupina et Smith, 2004.

Распространение. Австралия, Сибирь, верхи нижнего девона.

Ichnomilax karatayi Reisz, Krupina et Smith, 2004

Табл. II, фиг. 7

Ichnomylax karatayi: Reisz et al., 2004, p. 18, fig. 1.

Голотип – LIG (ЛитНИГРИ), № 70-0010; правая преартикулярная зубная пластина с сохранившимся участком преартикулярной кости; р. Тарей, нижнее течение, в 45 км выше устья, п-ов Таймыр; лона *Wijdeaspis*, верхнеэмский подъярус нижнего девона.

Материал. Кроме голотипа, еще две преартикулярные пластины.

Диагноз. Нижняя челюсть массивная, с широкой меккелевой костью. Преартикулярные зубные пластины округлые, удлинённые, ориентированы поперек преартикулярной кости, формой напоминают человеческую стопу. Состоят из сильно выпуклой, удлинённой, обособленной, овальной гладкой части и трех (иногда с неполным четвертым) сближенных, параллельных, направленных антеромедиально рядов крупных, округлых, бугорчатых зубов. В пространствах между рядами зубов, а также по лабиальному и медиальному краям пластин расположены различной формы более мелкие, блестящие бугорки и валики, ориентированные вдоль зубных рядов. Первый ряд состоит из 3–4 наиболее крупных зубов. В последующих рядах зубов столько же, но они более мелкие. Четвертый ряд (если он присутствует) обычно не полностью сформирован и состоит из одного–двух совсем небольших зубов. Пластины покрыты эмалью. Лингвальный участок пластины суженный, округлый. Гистологически пластины построены петродентином.

Распространение. Северная Сибирь; эмский ярус нижнего девона.

Подотряд Holodontoidei

Диагноз. Длинноголовые дипнои с коротким преорбитальным и удлинённым посторбитальным отделами черепа, с короткой нижней челюстью и мощным прикусом. Зубной аппарат в виде отдельных бугорчатых краевых зубов на верхней и нижней челюстях и шагрени мелких дентиклей на небе и нижней челюсти. Зубы присутствуют на дентале и твердой верхней губе.

Состав. Семейство Holodontidae Gorizdro-Kulczycka, 1950.

Распространение. Европа, Австралия; верхний девон.

Семейство Holodontidae Gorizdro-Kulczycka, 1950

Holodontidae: Gorizdro-Kulczycka, 1950, p. 54; Miles, 1977, p. 12; Schultze, 1992, p. 47; Pridmore, Campbell and Barwick, 1994, p. 106.

Типовой род – *Holodipterus* White et Moy-Thomas, 1940 (= *Holodus* Pander, 1858, nom. gen. praecoc.).

Диагноз. Череп короткий, широкий. Эндокраний сильно окостеневший. Кости крыши черепа расположены пятью продольными рядами, покрыты толстым слоем дентина. Большое число костей в межорбитальной области. Есть пинеальное отверстие. Инфрадентальный канал не соединяется с супраорбитальным и с затылочной комиссурой. Ямочные линии отчетливые. Озубление в виде нечетко организованных зубных пластин и краевых бугорчатых углощений на верхней и нижней челюстях.

Состав. *Holodus* Pander, 1858; *Holodipterus* White et Moy-Thomas, 1940; *Iowadipterus* Schultze, 1992; *Ganorhynchus* Traquair, 1873; *Sunwapta* Thomson, 1967.

Замечание. Название семейства Holodontidae было введено З. Гориздро-Кульчицкой [Gorizdro-Kulczycka, 1950], считавшей название рода *Holodus* валидным. Поэтому, согласно ст. 11.7 Международного кодекса зоологической номенклатуры (2000 г.), название Holodontidae является валидным, несмотря на более раннюю замену родового названия *Holodus* на *Holodipterus*, в связи с омонимией [White, Moy-Thomas, 1940], что и принимается большинством современных авторов [Miles, 1977; Campbell, Barwick, 1990; Schultze, 1993; Pridmore et al., 1994].

Род *Holodipterus* White et Moy-Thomas, 1940

Holodus: Pander, 1858, S. 38–43; Gorizdro-Kulczycka, 1950, 54, 83.

Archaeotylus: Meyer, 1864, S. 285.

Holodipterus: White et Moy-Thomas, 1940, p. 101; Miles, 1977, p. 12–13; Pridmore, Campbell, Barwick, 1994, p. 106; Воробьева, Обручев, 1964, с. 307.

Типовой вид – *Holodus kiprijanowi* (Pander, 1858).

Диагноз. Рыбы средних размеров с нешироким коротким рылом и удлинённым посторбитальным отделом черепа. По краям птеригоидов несколько сближенных, крупных, прямых зубов. На нижней челюсти – отдельные крупные, слабо сгруппированные зубы. Кроме этого, функциональная поверхность ротовой полости покрыта шагренью мелких дентиклей.

Видовой состав. *H. kiprijanowi* (Pander, 1858); *H. santacrucensis* (Gorizdro-Kulczycka, 1950); *H. gogonensis* Miles, 1977; *H. longi* Campbell et Barwick, 1991.

Распространение. Верхний девон Европы, Западная Австралия.

Замечания. Р.С. Майлс, описавший *Holodipterus gogoensis* в 1977 г., при сравнении видов рода ошибся, посчитав, что Х. Пандер описал *Holodus kiprijanowi* по передней области нижней челюсти [Pander, 1858, S. 38–43, Taf. 6]. На самом деле, последний вид был описан по фрагменту передней области рыла. Вероятно, из-за этого недоразумения Р.С. Майлс по некоторым признакам строения, сходным у двух остальных видов рода (*H. gogoensis* и *H. santacrucensis*), отодвигает *H. kiprijanowi* от общей линии *Holodipterus* как отличающийся по некоторым признакам строения. На самом деле, по строению зубной системы *H. kiprijanowi* полностью соответствует остальным видам рода.

П.А. Придмор и др. [Pridmore et al., 1994] в составе рода *Holodipterus* выделяют 2 подрода: *Holodipteroides* с новым видом *H. (Holodipteroides) elderae*, и *Asthenorhynchus* с новым видом *H. (Asthenorhynchus) meemanae*.

Holodipterus kiprijanowi (Pander, 1858)

Holodus kiprijanowi: Pander, 1858, S. 38–43, Taf. VI, fig. 1–14.

Holodipterus kiprijanowi: Воробьева, Обручев, 1964, с. 307, рис. 48 а, б.

Голотип – коронарный зуб (не сохранился), изображен у Х. Пандера [Pander, 1858, taf. VI, fig. 5–6]; окрестности г. Орла, плавский горизонт среднефаменского подъяруса верхнего девона.

Материал. Кроме голотипа, нижняя челюсть (изображена там же, fig. 1–4).

Диагноз. Нижняя челюсть массивная, широкая. Дентале покрыто дентином. Есть адсимфизная пластина. Помимо отдельных крупных бугорчатых короноидных зубов, по краю дентале с внутренней стороны расположен один ряд невысоких мелких округлых зубчиков, являющихся вершинами рудиментарных лабиальных зубных пластин ранних возрастных стадий.

Распространение. Орловская обл., Россия; плавский горизонт, среднефаменский подъярус верхнего девона.

Род *Ganorhynchus* Traquair, 1873

Ganorhynchus: Traquair, 1873, p. 555; Воробьева, Обручев, 1964, с. 307.

Типовой вид – *Ganorhynchus woodwardi* Traquair, 1873.

Диагноз. Наиболее часто сохраняется этмоидная часть черепа в виде полукруглой массивной кости, поверхность которой покрыта космином. Космин пронизан, как правило, мелкими частыми порами. На внутреннем крае кости обычно присутствуют вырезки передних ноздрей. Преартикулярные зубные пластины высокие, массивные, с параллельными гребнями, дробящего типа. Птеригоидные зубные пластины несут крупные округлые

зубы, частично сливающиеся в гребни. На вентральной стороне твердой верхней губы могут быть парные премаксиллярные зубные пластины.

Видовой состав. *G. woodwardi* Traquair, 1873; *G. beecheri* Newberri, 1889; *G. rigauxi* Dutertre, 1930; *G. splendens* Gross, 1937; *G. caucasius* Krupina, 1979; *G. donensis* Krupina, sp. nov.

Распространение. Средний–верхний девон Западной Европы, европейской части России и Закавказья, Северной Америки.

Замечание. Т. Орвигом (Ørvig, 1961, p. 17, pl. 3, fig. 1) в качестве *Dipnoi inc.sed.* описана единичная находка этмоидного края черепа *Ganorhynchus?* sp. из верхов среднего девона (эйфель) области Бергиш-Гладбах Германии.

Ganorhynchus caucasius Krupina, 1979

Табл. II, фиг. 3–4

Ganorhynchus caucasius: Крупина, 1979, с. 145–147, рис. 1.

Голотип – ПИН, № 3753/3, передний край рыла; местонахождение р. Арпа, правый берег, с. Данзик, Нахичеванская автономная область, Азербайджан; слои с *Cyrtospirifer pamiricus*, верхнефаменский подъярус верхнего девона.

Материал. Кроме голотипа, по всей вероятности, еще одна нижнечелюстная зубная пластина, найденная рядом с ним, ПИН № 3753/2.

Диагноз. Край рыла слабо изогнутый, массивный. Есть пара слабо выраженных выемок для передних наружных ноздрей. Кость покрыта космином, пронизанным мелкими частыми порами. Между выемками ноздрей в центральной части кости с внутренней стороны имеется высокая и широкая аркообразная выемка. Нижнечелюстные зубные пластины высокие, массивные, округло-прямоугольные. Состоят из пяти–шести коротких гребней, начинающихся от середины поверхности пластины. Гребни разделены глубокими бороздами, начинающимися от середины поверхности пластины. На гребнях имеются бугорки. Задний гребень короткий и более высокий, чем остальные.

Распространение. Закавказье; верхнефаменский подъярус верхнего девона.

Ganorhynchus donensis Krupina, sp. nov.

Ganorhynchus sp. Воробьева, Обручев, 1964, с. 307, табл. IV, фиг. 9.

Видовое название – от р. Дон.

Голотип – ПИН, № 2752/2; передний край рыла; р. Дон, с. Ново-Животинное, Воронежская область, Россия; воронежский горизонт, верхнефранский подъярус верхнего девона.

Материал. Голотип.

Диагноз. Передний край рыла полукруглой формы, массивный, 65 мм длиной и 18 мм шириной. Покрыт толстым слоем космина. Поры мелкие, равномерные на дорсальной стороне и более

крупные, менее равномерные, на вентральной. Вырезки передних ноздрей небольшие, глубокие, расположены близко к латеральным краям кости. Центральная выемка широкая, неглубокая и невысокая, составляет примерно треть от общей длины переднего края рыла. Краевые выемки, вмещавшие складки нижней губы, неглубокие, но отчетливые.

Распространение. Европейская часть России; французский ярус верхнего девона.

Подотряд *Uranolophoidei*

Диагноз. Длинноголовые дипнои с зубным аппаратом в виде ряда бугорчатых разрастаний на краевых зубных костях верхней и нижней челюстей и шагрени мелких сменяющихся дентиклей, выстилающих ротовую полость и пластины гиохиально-гиобранхиального комплекса, который также принимает участие в переработке пищи.

Состав. Семейства: *Uranolophidae* Miles, 1977; *Rhynchodipteridae* Berg, 1940; *Fleurantiidae* Berg, 1940.

Распространение. Северная Америка, Европа, Австралия. Нижний–верхний девон.

Замечание. В отличие от авторов подотряда (*Uranolophina*) [Campbell et Barwick, 1990, p. 165], мы не включаем в его состав семейство *Holodontidae* Gorizdro-Kulczycka, 1950, т. к. зубная система входящих в него родов устроена иначе.

Семейство *Rhynchodipteridae* Berg, 1940

Rhynchodipteridae: Берг, 1940, с. 81; Воробьева, Обручев, 1964, с. 311.

Типовой род – *Rhynchodipterus* Säve-Söderbergh, 1937.

Диагноз. Дипнои с плоским длинным черепом и удлинённой нижней челюстью. Зубной аппарат в виде шагрени мелких дентиклей на нижней челюсти и птеригоидах, а также краевых бугорчатых выростов или утолщений. Непарные плавники не слитые, с короткими основаниями. Передние невральные дуги могут быть не слиты со своими остистыми отростками. Чешуи крупные, орнаментированные.

Состав. *Rhynchodipterus* Säve-Söderbergh, 1937; *Soederbergia* Lehman, 1959; *Griphognathus* Gross, 1956.

Замечание. В отличие от существовавшей ранее точки зрения [Воробьева, Обручев, 1964], мы считаем целесообразным отнести к семейству *Rhynchodipteridae* и рода *Griphognathus*, как это сделано Р.С. Майлсом [Miles, 1977, p. 308]. Основанием для этого служит удлинённый череп и строение зубного аппарата *Griphognathus*, состоящего из зубной шагрени на буккальной поверхности и не имеющего зубных пластин.

Род *Griphognathus* Gross, 1956

Griphognathus: Gross, 1956. S. 36–37; Воробьева, Обручев, 1964, с. 307; Schultze, 1969, S. 43; Miles, 1977, p. 8.

Типовой вид – *Griphognathus minutidens* Gross, 1956.

Диагноз. Средние и крупные рыбы с длинными, узкими рылом и нижней челюстью. Имеется длинный ретро-артикулярный отросток. В крыше черепа присутствует кость D. Щечные кости хорошо развиты. Орбиты крупные. Зубная система состоит из шагрени мелких бугорков или дентиклей на небе и нижней челюсти, краевых гребней и отдельных неровных бугорчатых зубов. Есть парные роstralные зубные пластины на вентральной стороне этмоида. Два спинных плавника и анальный приближены к хвостовому отделу. Парные плавники широкие, короткие, в виде лопастей. Хвостовой отдел короткий. Хвостовой плавник гетероцеркный.

Видовой состав. *G. minutidens* Gross, 1956; *G. sculpata* Schultze 1969; *G. whitei* Miles, 1977.

Распространение. Европа, Западная Австралия; верхний девон.

Griphognathus minutidens Gross, 1956

Табл. IV, фиг. 3–5

Griphognathus minutidens: Gross, 1956, S. 32–37, Taf. 8, fig. 2–8; Taf. 9, fig. 1–3; Schultze, 1969, S. 43–44, Taf. 1, fig. 1–2; Taf. 2, fig. 1–3; Taf. 3, fig. 5; Taf. 4, fig. 3; Taf. 5, fig. 2–3; Taf. 6, fig. 5; Taf. 7, fig. 1–6.

Голотип – MB, f. 577; нижнечелюстная дуга; местонахождение Плавинас, Латвия; сланцы Коккенхузен, нижнефранский подъярус верхнего девона.

Материал. Три фрагмента ветвей нижней челюсти с сохранившимся артикулярным отделом – ПИН № 835/37, р. Великая, д. Писковичи; ПИН № 835/43, р. Великая, у Снеготорского монастыря, Новгородская обл., Россия; снеготорские слои саргаевского горизонта, французский ярус верхнего девона; ПИН № 835/44, д. Холова к югу от д. Плужцы, Новгородская обл., Россия; снежский горизонт, французский ярус верхнего девона.

Диагноз. Ветви нижней челюсти удлинённые, с вытянутым артикулярным отделом, гладкие, без космина. Преартикулярная кость покрыта шагренью мелких неровных блестящих дентиклей. На дорсальном участке кости присутствуют краевые гребни, ориентированные вдоль поверхности кости. *Angulare* – крупная длинная кость с расширенным антеролатеральным участком. Передняя часть артикулярного отдела образована крупным, широким и высоким прегленоидным выступом. Аддукторная и гленоидная ямки крупные и широкие. Гленоидная ямка почти симметрична по форме и не разделена на две части. Ретроартикулярный отросток длинный, составляет примерно треть протяженности всего артикулярного отдела. Постгленоидный выступ слабо выражен в рельефе. Мандибулярный сенсорный канал проходит по латеральной стороне

преартикулярной кости. Оральный канал проходит по вентролатеральному участку ангулярной кости.

Распространение. Северо-западные области России и Прибалтика; саргаевский – снежский горизонты, франский ярус верхнего девона.

Семейство *Fleurantiidae* Berg, 1940

Fleurantiidae: Берг, 1940, с. 84; Воробьева, Обручев, 1964, с. 310.

Типовой род – *Fleurantia* Graham-Smith et Westoll, 1937.

Диагноз. Ямочные линии неглубокие. Рыло и птеригоидные кости удлиненные. Парасфеноид с удлиненным и суженным передним отделом и длинным задним стеблем. Зубная система в виде шагреней мелких дентиклей, выстилающих ротовую полость и сгруппированных в ряды зубов на птеригоидных и преартикулярных костях. Есть дермоплатины. Кость E непарная, удлиненная, спереди разделяется на три отростка. Спинные плавники не сливаются, с двумя рядами радиалей. Первый спинной и анальный короткие, с лопастями у оснований. Анальный с концентрированным внутренним скелетом.

Состав. *Fleurantia* Graham-Smith et Westoll, 1937; *Jarvikia* Lehman, 1955; *Barwickia* Long, 1992.

Род *Jarvikia* Lehman, 1959

Jarvikia: Lehman, 1955, p. 995; Lehman, 1959, p. 40–48.

Типовой вид – *Jarvikia arctica* Lehman, 1959.

Диагноз. Череп плоский, рыло удлиненное, орбиты латеральные. Супратемпоральная комиссура проходит в задней части кости B. Кость E непарная, спереди разделяется на три отростка. Парасфеноид узкий, ромбический, вытянут в переднем направлении, с длинным задним стеблем. Зубная шагрень присутствует на птеригоидных и преартикулярных костях.

Видовой состав. *Jarvikia arctica* Lehman, 1959; *J. lebedevi* Krupina, 1999.

Распространение. Верхний девон Европы.

Jarvikia lebedevi Krupina, 1999

Табл. IV, фиг. 2

Jarvikia lebedevi: Krupina, 1999, с. 25, рис. 1.

Голотип – ПИН, № 3725/378, неполная крыша черепа; карьер “Рыбница”, 7 км к югу от г. Орла, Орловская обл., Россия; тургеневские слои (нижняя часть), плавский горизонт, фаменский ярус верхнего девона.

Материал. Голотип.

Диагноз. Крупные рыбы с удлиненным рылом. Границы между костями крыши черепа четкие, петлеобразные. Кости центральной серии удлиненные, узкие. Непарная сливающаяся кость E+F крупная, со-

ставляет 1/4 длины черепа, впереди разделяется на три отростка. Центральный отросток примерно вдвое толще латеральных. Кость J очень крупная и вытянутая в длину, по размеру сравнима с костью B. Присутствует кость Y₂. Ямочные линии и сенсорные каналы слабо выражены на поверхности костей.

Распространение. Типовое местонахождение.

Подотряд *Dipteroidei*

Диагноз. Эндокраний окостеневает в виде одной непарной кости. Покровные кости черепа расположены под эпидермисом и покрыты дентином. Сенсорные каналы проходят в толще костей, открываясь наружу порами. Ямочные линии глубокие. Нет *praemaxillare*, есть *dentale*. Есть кости крышечной области. Две пары крупных гулярных пластинок. Корonoидных зубов нет. Зубной аппарат состоит из парных, несменяющихся зубных пластин с рядами зубов или гребнями на птеригоидах и нижней челюсти.

Состав. Семейства: *Dipteridae* Owen, 1846 и *Chirodipteridae* Campbell et Barwick, 1990. Распространение. Евразия, Северная Америка, Австралия. Средний–верхний девон.

Семейство *Dipteridae* Owen, 1846

Dipteridae: Owen, 1846, p. 50; Woodward, 1891, p. 235; Берг, 1940, с. 81; Воробьева, Обручев, 1964, с. 307.

Типовой род – *Dipterus* Sedgwick et Murchison, 1828.

Диагноз. Эндокраний умеренно или слабо окостеневает. Отделы его слиты. Этмоид может быть удлинен. Покровные кости крыши черепа многочисленны. Космин присутствует на покровных костях крыши черепа и чешуях. Пинеальное отверстие может присутствовать. Число костей в межорбитальной области сравнительно небольшое. Кость D может быть единичной или множественной. На преартикулярных и птеригоидных костях парные зубные пластины веерообразной или треугольной формы. Дентале укорочено. Надглазничный канал связан анастомозом с затылочной комиссурой и может быть связан с подглазничным каналом. Сильное окостенение осевого скелета. Невральные и гемальные отростки сливаются с дугами.

Состав: подсемейство *Dipterinae* Owen, 1846; *Rhinodipterinae* Krupina subfam. nov.; *Orlovichtiinae* Krupina subfam. nov.

Подсемейство *Dipterinae* Owen, 1846

Типовой род – *Dipterus* Sedgwick et Murchison, 1828

Диагноз. Рыбы средней длины. Череп неудлиненный. Покровные кости и чешуи покрыты кос-

мином. Этмоид окостеневаает. Кость D может быть множественной. Зубные пластины веерообразной формы с рядами мелких, закругленных зубов или с зубными гребнями, расходящимися из одной точки вершины.

Состав. *Dipterus* Sedgwick et Murchison, 1828; *Tarachomyrax* Barwick, Campbell et Mark-kurik, 1997; ? *Grossipterus*, Obruchev, 1964.

Замечание. Род *Grossipterus* Obruchev, 1964 оспаривается нами в составе подсемейства с вопросом. При дальнейшем поступлении материала его систематическое положение может быть пересмотрено.

Род *Dipterus* Sedgwick et Murchison, 1828

Dipterus: Sedgwick et Murchison, 1828, p. 143; Woodward, 1891, p. 235; Воробьева, Обручев, 1964, с. 307.

Catopterus: Agassiz, 1833, p. 3.

Polyphractus: Agassiz, 1844, p. 5, 29.

Paradipterus: Jaekel, 1927, p. 932.

Eoctenodus: Hills, 1929, p. 209.

Типовой вид – *Dipterus valenciennesi* Sedgwick et Murchison, 1828.

Диагноз. Мелкие и средние рыбы с уплощенной головой и широким рылом. Сплошной этмоидный щит. Кость D единичная или множественная. Парасфеноид ромбический, без заднего отростка. Меккелева и небо-квадратная кости окостеневаают. Покровные кости черепа и чешуи покрыты космином, с характерными петлистыми линиями резорбции (линии Уэстолла). Зубной аппарат в виде парных птеригоидных и преартикулярных зубных пластин треугольной формы, с 5–15 рядами зубчиков или гребней, расходящимися из точки вершины. Птеригоидные пластины плоские, сближены или срастаются по средней линии. Преартикулярные пластины всегда отдельные, выпуклые. Зубы на пластинах мелкие, округлые, сжатые с боков. Два самостоятельных спинных плавника, далеко отнесенные назад. Хвостовой отдел короткий.

Видовой состав. Более 20 видов.

Распространение. Европа, Северная Америка, Австралия; девон.

Dipterus arcanus Krupina, 2000

Табл. I, фиг. 1–2

Dipterus radiatus: Pander, 1858, S. 22–23, Taf. 7, fig. 8–9.

Dipterus radiatus: Крупина, Крупин, 1983, с. 54–59.

Dipterus arcanus: Крупина, 2000, с. 56–57.

Голотип – ПИН, № 3725/122; сросшаяся птеригоидная зубная пластина с сохранившейся левой птеригоидной костью; карьер “Рыбница”, 7 км к югу от г. Орла; Орловская обл., Россия; орловско-сабуrowsкая пачка, тургеневские слои плавского горизонта, верхнефаменский подъярус верхнего девона.

Материал. Более 200 остатков: только птеригоидные и преартикулярные зубные пластины, неко-

торые с сохранившимися птеригоидными и преартикулярными костями, коллекция № 3725, Центральное девонское поле. Сборы автора.

Диагноз. Птеригоидные зубные пластины веерообразной формы, плоские, сросшиеся по средней линии, состоят из 12–14 рядов многочисленных мелких бугорчатых зубчиков. Ширина пластины в лабиальной части примерно равна длине первого ряда зубчиков. Ряды расходятся из одной воображаемой точки в вершинной части пластины. Размеры пластин от 4 до 15 мм. Полный внутренний угол пластины около 70°. Первый ряд самый длинный, остальные ряды последовательно укорачиваются так, что последний ряд составляет около половины длины первого. Нижнечелюстные зубные пластины выпуклые, веерообразной формы. Полный внутренний угол пластины примерно 120°. Длина первого ряда составляет 0,7 ширины пластины в лабиальной части. Пластина состоит из 12–15 рядов мелких бугорчатых зубчиков, таких же, как и на птеригоидных пластинах. Ряды расходятся из одной воображаемой точки, расположенной позади вершинной части пластины. Первые три ряда зубчиков наиболее протяженные. Остальные ряды постепенно укорачиваются так, что последний ряд составляет около половины длины первого. Первые ряды зубчиков дугообразно изогнуты, отклоняются в сторону вершины пластины.

Распространение. Центральные районы европейской части России; тургеневские слои плавского горизонта, верхнефаменский подъярус верхнего девона.

Dipterus arenaceus Eichwald, 1844

Табл. IV, фиг. 1

Dipterus arenaceus: Eichwald, 1844, p. 831; 1846, p. 308, pl. X, figs. 31, 32; 1860, p. 1540, pl. LVII, fig. 17; Woodward, 1891, p. 242; Обручев 1932, с. 176.

Материал. ПИН, № 54210, часть туловища с сохранившимися брюшными плавниками и неполным хвостовым, на основаниях плавников сохранились чешуи (оригинал к “Основам палеонтологии”) [Воробьева, Обручев, 1964], р. Лемовжа (прав. приток р. Луги), д. Хотнежи, Ленинградская обл., Россия; наровский горизонт эйфельского яруса среднего девона.

Диагноз. Рыбы средней длины с достаточно широким туловищем и относительно длинным и узким хвостовым отделом. Брюшные плавники широкие, длинные, с концентрированным скелетом. Базальная часть плавников покрыта чешуей, такой же, как на туловище. Чешуи крупные, толстые, неправильной или ромбической формы, слабо выпуклые, покрыты несколькими слоями космина, образующими концентрические бороздки (линии Уэстолла). Чешуи пронизаны однородными мелкими порами. Туловищные чешуи слабо перекрываются. Максимальное перекрытие чешуй (до 2/3) на сгибах туловища и плавниках.

Распространение. Северо-запад европейской части России; наровский горизонт, эйфелский ярус среднего девона.

Dipterus expressus Krupina, 2000

Табл. I, фиг. 5–6

Dipterus expressus: Крупина, 2000, с. 57, табл. VI, фиг. 5, 6.

Голотип – ПИН, № 3725/208; сросшаяся птеригоидная зубная пластина с сохранившимся правым птеригоидом; карьер “Рыбница”, в 7 км к югу от г. Орла, Орловская обл., Россия; орловско-сабуровская пачка, тургеневские слои плавского горизонта, фаменский ярус верхнего девона.

Материал. 15 остатков: только преартикулярные и птеригоидные зубные пластины, некоторые с птеригоидными костями; коллекция ПИН, № 3725. Сборы автора.

Диагноз. Птеригоидные зубные пластины, сросшиеся по средней линии, веерообразной формы, плоские, состоят из 6–7 рядов мелких заостренных зубчиков. Ряды радиально расходятся из одной точки вершины в антеромедиальной части каждой пластины. Высота каждой из пластин примерно равна ее длине, их размеры от 4 до 10 мм. Полный внутренний угол каждой пластины около 70°, вершина не выражена. Точки расхождения рядов зубчиков максимально приближены к линии медиального контакта пластин. Гладкая площадка контакта правой и левой пластин примерно от середины своей длины разделяется на два самостоятельных расходящихся в стороны ряда зубов. Второй ряд составляет 0,9 длины контактной площадки, третий – 0,8 ее длины, четвертый – 0,7 длины площадки и т.д. Зубы конические, заостренные, кинжаловидные. Нижнечелюстные зубные пластины неширокие, выпуклые, веерообразной формы. Имеют 5, изредка 6 высоких гребней, состоящих из частично слившихся сравнительно крупных зубов. Гребни расходятся из одной точки, расположенной в загибающейся назад вершине пластины. Длина пластины равна длине первого гребня. Угол между первым и последним гребнями примерно 75°. Полный внутренний угол пластины составляет около 100°. Вершина пластин треугольная, расположена ниже уровня сходящихся к ней гребней, что придает пластинам более выпуклую форму. Желобки между гребнями широкие и глубокие, прослеживаются почти до самой точки вершины.

Распространение. Центральные районы европейской части России; плавский горизонт, фаменский ярус верхнего девона.

Dipterus marginalis (Agassiz, 1843)

Табл. I, фиг. 7–8

Ctenodus marginalis: Agassiz, 1843, p. 123, Taf. 28a, fig. 21, 22.

Dipterus marginalis: Pander, 1858, p. 24, Taf. 7, fig. 6, 7; Taf. 5, fig. 10–14; Eichwald, 1860, p. 1537; Крупина, 2000, с. 58, табл. VI, фиг. 7, 8.

Материал. Более 10 птеригоидных и преартикулярных зубных пластин. Сборы автора. Коллекция ПИН, № 3725, Центральное девонское поле.

Диагноз. Птеригоидные зубные пластины плоские, некрупные (5–7 мм), округлой формы, с 6–7 рядами зубчиков, начинающимися из одной точки вершины. Полный внутренний угол пластины не измеряется из-за закругленного лингвального края. Угол между первым и последним рядами 40°. Ширина пластины равна половине ее длины. С лингвальной стороны многие пластины несут несколько рядов концентрических линий, доходящих до середины ее длины. Ряды зубчиков веерообразно расходятся из точки вершины. Первый ряд длиннее последующих. Последний ряд составляет примерно 2/3 длины первого.

Преартикулярные зубные пластины выпуклые, с 5–6 рядами зубчиков, частично сливающимися в гребни. Угол между первым и последним гребнями составляет 40–45°. Вершина пластины смещена назад и в сторону последнего гребня. Все гребни примерно одинаковой длины. Первый гребень ориентирован несколько в сторону от остальных. Следующие гребни сближены между собой. Слегка изгибаясь по дуге, они тянутся параллельно друг другу. Зубчики на гребнях обособлены. Бороздки между гребнями неглубокие, узкие, выполаживаются в сторону вершины пластины.

Распространение. Орловская обл., Россия, плавский горизонт, среднефаменский подъярус верхнего девона.

Dipterus pacatus Krupina, 2000

Табл. I, фиг. 3–4

Dipterus pacatus: Крупина, 2000, с. 58, табл. VI, фиг. 3, 4.

Голотип – ПИН, № 3725/217; сросшаяся птеригоидная зубная пластина с сохранившимся левым птеригоидом; карьер “Рыбница”, 7 км к югу от г. Орла, Орловская обл., Россия; орловско-сабуровская пачка, тургеневские слои плавского горизонта, верхнефаменский подъярус верхнего девона.

Материал. Около 40 остатков, только зубные пластины, некоторые с сохранившимися птеригоидными костями. Коллекция ПИН, № 3725, Центральное девонское поле. Сборы автора.

Диагноз. Птеригоидные зубные пластины средних размеров, округло-треугольной формы, вогнутые в центральной части, сросшиеся по средней линии, состоят из 4–5 гребней, достигают 15 мм. Полный внутренний угол одной половины пластины – около 80°. Вершинная часть пластин в виде приподнятой, гладкой, треугольной площадки (длина примерно равна ее ширине). Лабиальный участок пластин в виде горизонтальной линии, без медиальной выемки. Второй гребень наиболее

длинный. Остальные гребни, включая первый, достигают от половины до двух третей длины пластины. Краевые лабиальные участки гребней зазубрены, а самый крайний участок представляет собой отдельный зубчик. Желобки между гребнями тянутся от лабиального края примерно до половины длины пластины, постепенно выполаживаясь к вершине. Пространство, образованное при слиянии правой и левой пластин, – в виде треугольной площадки, которая тянется от середины длины пластины.

Нижнечелюстные зубные пластины вытянуты в ширину, выпуклые, округло-треугольных очертаний; их ширина составляет примерно половину длины. Полный внутренний угол пластины 125–130°, угол между первым и последним гребнями 105–110°. Пластина состоит из 5–6 гребней. Наиболее длинный первый гребень. Его длина составляет 0,75–0,8 длины первого гребня, длина второго – примерно 0,83 длины первого, длина третьего – около 0,72 длины первого. Гребни несут зазубрины примерно от середины длины в направлении наружных концов. На самых крайних участках гребней расположены отдельные зубчики. Вершина пластины чуть смещена назад и в сторону и расположена примерно на вертикали третьего гребня. Вершина растянута горизонтально и составляет около половины длины пластины. Площадка перед первым гребнем ориентирована несколько в сторону от первого гребня и соответствует при прикусе участку медиального контакта птеригоидных пластин. Она заканчивается четким ребром, иногда сходным с гребнем, но расположенным всегда ниже уровня первого гребня и менее выделенным в рельефе. Желобки между гребнями глубокие и широкие, постепенно выполаживаются в лингвальном направлении.

Распространение. Центральные области европейской части России; тургеневские слои плавского горизонта, фаменский ярус верхнего девона.

Dipterus pauciporus Obruchev, 1947

Табл. II, фиг. 9

Dipterus pauciporus: Обручев, 1947, с. 26–29, табл. II, фиг. 2–5.

Голотип – ПИН, № 418/1; крыша черепа; р. Мокрая Волноваха, левый берег, в 300 м от балки Большой, Донбасс, Украина; верхнеживетский подъярус среднего девона.

Материал. Кроме голотипа, еще передний конец рыла (экз. ПИН, № 418/4) и часть жаберной крышки (экз. ПИН, № 418/3), а также чешуи.

Диагноз. Рыбы средних размеров. Покровные кости имеют космин. Ямочные линии на костях В, I, Y и J хорошо выражены. Каналы сейсмочувствительной системы в виде относительно мелких и редких пор. Кость D расположена между парными C и E, без пинеального отверстия. Кости, несущие каналы (Y2, Y1, X и K), и кости носового ряда достаточно широкие и крупные. Передний край рыла полу-круглой формы, достаточно тонкий. На нем сосре-

доточено особенно много сенсорных пор. На самой передней части рыла, на сгибе, расположены относительно более крупные поры. Чешуи крупные, круглые, с тонкой циклической внутренней структурой, гладкие, покрыты космином.

Распространение. Донбасс; живетский ярус среднего девона.

Dipterus radiatus (Eichwald, 1844)

Табл. II, фиг. 10

Ctenodus radiatus: Eichwald, 1844, p. 827.

Ctenodus woerthii: Agassiz, 1845, p. 123, pl. XXXIII, fig. 36.

Dipterus radiatus: Eichwald, 1860, p. 1536; Воробьева, Обручев, 1964, с. 307, табл. IV, фиг. 12.

Dipterus ? radiatus: Woodward, 1891, p. 241–242.

Материал. Три неполные преартикулярные зубные пластины. Коллекция ПИН, № 54. Главное девонское поле.

Диагноз. Преартикулярные зубные пластины веерообразной формы с расходящимися из одной точки рядами зубчиков, сильно выпуклые в вершинной части. Несут 13–15 рядов зубчиков. Длина пластины приблизительно равна ее ширине. Полный внутренний угол близок к прямому. Вершинная часть пластины загнута назад и несколько смещена к лингвальному краю. Первые 3–4 ряда зубчиков несколько расходятся в сторону, остальные ряды тянутся почти параллельно и примерно одинаковы по длине. Зубчики образуют ряды, имеют заостренные вершины, сжаты с боков, слиты в основании, образуют ребра или грани, ориентированы вдоль линии гребней. Желобки между рядами зубчиков узкие и глубокие на лабиальных краях пластин, постепенно выполаживаются по направлению к вершине. При этом ширина их почти не меняется за исключением вершинной части пластины.

Распространение. Северо-Запад России; нарвские слои, эйфельский ярус среднего девона.

Род *Tarachomyrax* Barwick, Campbell et Mark-Kurik, 1997

Tarachomyrax: Barwick et al., 1997, p. 47–48.

Типовой вид – *Tarachomyrax oepiki* Barwick, Campbell et Mark-Kurik, 1997.

Диагноз. Дермальные кости покрыты космином. Отношение ширины черепа к его полной длине – 0,75. Кости I не соединяются позади кости В. Кость А отсутствует. Кости С очень вариабельны, составляют серию от 2 до 4 отдельных костей. Имеются несколько костей D. Кости E, а также L-P – серии небольшие, примерно одинакового размера. Кость Y единичная или парная. Есть пинеальное отверстие. Слабое окостенение передней области рыла. Щечная область укороченная по сравнению с таковой у других раннедевонских форм. Ямочные линии на кости В короткие и асимметричные, не соединяются с таковыми на кости J. Канал боковой линии проходит

по кости Y на кость X, где разделяется на супра- и инфраорбитальный каналы. Супраорбитальный канал далее тянется по кости K. Отверстия сенсорных пор наиболее многочисленные в области рыла и более редкие на остальных костях черепа. Зубные пластины почти плоские, с 7–8 рядами зубов. Птеригонидные пластины не срастаются по средней линии, но имеют контактную зону, покрытую неправильной формы дентиклями. Небольшое число более правильных дентиклей сосредоточено на лабиальных участках пластин в бороздках между зубными рядами. Новые зубы на лабиальных краях пластин добавляются непосредственно из базального слоя кости. Каждый зуб окружен дискретным эмалевым слоем. Область перекрытия чешуй опоясана линией мелких бугорков, примыкающей к покрытому космином внешнему участку чешуй, и линией особой пористой кости кпереди от него. Космин на чешуях с особой гребенчатой структурой, с продольной ориентацией гребешков.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Обн. 5 разреза по р. Матушевич, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; эмский ярус нижнего девона.

Tarachomyrax oepiki Barwick, Campbell et Mark-Kurik, 1997

Tarachomyrax: Barwick, Campbell, Mark-Kurik, 1997, p. 47–48, figs. 1–16.

Голотип – GI, Pi 1304, крыша черепа с этмоидной областью; местонахождение слой 55 в обнажении 5, р. Матушевич, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; эмский ярус нижнего девона.

Материал. Кроме голотипа, еще более 50 остатков, представленных фрагментами и изолированными костями крыши черепа, оперкулярно-гулярной серии, чешуями, птеригонидными и преартикулярными зубными пластинами, целыми и фрагментарными. Коллекция Геологического института Эстонской академии наук; слой 54–55 обн. 5 на р. Матушевич, о. Октябрьской Революции, архипелаг Северная Земля, Россия; эмский ярус нижнего девона.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Север Сибири; эмский ярус нижнего девона.

Замечание. Остатки описываемого вида, представленные, главным образом, изолированными чешуями и зубными пластинами, определены нами также из местонахождения на р. Тарей, в 45 км выше от устья на п-ове Таймыр; лона *Wijdeaspis*, эмский ярус нижнего девона. Остатки *T. oepiki* встречены в ассоциации с остатками другой дипнои, *Ichnomyrax karatayi*, охарактеризованной выше.

? Род *Grossipterus* Obruchev, 1964

Grossipterus: Воробьева, Обручев, 1964, с. 308.

Типовой вид – *Dipterus ? crassus* Gross, 1933.

Диагноз. Рыбы средних и крупных размеров. Птеригонидные зубные пластины прямоугольных очертаний, вытянуты в длину, разделенные, гладкие. Гребни волнистые, сближенные, состоят из слившихся зубчиков, тянутся параллельно друг другу, начиная от середины поверхности пластин; обычно их 6–7. Гладкая поверхность пластин слабо вогнутая. Преартикулярные пластины гладкие, выпуклые. Имеют 4–5 сближенных, параллельно расположенных гребней, отчетливо выраженных лишь на лабиальных краях пластин.

Видовой состав. *G. crassus* (Gross, 1933); *G. venustus* Krupina, 2000.

Распространение. Европейская часть России; верхний девон.

Grossipterus crassus (Gross, 1933)

Табл. II, фиг. 5

Dipterus ? crassus: Gross, 1933, 1934, S. 83–86, Taf. 9.

Голотип – MB, f 87 – париетале; р. Брасла, 400 м ниже Страуме, Латвия; франский ярус верхнего девона Прибалтики.

Материал. Кости крыши черепа (экз. ПИН, № 803/1 – кость B), глазничной серии, фрагмент крыши черепа, чешуи, кости оперкулярной серии, плечевого пояса, зубные пластины; местонахождение Латвия, р. Брасла, 400 м ниже Страуме; р. Даугава, лев. берег, против Паста-Муйжа; гауйская свита, франский ярус верхнего девона.

Диагноз. Кости крыши черепа и глазничной серии массивные, лишены космина. На некоторых костях (J) присутствует бороздчатый орнамент. Кость B широкая, округлых очертаний. Задний край без выемки, слегка выпуклый. Ширина кости почти равна ее длине. Передний край кости со слабо выраженными передним и антеролатеральными отростками. Кость B имеет массивное костное основание. Ямочные линии достаточно глубокие, в виде буквы X, расположены либо в центре, либо чуть ниже или выше центральной оси кости. Кость J широкая, неправильной формы, длина ее соответствует ширине, несет в центральной части глубокую и широкую ямочную линию. Задний край кости образует широкий, симметричный, слабо заостренный выступ. Оперкулом сравнительно небольшое, тонкое, гладкое. Кости глазничной серии толстые. Птеригонидные зубные пластины треугольной формы, вытянутые в длину, с частично выпуклой, частично вогнутой гладкой поверхностью. Состоят из 7 коротких гладких гребней. Полный внутренний угол пластины 50°. Угол между первым и последним гребнями около 40°. Гребни тянутся параллельно друг другу. Второй гребень составляет 0,7, третий – 0,6 длины первого. Борозды между гребнями короткие, неглубокие. Чешуи тонкие, с концентрическими кольцами.

Распространение. Латвия, гауйская свита, франский ярус верхнего девона.

Grossipterus venustus: Krupina, 2000, с. 60, табл. VI, фиг. 9, 10.

Голотип – ПИН, № 3725/371, левая птеригоидная зубная пластина; карьер “Рыбница”, 7 км к югу от г. Орла, Орловская обл., Россия; орловско-сабуровская пачка, тургеневские слои плавского горизонта, фаменский ярус верхнего девона.

Материал. Кроме голотипа, еще 10 птеригоидных и преартикулярных зубных пластин из того же местонахождения. Сборы автора.

Диагноз. Птеригоидные зубные пластины округло-треугольной формы, длиной от 3 до 10 мм, с 5–6 сближенными параллельными гребнями, начинающимися от середины поверхности пластин. Вершина немного приподнята, гладкая часть поверхности слабо вогнута. Лингвальный край округло-треугольный. Полный внутренний угол пластины 70–80°. Угол между первым и последним гребнями около 40°. Выступ птеригоида расположен постеролатерально по отношению к вершине пластины. Гребни примерно одинаковой длины, состоят из слившихся отдельных зубчиков. На крайних лабиальных участках гребней зубчики обособлены. Зубчики невысокие, округлые, с тупой вершиной. Желобки между гребнями узкие, неглубокие, параллельные друг другу. Преартикулярные зубные пластины выпуклые, неправильной формы, сужены к вершине, с 4–5 короткими гребнями по лабиальному краю. Ширина пластины составляет около 2/3 ее длины. Вершина пластины удлиненная и закругленная. Полный внутренний угол пластины около 50°. Большая часть её наружной поверхности гладкая, выпуклая. Гребни короткие, примерно одинаковой длины, состоят из отдельных, местами сливающихся зубчиков, сближены, тянутся параллельно друг другу. Желобки между гребнями пологие, узкие.

Распространение. Европейская часть России, плавский горизонт, фаменский ярус верхнего девона.

Подсемейство Rhinodipterinae Krupina, subfam. nov.

Типовой род – *Rhinodipterus* Gross, 1956, S. 20.

Диагноз. Дипной мелкого и крупного размера. Передняя область черепа удлиненная за счет выдающегося вперед окостеневающего этмоида и симфиза нижней челюсти. С вентральной стороны твердой верхней губы расположена пара крупных отверстий. Отверстия (поры) сенсорных органов крупные, немногочисленные. Парасфеноид ромбический, с удлиненным задним стеблем. Нижняя челюсть узкая, Т-образной формы. Космин присутствует на покровных костях и чешуях. Зубные пластины без гладкой вершины, с радиальными рядами острых зубов. Птеригоидные зубные пластины с 5–7 рядами острых зубов. Преартикулярные пла-

стины с 9–10 рядами острых сближенных зубов. Два самостоятельных спинных плавника. Хвостовой отдел короткий. Чешуи округлые, крупные.

Состав. Типовой род.

Род *Rhinodipterus* Gross, 1956

Rhinodipterus: Gross, 1956, S. 31–32; Orvig, 1961, p. 11; Воробьева Обручев, 1964, с. 308–309; Krupina, 1995, p. 270.

Типовой вид – *Dipterus secans* Gross, 1933.

Диагноз. Как для подсемейства.

Видовой состав. *R. secans* [Gross, 1933]; *R. ulrichi* Orvig, 1961; *R. stolbovi* Krupina, 1995.

Распространение. Европа; средний–верхний девон.

Rhinodipterus secans (Gross, 1956)

Dipterus secans: Gross, 1933, S. 44–45, Abb. A–D, Taf. 5, fig. 5, 13; Gross, 1942, S. 394.

Rhinodipterus secans: Gross, 1956, S. 20–32, Abb. 12–23, Taf. 5–7.

Голотип – MB, f 158; левая нижнечелюстная зубная пластина; целлюлоза-мергель, Коккенхузен; Латвия, франский ярус верхнего девона.

Материал. В коллекции Палеонтологического института имеются многочисленные чешуи, отдельные кости оперкулярной серии, обломки ветвей нижней челюсти, фрагмент крыши черепа с вентральной стороны, отдельная кость В и ее фрагменты. Коллекции № 2665, № 2559, № 54 из Главного девонского поля.

Диагноз. Крупные рыбы. Покровные кости и чешуи покрыты космином. Передний край рыла относительно тонкий, округло-прямоугольных очертаний, покрыт космином. С вентральной стороны рыла расположена пара сближенных, крупных, симметричных, овальных отверстий. Положение выемок передних наружных ноздрей крайне латеральное. Выемки передних ноздрей глубокие. Между ними расположена слабо выдающаяся центральная выемка. Кость В вытянута вдоль продольной оси черепа, слегка расширена в средней части. Максимальная ширина ее достигает 0,6 длины. Центральный передний отросток узкий, заостренный. Боковые передние отростки в виде тупых неровных выступов. Задний край кости прямой, без выемки. Поверхность кости лишена космина, со слабо выраженной скульптурой в виде разбросанных мелких бугорков. Ямочные линии неглубокие. С вентральной стороны в центре кости тянется тонкий продольный гребень. Нижняя челюсть округло-прямоугольных очертаний, вытянута и сужена в области симфиза, покрыта космином. Чешуи крупные, перекрываются на 2/3 от их общей длины. Наружная поверхность чешуй неправильно-овальной формы, покрыта космином. На поверхности космина присутствуют линии Уэстолла. На гладкой, слегка выпуклой в центральной части поверхности перекрывания чешуй тонкий продольный струйчатый рельеф.

В оперкулярную серию входят оперкулом и субоперкулом, они массивные, сравнительно крупные, поверхность их неравномерно покрыта космином, иногда лишь в виде пятен и нащлепок. На поверхности космина присутствуют линии Уэстолла.

Распространение. Северо-запад России, снетогорские слои, нижнефранский подъярус верхнего девона; Латвия, гауйская свита.

Rhinodipterus stolbovi Krupina, 1995

Табл. II, фиг. 1–2

Голотип – ПИН, № 2986/418, передний край рыла; р. Сясь, д. Столбово, Ленинградская обл., Россия; дубниковские слои саргаевского горизонта, среднефранский подъярус верхнего девона.

Материал. Несколько костей крыши черепа, этмоидной области, зубные пластины, кости оперкулярной серии, передний край нижней челюсти, чешуи. Колл. № 54 из местонахождений на р. Сясь Ленинградской области.

Диагноз. Передний край рыла крупный, широкий, ровный, слегка загибается назад, покрыт космином. Этмоидный щит сплошной. Антеролатерально с дорсальной стороны присутствуют крупные немногочисленные отверстия неправильной формы, которые иногда бывают соединены (отверстия сенсорных органов) [Øtvig, 1961, p. 11]. С вентральной стороны поверхность твердой верхней губы широкая, составляет 0,4 ее длины. На латеральных участках губы расположены крупные округлые отверстия, по одному с каждой стороны, ведущие внутрь кости. Расстояние между отверстиями составляет 0,37 длины верхней губы. Отверстия либо полностью, либо по большей части, окружены костью. Выемки наружных ноздрей широкие и неглубокие, слабо заметны в рельефе, открываются на самых латеральных краях верхней губы, так что крупные парные отверстия открываются в их антеролатеральных бортах. Носовые впадины неглубокие. Передние края носовых впадин слабо выражены в рельефе. Межносовая перегородка чрезвычайно широкая в передней части, по обеим сторонам окаймлена узкими желобками, отделяющими ее от носовых впадин.

Супраорбитальный канал тянется по антеролатеральной части этмоидного щита в виде симметричных групп крупных отверстий неправильной формы.

Этмоидный отдел покрыт космином. На антеровентральных участках этмоида, помимо многочисленных слизевых пор, присутствуют также группы более крупных сенсорных. Нижняя челюсть узкая, Т-образной формы. Передний край дентале полукруглой формы, постеромедиальный край образует острую пикообразную выемку. Поверхность дентале покрыта космином. Помимо мелких слизевых пор, присутствуют многочисленные группы более крупных сенсорных пор. Лабиальные ямки узкие, удлиненные. Птеригоидные зубные пластины крупные, треугольной формы, срastaются по меди-

альной линии. Имеют выпуклую гладкую вершину. Состоят из 7 расходящихся гребней. Длина пластин примерно равна их ширине. Полный внутренний угол каждой из пластин составляет 60°. Гребни высокие, мощные, состоят из отдельных, частично сливающихся зубчиков. Первый гребень начинается от середины длины пластины. Он наиболее мощный, широкий и состоит из самых крупных зубчиков, которые ближе к центру пластины постепенно сливаются в единую поверхность. Лабиальный край первого гребня отклоняется в сторону от медиальной линии. Второй гребень ответвляется от первого на середине поверхности пластины. Его длина составляет 0,7 длины первого гребня. Остальные гребни тянутся параллельно второму и примерно равны ему по длине. Зубы на гребнях высокие, крупные, с острыми вершинами. Наиболее крупные и обособленные из них расположены на наружных концах гребней. Ближе к центру пластины они сливаются в основании, образуя непрерывную линию гребня, и выделяются лишь их вершины, которые становятся более притупленными. Борозды между гребнями глубокие и сравнительно широкие. Борозды между первым и вторым гребнями наиболее широкие, расширяются к лабиальному краю пластины. Остальные борозды более узкие и тянутся параллельно. Преартикулярные зубные пластины слегка выпуклые, веерообразной формы, крупные (от 30 мм и более) и вытянуты в длину. Ширина пластины составляет половину ее длины. Полный внутренний угол пластин 125–130°. Пластины имеют отчетливую вершину и состоят из 8–9 крупных, высоких гребней. Гребни сформированы крупными острыми зубами, сливающимися в основаниях и аналогичными зубам на птеригоидных пластинах. Гребни тянутся параллельно друг другу, изгибаясь лингвально. Первый и второй гребни сближены и расходятся на уровне середины их длины. Борозды между гребнями широкие и глубокие. Оперкулярные крышки очень крупные, массивные, достигают 70 мм и более в диаметре. Без космина. Кости крыши черепа крупные, массивные. Кость В с дугообразной задней выемкой.

Распространение. Северо-западные области России; франский ярус верхнего девона.

Подсемейство *Orlovichthyinae* Krupina, subfam. nov.

Типовой род – *Orlovichthys* Krupina, 1980.

Диагноз. Дипнои средней длины с узким черепом и окостеневающим этмоидом. Космин присутствует на дермальных костях и парасфеноиде. С вентральной стороны твердой верхней губы пара зубных пластин, несущих острые кинжаловидные зубы. Наиболее крупные зубы расположены с медиальной стороны пластин. Дентале несет по одному ряду редуцированных зубчиков. В центре дентале расположено треугольное углубление, ве-

дущее в меккелеву полость. Парасфеноид ромбический, с длинным передним отростком.

Состав. Типовой род.

Замечание. По строению зубной системы, форме парасфеноида, редуцированной циркуморбитальной серии костей *Orlovichthys* сильно отличается от других представителей семейства *Dipteridae*. При этом по базовым признакам строения, таким как строение крыши черепа, присутствие зубных пластин с радиально расходящимися рядами зубов, присутствие космина на покровных костях, данный таксон может быть включен в семейство *Dipteridae*.

Род *Orlovichthys* Krupina, 1980

Orlovichthys: Крупина, 1980, с. 140; Новицкая, Крупина, 1985, с. 92–100; Крупина, 1986, с. 113–116.

Типовой вид – *Orlovichthys limnatis* Krupina, 1980.

Диагноз. Рыбы средней длины с относительно узким черепом. Передний край рыла полукруглой формы. На твердой верхней губе с вентральной стороны парные зубные пластины, несущие зубы. Между пластинами расположено антеролатеральное углубление. Выемки передних ноздрей находятся по краям твердой верхней губы. Сошниковая площадка приподнята в виде валика U-образной формы. Преартикулярные и птеригоидные зубные пластины несут острые, крупные кинжаловидные зубы. В костях центрального ряда крыши черепа отсутствует кость D. Кость В вытянута в длину, с длинным передним отростком. Кость Е непарная, сильно вытянута вдоль продольной оси черепа. Кости глазничной серии сильно редуцированы. Парасфеноид ромбический, с длинным передним отростком. Покровные кости имеют космин.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Центральные области европейской части России и Прибалтики; верхнефаменский подъярус верхнего девона.

Orlovichthys limnatis Krupina, 1980

Рис. 2; табл. III, фиг. 1–5.

Orlovichthys limnatis: Крупина, 1980, с. 140–143; Новицкая, Крупина, 1985, с. 92–100; Крупина, 1986, с. 113–116; Krupina et al., 2000, p. 1301–1309.

Голотип – ПИН, № 3725/101, неполная нижняя челюсть; карьер “Рыбница”, 7 км к югу от г. Орла, Орловская обл., Россия; орловско-сабуровская пачка, тургеневские слои плавского горизонта, верхнефаменский подъярус верхнего девона.

Материал. Кроме голотипа, имеется мозговая коробка с сохранившейся крышей черепа, парасфеноидом, правым птеригоидом с зубной пластиной – ПИН, № 3725/110; несколько остатков передней области рыла, ветвей нижней челюсти, несущих зубные пластины, несколько симфизов нижней челюсти – ПИН, колл. № 3725, Центральное девонское поле. Сборы автора.

Диагноз. Нижняя челюсть короткая, узкая. Угол расхождения ветвей составляет 30°. Кости нижней челюсти слившиеся, границы между ними неразличимы. Твердая нижняя губа (*dentale*) составляет примерно 1/3 общей длины челюсти. Ветви нижней челюсти узкие, ориентированы латерально по отношению к нижней губе. Высота их составляет 1/4 общей длины челюсти. Артикулярная поверхность обширная, составляет 1/4 общей длины челюсти. Гленоидная ямка и прегленоидный выступ составляют большую часть артикулярной поверхности. Твердая нижняя губа широкая, трапецевидной формы. Латерально переходит в лабиальные ямки. Наружный дорсальный участок губы несет один, местами прерывающийся, ряд мелких зубчиков. В центральной части этого участка находится треугольное отверстие, окруженное валиком космина и уходящее в меккелеву кость. Преартикулярные зубные пластины узкие, вытянуты в длину. Ширина пластин составляет 1/3 их длины. Пластины имеют три высоких, сжатых с боков, гребня. Гребни расходятся из одной точки вершины. Первый гребень самый длинный, тянется вперед вдоль ветви нижней челюсти. Вторым и третьим гребни тянутся перпендикулярно ветви нижней челюсти. Второй гребень составляет 1/3, третий – 1/4 длины первого гребня. Гребни несут крупные, высокие (но не всегда), частично сливающиеся, сжатые с боков, острые кинжаловидные зубы. Борозды между гребнями глубокие. Передняя область рыла полукруглой формы. Твердая верхняя губа широкая с вентральной стороны. Ширина ее в центральной части составляет 1/3 длины. Выемки передних ноздрей расположены по краям губы. Центральный участок вентральной поверхности по внутреннему краю несет парные зубные элементы в виде передних (ростральных) зубных пластин. Основания пластин погружены в слой космина. Каждая из пластин имеет 3–5 развитых в разной степени зубов. Развитые зубы высокие, острые, кинжаловидные, уплощенные с боков. Между передними зубными пластинами расположено антеромедиальное углубление или выемка. Птеригоидные зубные пластины плоские, треугольной формы, узкие, вытянуты в длину. Пластины имеют 3–4 расходящихся гребня. Ширина пластины составляет 0,4 длины. Первый гребень самый длинный и высокий. Второй составляет половину, а третий примерно 1/3 длины первого. Гребни состоят из частично слившихся зубов, аналогичных тем, что описаны на преартикулярных пластинах. Птеригоидные кости узкие, длинные. Свободный от пластин участок составляет примерно половину всей площади птеригоида. Парасфеноид крупный, длинный, ромбической формы, с длинным пикообразным передним отростком. Протяженность его составляет 0,85 длины всей мозговой коробки. Границы костей крыши черепа почти неразличимы. Глазничные выемки очень крупные. Кости В и Е удлиненные и узкие.

Замечание. На территории Латвии, в свите Кетлери (верхний девон, фамен) нами обнаружены зубные пластины и кость В крыши черепа, напоми-

нающие *O. limnatis* и определенные как *O. cf. limnatis*.

Распространение. Центральные области России и Прибалтика; плавский горизонт, фаменский ярус верхнего девона.

Семейство Chirodipteridae Campbell et Barwick, 1990

Chirodipteridae: Campbell, Barwick, 1990, p. 165.

Диагноз. Средние и крупные рыбы с широким и коротким преорбитальным и слабо удлинненным супратемпоральным отделами черепа, с окостеневшими эндокранием и этмоидом. Кости крыши массивные, покрыты космином. Нижняя челюсть короткая и широкая. На преартикулярных и птеригоидных костях зубные пластины прямоугольной формы, птеригоидные пластины контактируют по средней линии по всей длине.

Состав: подсемейства Chirodipterinae Campbell et Barwick, 1990; Conchodontinae Krupina, subfam. nov.

Подсемейство Chirodipterinae Campbell et Barwick, 1990

Типовой род – *Chirodipterus* Gross, 1933.

Диагноз. Зубные пластины с гладкой поверхностью и 5–6 бугристыми гребнями, начинающимися от середины пластины. Птеригоидные пластины срастаются по средней линии, а преартикулярные сближены по средней линии или контактируют в области симфиза.

Состав. *Chirodipterus* Gross, 1933; *Pillararhynchus* Campbell, Barwick, 1990; *Palaedaphus* Van Beneden et Koninck, 1864.

Род *Chirodipterus* Gross, 1933

Chirodipterus: Gross, 1933, S. 69; Воробьева, Обручев, 1964, с. 308; Miles, 1977, p. 9.

Типовой вид – *Chirodipterus wildungensis* Gross, 1933; франский ярус верхнего девона; Рейнская область Германии.

Диагноз. Крупные рыбы с широким и коротким рылом, с мощным прикусом. Зубные пластины массивные, дробящего типа, с гладкой поверхностью и 5–6 короткими гребнями. Птеригоидные пластины контактируют по средней линии. Сошник в виде изогнутого валика, имеется пара дермопалатинных пластин. Космин присутствует на костях черепа, но отсутствует на зубных пластинах.

Видовой состав. *Ch. wildungensis* Gross, 1933; *Ch. australis* Miles, 1977; *Ch. paddiensis* Miles, 1977; *Ch. liangchengi* Song et Chang, 1991; *Ch. interstitus* Krupina, 2000.

Распространение. Европа, Западная Австралия; верхний девон.

Chirodipterus interstitus Krupina, 2000

Табл. I, фиг. 11

Chirodipterus interstitus: Крупина, 2000, с. 59, табл. VI, фиг. 11.

Голотип – ПИН, № 3725/214; сросшаяся птеригоидная зубная пластина с частично сохранившимся правым птеригоидом; карьер “Рыбница”, в 7 км к югу от г. Орла, Орловская обл., Россия; орловско-сабуровская пачка, тургеневские слои плавского горизонта, фаменский ярус верхнего девона.

Материал. Кроме голотипа, еще 4 птеригоидные пластины из того же местонахождения.

Коллекция № 3725.

Диагноз. Птеригоидные зубные пластины срастаются по средней линии, плоские, округлой формы, каждая имеет по 6 гребней. Полный внутренний угол сросшейся пластины около 120°; полный внутренний угол каждой из пластин равен 60°.

Вершина гладкая, приподнятая, несет по лингвальному краю глубокую треугольную выемку. Глубина выемки составляет от 1/3 до половины протяженности гладкой части пластины. Угол выемки равен 85–90°. Выступы птеригоидных костей направлены антеролатерально, не выступают за латеральные края зубных пластин. Гребни выпуклые, ребристые, иногда зазубрены на наружных концах, начинаются примерно от середины пластины, тянутся параллельно друг другу. Первые гребни слиты в один мощный высокий и толстый гребень, расходящийся в самом конце на два. Этот гребень наиболее протяженный. Следующие гребни пропорционально укорачиваются так, что последний гребень составляет немногим более половины длины первого. Гребни расширяются к наружному краю. Желобки между гребнями широкие, тянутся почти параллельно друг другу.

Распространение. Орловская область, плавский горизонт, фаменский ярус верхнего девона.

Род *Palaedaphus* Van Beneden et Koninck, 1864

Palaedaphus: Van Beneden et Koninck, 1864, p. 143–151; Обручев, 1959, с. 145; Воробьева, Обручев, 1964, с. 308.

Типовой вид – *Palaedaphus insignis* Van Beneden et Koninck, 1864.

Диагноз. Очень крупные рыбы. Птеригоидные зубные пластины парные, треугольной формы, примыкающие друг к другу по медиальной линии. Имеют 5 несколько расходящихся лабиально гребней, несущих немногочисленные (4–7), крупные, бугорчатые зубы. В противоположность большинству других известных родов двоякодышащих, преартикулярные зубные пластины также контактируют друг с другом на симфизе, поэтому их лингвальный край вогнутый, а не выпуклый, как обычно. Несут 4 гребня – таких же, как на птеригоидных пластинах. Наружная поверхность рыла и нижней челюсти покрыта космином.

Видовой состав. *P. insignis* Van Beneden et Koninck, 1864; *P. livensis* Obruchev, 1959.

Распространение. Верхний девон Европы.

Palaedaphus livensis Obruchev, 1959

Табл. II, фиг. 11

Palaedaphus livensis: Обручев, 1959, с. 145–14, табл. IX, фиг. 2.

Голотип – ПИН, № 1660-1; правая преартикулярная зубная пластина; ручей Ливенка, Ливенский район Орловской обл., Россия; евлановские слои, верхнефранский подъярус верхнего девона.

Диагноз. Преартикулярные зубные пластины округло-прямоугольной формы, очень крупные (до 12 см). Ширина пластины составляет примерно половину ее длины. Пластины несут 4 высоких гребня, сходящихся к гладкому утолщению в задней части вогнутого лингвального края. Первый гребень самый длинный, второй составляет 3/4 от его длины, третий 0,6 и четвертый – примерно 1/3 от длины первого гребня. Медиальный и латеральный края пластины приподняты наподобие гребней. Антеромедиально по отношению к медиальному краю пластины и наклонно к нему расположена площадка контакта нижнечелюстных пластин, представляющая собой неровную поверхность, образованную гребешками и бороздами различной толщины. Постеромедиальный и постеролатеральный участки поверхности пластины вогнутые. Гребни состоят из частично или полностью слитых крупных бугорчатых зубов. Борозды между гребнями широкие и глубокие, несквозные.

Распространение. Центральные области европейской части России, франкий ярус верхнего девона.

Подсемейство Conchodontinae Krupina, subfam. nov.

Типовой род – *Conchodus* McCoy, 1848.

Диагноз. Небные зубные пластины сливаются в одну непарную пластину с гладкой поверхностью. Нижнечелюстные пластины гладкие с едва заметными волнообразными гребнями.

Состав. *Conchodus*, McCoy, 1848; *Heliodus* Newberry, 1875.

Замечание. Дипнои средних размеров, известны только по зубным пластинам.

Род *Conchodus* McCoy, 1848

Conchodus: McCoy, 1848, p. 312; Воробьева, Обручев, 1964, с. 308.

Cheirodus: Pander, 1858, p. 33–37.

Типовой вид – *Conchodus ostreaeformis* McCoy, 1848; франкий ярус верхнего девона Шотландии.

Диагноз. Верхнечелюстные зубные пластины частично или полностью слиты в одну непарную, округлой формы, с гладкой, местами выпуклой,

местами вогнутой наружной поверхностью. Гребни, если они имеются, волнистые, слабо выраженные. Обычно их не более семи. Нижнечелюстные пластины неправильной формы, иногда вытянуты в широтном направлении, с выпуклой гладкой наружной поверхностью, с тремя–шестью слабо выраженными волнистыми гребнями. Гребни тянутся от середины поверхности пластины, иногда выражены лишь по лабиальному краю.

Видовой состав. *C. ostreaeformis* McCoy, 1848; *C. jerofejewi* (Pander, 1858); *C. elkneri* Gorizdro-Kulzycka, 1950; *C. parvulus* Bryant and Johnson, 1936; *C. pingiculus* Krupina, sp. nov.; *C. excussus* Krupina, 2000.

Распространение. Верхний девон Европы, Северной Америки.

Conchodus excussus Krupina, 2000

Табл. I, фиг. 12

Conchodus excussus: Krupina, 2000, с. 60, табл. VI, фиг. 12.

Голотип – ПИН, № 3725/315; преартикулярная зубная пластина; карьер “Рыбница”, 7 км к югу от г. Орла, Орловская обл., Россия; орловско-сабуровская пачка, тургеневские слои плавского горизонта, фаменский ярус верхнего девона.

Материал. Кроме голотипа, еще 5 преартикулярных пластин меньшего размера, колл. № 3725 из Центрального девонского поля.

Диагноз. Преартикулярные зубные пластины узкие, вытянуты в длину, гладкие, выпуклые, имеют 5 коротких толстых, волнообразных гребней. Вершина не выражена. Ширина пластины составляет 1/5 ее длины. Лингвальный край слабо вогнут. Гребни расположены параллельно друг другу за исключением первого. Он самый длинный и тянется по линии протяженности пластины. Второй гребень составляет 2/3 длины первого, третий и четвертый гребни приблизительно той же длины. Последний гребень составляет около половины длины первого. Между вершинной частью пластины и вторым–пятым гребнями существует перегиб, так что гребни тянутся вниз под углом к вершине. Борозды между гребнями короткие и широкие, образуют углубления, направленные вниз по отношению к гладкой поверхности пластины. Позади последнего гребня пластина продолжается в длину, заканчиваясь в виде волнистого выступа (“пятки”).

Распространение. Центральная Россия; тургеневские слои плавского горизонта, фаменский ярус верхнего девона.

Conchodus jerofejewi (Pander, 1858)

Табл. II, фиг. 8

Ceratodus lateralis: Eichwald, 1846, p. 292.

Cheirodus jerofejewi: Pander, 1858, S. 61, Taf. VI, fig. 15–22.

Cheirodus lateralis: Eichwald, 1860, p. 1542.

Лектотип – Pander, 1858, Tab. 6, Fig. 15; верхнечелюстная зубная пластина, р. Волхов, Ленинградская обл., Россия; нижнефранский подъярус верхнего девона.

Материал. Две преартикулярные зубные пластины, экз. ПИН, № 54/12 и № 54/14, р. Сясь, у дер. Столбово, Ленинградская область РФ; дубниковские слои саргаевского горизонта, среднефранский подъярус верхнего девона.

Диагноз. Преартикулярные зубные пластины крупные, прямоугольных очертаний, вытянуты в длину. Ширина пластины составляет примерно половину ее длины. Имеют 5 гребней. Медиальный и лингвальный края ровные, почти перпендикулярны друг другу. Медиальный край пластины приподнят и образует перегиб. Гладкая наружная поверхность составляет примерно 2/3 площади пластины. Гребни короткие, невысокие, сглаженные, почти одинаковой длины, тянутся параллельно друг другу, за исключением первого, который отклоняется в сторону. Пространства между гребнями широкие и пологие. Птеригонидные пластины срастаются по средней линии.

Замечание. *C. jerofeiewi* описан Х. Пандером [Pander, 1858, S. 35–36] по птеригонидной и преартикулярной зубным пластинам, но в описании не приведены точные данные о местонахождении и возрасте находок. Известно лишь, что они найдены на р. Волхов в девонских отложениях.

Распространение. Северо-Запад России; франский ярус верхнего девона.

Conchodus pinguiculus Krupina, sp. nov.

Табл. II, фиг. 6

Conchodus sp.: Воробьева, Обручев, 1964, табл. V, фиг. 1.

Голотип – ПИН, № 1357/12; птеригонидная зубная пластина; р. Сосна, левый берег, близ г. Колпна, Орловская обл., Россия; евлановские слои, задонский горизонт, нижнефаменский подъярус верхнего девона.

Материал. Кроме голотипа, еще 5 неполных птеригонидных и преартикулярных зубных пластин из колл. № 3725, Центральное девонское поле, фаменский ярус верхнего девона.

Диагноз. Птеригонидные зубные пластины в виде одной непарной пластины без явно выраженной контактной площадки, округло-прямоугольной формы, с несколько выпуклой гладкой вершиной и слегка вогнутым лабиальным краем. Пластины несут 7–8 слабо выраженных волнистых гребней. Центральный гребень в 1,5 раза длиннее остальных. Гребни тянутся почти параллельно. Борозды между гребнями широкие и неглубокие. Лингвальный край пластины в виде неглубокой и широкой выемки с дорсальной стороны пластины. С вентральной стороны в этом месте расположена вогнутая треугольная площадка, окаймленная серией различного размера ямок и отверстий. Дистальный (расположенный ближе к вершине) участок пло-

щадки приподнят в виде невысокого выступа. Этот участок является площадкой контакта птеригонидной пластины с парасфеноидом. Часто гребни и борозды на пластинах почти не выражены. Преартикулярные зубные пластины крупные, гладкие, выпуклые, неправильной формы, с закругленными краями. Имеют 4 гребня. Размер пластин от 30 до 70 мм. Гребни слабо выражены, начинаются примерно от середины поверхности пластины и направлены вниз по отношению к широкой, гладкой, приподнятой вершине. Последняя тянется под прямым углом к четвертому гребню и заканчивается в виде “пятки”. Желобки между гребнями широкие и неглубокие, неявно выражены, за исключением борозды между третьим и четвертым гребнями.

Распространение. Р. Сосна, левый берег, близ г. Колпна; Ливенский район, дер. Базекино, р. Ровнечек; р. Дон, левый берег, у с. Даншино; карьер у дер. Кулишовка; Орловская обл., Россия; задонский горизонт, нижнефаменский подъярус верхнего девона.

Подотряд *Phaneropleuroidei*

Диагноз. Череп с удлинённым этмоидным отделом. Умеренное или слабое окостенение эндокrania и никаких окостенений в этмоиде. Покровные кости черепа и чешуи без космина. Чувствительные каналы проходят в толще костей. Есть ямочные линии. Нет пинеального отверстия. Могут быть зачаточные *praemaxillare* и *maxillare*. *Postspleniale* и *angulare* обычно сливаются. Оперкулярная серия из двух костей. Одна пара *Gularia*. На птеригоидах и преартикулярных костях зубные пластины с радиальными рядами зубов. Чешуи средней величины, тонкие, неорнаментированные.

Состав. Семейство *Phaneropleuridae* Huxley, 1861.

Распространение. Европа, Северная Америка. Верхний девон.

Семейство *Phaneropleuridae* Huxley, 1861

Phaneropleuridae: Huxley, 1861, p. 45.

Типовой род – *Phaneropleuron* Huxley, 1859, p. 46.

Диагноз. Как для подотряда.

Состав. *Phaneropleuron* Huxley, 1859; *Pentlandia* Watson et Day, 1916; *Oervigia* Lehman, 1959; *Andreyevichthys* Krupina, 1987; ? *Scaumenacia* Traquair, 1893.

Замечания. Род *Andreyevichthys* на основании строения зубной системы мы помещаем в состав семейства *Phaneropleuridae*, а не *Fleurantidae*, как это сделано Г.-П. Шульце [Schultze, 1992]. Род *Scaumenacia* Traquair, 1893 помещается нами в состав семейства *Phaneropleuridae* с вопросом, так как в отличие от остальных представителей семейства обладает коротким рылом.

Род *Andreyevichthys* Krupina, 1987

Andreyevichthys: Крупина, 1987, с. 40–41.

Типовой вид – *Andreyevichthys epitomus* Krupina, 1987.

Диагноз. Рыбы средних размеров. Рыло длинное, узкое. Орбиты расположены латерально. Эндокраний, этmoid и симфизная область нижней челюсти не окостеневают. Ямочные линии глубокие. Парасфеноид широкий, ромбический, с длинным задним стеблем. Сенсорные каналы проходят в толще костей, на поверхности открываются крупными порами. Кости В, С, Е крыши черепа удлиненные. Преартикулярные зубные пластины выпуклые, с шестью–семью рядами, несущими зубы. Ряды расходятся из одной точки и разделены глубокими бороздами. Птеригоидные пластины плоские, контактируют по средней линии, каждая с пятью–восемью рядами зубов, также расходящихся из одной точки. Зубы на пластинах высокие, уплощенные с боков, заостренные. Оперкулум со слабой струйчатой скульптурой. Чешуи циклоидные, средних размеров, тонкие, гладкие.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Центральные области России; фаменский ярус верхнего девона.

Andreyevichthys epitomus Krupina, 1987

Рис. 3, 4, 5, 6 б, в; табл. III, фиг. 6–9

Andreyevichthys epitomus: Крупина, 1987, с. 41–47, рис. 1, 2; 1997, с. 81–86, рис. 2–3.

Голотип – ПИН № 2921/1001, парасфеноид; правый берег р. Тресны в 300 м выше дер. Андреевка, Тульская обл., Россия; хованские слои заволжского горизонта, фаменский ярус верхнего девона.

Материал. Массовые изолированные остатки в виде костей крыши черепа, нижней челюсти, наружного плечевого пояса, парасфеноидов, зубных пластин и др. Место хранения – Палеонтологический институт РАН, колл. № 2921.

Диагноз. Центральная серия костей крыши черепа состоит из кости В, несущей расходящиеся под углом три ямочные линии, парных и удлиненных костей С и либо парных, либо сливающихся в одну непарную, удлиненных костей Е. Кости боковой серии включают расположенную постеролатерально по отношению к В небольшую и довольно тонкую кость Z, с вентральной стороны которой наблюдается соединение супратемпоральной комиссуры и инфраорбитального сенсорного канала. Латерально по отношению к кости В и кпереди от Z находится кость I, несущая расходящиеся из одной точки боковые ямочные линии. Антеролатерально к кости В и кпереди от I расположена кость J, несущая на себе продолжение одной из центральных ямочных линий. Кпереди от нее и латерально по отношению к кости С находится удлиненная и узкая кость M+L₂, вдоль которой протягивается супраорбитальный сенсорный канал. Ин-

фраорбитальный сенсорный канал проходит по костям Z, Y₂, Y₁, X, далее переходит на кости L₁ и M+L₂. Инфраорбитальный канал от кости K переходит на кости глазничной серии, состоящей из шести костей: 3, 4, 5, 6, 7 и 1. Кость 2 отсутствует. Парасфеноид широкий, ромбовидный, с длинным задним стеблем. С дорсальной стороны в передней части парасфеноида имеется выпуклая двускатная площадка для сочленения со сросшимися птеригоидными костями. С вентральной стороны задний стебель парасфеноида вогнут, образует глубокий продольный желоб. Птеригоидные кости срастаются между собой, имеют хорошо развитые постеролатеральные выступы, каждый из которых несет низкий гребень, ограничивающий площадки сочленения с парасфеноидом.

Распространение. Типовое местонахождение.

Подотряд *Ctenodontoidei*

Диагноз. Эндокраний не окостеневают. Чувствительные каналы замкнуты в костях. Ямочные линии мелкие или отсутствуют. Кости и чешуи без космина. Gularia малы или отсутствуют. Postspleniale, spleniale и angulare слиты без шва. Краевых зубов нет. Зубные пластины с веерообразно расходящимися бугорчатыми или зубчатыми гребнями. Хвост дифицеркный. Все непарные плавники слиты, парные – длинные. Грудные высоко и выдаются над телом. Слабое окостенение осевого скелета. Нет базального скелета у анальных плавников.

Состав. Семейства: Ctenodontidae Woodward, 1891; Gnathorhizidae Miles, 1977; Sagenodontidae Jaekel, 1911.

Распространение. Америка, Европа, Австралия. Нижний карбон – нижний триас.

Семейство Gnathorhizidae Miles, 1977

Gnathorhizidae: Miles, 1977, p. 308; Schultze, 1992, p. 189.

Типовой род – *Gnathorhiza* Cope, 1883.

Диагноз. Небольшие рыбы с угребразным телом. Зубной аппарат из парных зубных пластин с 3–4 узкими гребнями, первый – наиболее длинный. Есть озубленный сошник. Парные плавники нитевидные, с одной центральной осью. Строят норы в виде коконов.

Распространение. Пермь–триас Америки, Европы.

Состав. *Gnathorhiza* Cope, 1883; *Beltanodus* Schultze, 1981; *Palaeophichthys* Eastman, 1908.

Род *Gnathorhiza*, Cope 1883

Ctenodus: Cope, 1877, p. 186.

Gnathorhiza: Cope, 1883, p. 631; Воробьева, Обручев, 1964, с. 316; Миних, 1977, с. 27; Schultze, 1992, p. 189; Миних, 1995, с. 45.

Типовой вид – *Ctenodus pusillus* Cope, 1877.

Диагноз (по [Миних, 1995]). Сравнительно мелкие зубные пластины треугольной или округлой формы, с веерообразным расположением трех или четырех острых, либо тупых радиальных гребней, из которых передний наиболее развит.

Видовой состав. *G. bothrotreta* Berman, 1976; *G. dikeloda* Olson, 1951; *G. noblensis* Olson et Day, 1972; *G. serrata* Cope, 1883; *G. pusillus* (Cope, 1877); *G. triassica* Minich, 1977; *G. Lozovskii* Minich, 1977; *G. otchevi* Minich, 1977; *G. bogdensis* Minich, 1977.

Распространение. Нижняя пермь Северной и Южной Америки, верхняя пермь – нижний триас Восточной Европы.

Gnathorhiza triassica Minich 1977

Gnathorhiza triassica: Миних, 1977, с. 27–28; *Gnathorhiza triassica triassica*, Миних, 1977, с. 28–29, табл. V, фиг. 1–2; Миних, 1995, с. 45, рис. 21, к, л; *Gnathorhiza triassica beresnikiensis*, Миних, 1977, с. 29, табл. V, фиг. 3–4; *Gnathorhiza triassica baskunchakiensis*, Миних, 1977, с. 30, табл. V, фиг. 5–6.

Голотип – СГУ, № 104Б/458, преартикулярная зубная пластина, данные по местонахождению не приводятся.

Материал. Паратип – СГУ, № 104-Б/480, птеригоидная зубная пластина и еще свыше 500 зубных пластин различной сохранности из более чем 40 местонахождений на востоке Европейской части России; ветлужский и нижняя часть яренского надгоризонтов оленекского яруса нижнего триаса.

Диагноз. Мелкие зубные пластины с длиной внутреннего края от 2 до 8 мм. Преартикулярные – с 3–4, а птеригоидные с 4 острыми режущими, веерообразно расходящимися гребнями. Первый гребень сильно развит, достигает внутреннего края пластины. Все гребни несут по 3–5 мелких острых зубов. Выемки между гребнями сквозные. Передний внутренний угол от 90° до 120°, задний часто не выражен. На крупных пластинах бывает уплощенная жевательная поверхность. Пластины не контактировали.

Распространение. Восток европейской части России; ветлужский и нижняя часть яренского надгоризонтов оленекского яруса нижнего триаса.

Замечание. М.Г. Миних [1977], на основании анализа основных биометрических данных, разделяет данный вид на 3 подвида: *G. triassica triassica*, *G. triassica beresnikiensis* и *G. triassica baskunchakiensis*.

Gnathorhiza triassica triassica Minich, 1977

Gnathorhiza triassica triassica: Миних, 1977, с. 28, табл. V, фиг. 1–2; Миних, 1995, с. 45, рис. 21, к, л.

Голотип – СГУ № 10-Б/458, птеригоидная зубная пластина; местонахождение на р. Куданга (бассейн р. Юг), Вологодская обл., Россия; рыбинский горизонт ветлужского надгоризонта оленекского яруса нижнего триаса.

Материал. Паратип – СГУ № 104-Б/480, птеригоидная зубная пластина; свыше 200 зубных пластин из 40 местонахождений в европейской части России.

Диагноз. Мелкие зубные пластины от 2 до 8 мм. Преартикулярные пластины с 3–3,5, а птеригоидные с 4 веерообразно расходящимися тонкими, острыми, режущими гребнями. Вершина пластин смещена назад. Наиболее развит первый гребень, который почти вдвое выше и длиннее остальных. Последний гребень утолщен, иногда раздвоен. На гребнях по 3–5 мелких острых зубов. Выемки между 1–2 гребнями сквозные, остальные более пологие. Передний внутренний угол около 120°. Задний не выражен. Лингвальный край у птеригоидных пластин дугообразно изогнут и приподнят относительно поверхности пластины. Пластины не контактировали.

Распространение. Архангельская, Вологодская, Костромская, Кировская, Горьковская, Ярославская области, республика Коми, Россия; рыбинский горизонт ветлужского надгоризонта нижнеоленекского подъяруса нижнего триаса.

Gnathorhiza triassica beresnikiensis Minich, 1977

Gnathorhiza triassica beresnikiensis: Миних, 1977, с. 29, табл. V, фиг. 3–4; Миних, 1995, рис. 20, п.

Голотип – СГУ № 104-Б/696, преартикулярная зубная пластина; местонахождение Березники, р. Унжа, Костромская обл., Россия, березниковские слои усть-мыльского горизонта ветлужского надгоризонта, нижнеоленекский подъярус нижнего триаса.

Материал. Паратип – СГУ № 104-Б/622, птеригоидная зубная пластина; свыше 100 зубных пластин из типового, а также из местонахождений Березники, Мезенская-1, II (Лешуконский р-н Архангельской обл.); Пижма и др.

Диагноз. Мелкие зубные пластины от 2 до 8 мм, треугольной формы. Преартикулярные пластины несут 3–3,5, а птеригоидные 4 тонких, прямых, острых, веерообразно расходящихся гребня. На преартикулярных пластинах гребни расходятся из вершины внутреннего угла, а на птеригоидных точка расхождения гребней смещена лингвально. Первый гребень на верхних и нижних пластинах в полтора раза крупнее остальных. Выемки между гребнями сквозные. Передний внутренний угол тупой, задний не выражен. Пластины не контактировали.

Распространение. Костромская, Волгоградская, Архангельская обл., Россия; усть-мыльский горизонт ветлужского надгоризонта, нижнеоленекский подъярус нижнего триаса.

Gnathorhiza triassica baskunchakensis Minich, 1977

Gnathorhiza triassica baskunchakensis: Миних, 1977, с. 30, табл. V, фиг. 5–6.

Голотип – СГУ № 104-Б/191, преартикулярная зубная пластина; местонахождение Большое Богдо, нижняя костеносная пачка; федоровский горизонт верхнеоленекского подъяруса нижнего триаса.

Материал. Паратип – СГУ № 104-Б/661, птеригоидная зубная пластина; свыше 200 зубных пластин из Прикаспия (типовое местонахождение), единичные пластины из местонахождения Федоровка (Нагорский р-н Кировской обл.) и Лопатино-I и II (Архангельская обл.); верхнеоленинск-ий подъярус нижнего триаса.

Диагноз. Мелкие зубные пластины 5–6 мм длины. Преартикулярные пластины несут 3,5–4 прямых радиальных режущих гребня. Преартикулярные пластины имеют 4 невысоких острых гребня, из которых первые два дугообразно изогнуты, а остальные два прямые. Гребни несут 3–4 мелких острых зуба. Передний внутренний угол преартикулярных пластин чуть больше прямого, птеригоидных пластин – прямой. Высота преартикулярных пластин вдвое больше, чем небных. Пластины не контактировали.

Распространение. Архангельская, Кировская и Астраханская обл., Россия; федоровский горизонт верхнеоленинск-ий подъяруса нижнего триаса.

Gnathorhiza lozovskii Minich, 1977

Gnathorhiza lozovskii: Миних, 1977, с. 31, табл. V, фиг. 7–8.

Голотип – СГУ № 104-Б/658, преартикулярная зубная пластина; местонахождение Березники, р. Унжа, Костромская обл., Россия; березниковские слои усть-мыльского горизонта ветлужского надгоризонта, оленекский ярус нижнего триаса.

Материал. Паратип – СГУ 104-Б/661, птеригоидная пластина; около 50 зубных пластин из 6 местонахождений в Вологодской, Ярославской и Оренбургской обл. России; усть-мыльский горизонт ветлужского надгоризонта, оленекский ярус нижнего триаса.

Диагноз. Крупные зубные пластины от 5 до 15 мм длины с хорошо обозначенной вершиной, с радиальными гребнями, несущими по 2–3 крупных и острых зуба, и почти сквозными выемками, со слабо выраженной жевательной поверхностью. Пластины не контактировали. Птеригоидные пластины имеют 3 веерообразно расходящихся, прямых, острых, режущих гребня. Первый гребень самый высокий и длинный. Разделительные выемки сквозные, широкие. Передний внутренний угол 120°, задний отсутствует. Внутренний край пластины ровный. Преартикулярные пластины несут 4 гребня. Второй и третий гребни начинаются от середины внутреннего края. Первый гребень наиболее мощный и длинный, в 1,5–2 раза длиннее остальных, равен длине внутреннего края.

Распространение. Вологодская, Ярославская, Оренбургская обл., Россия; ветлужский надгоризонт оленекского яруса нижнего триаса.

Gnathorhiza otschevi Minich, 1977

Gnathorhiza otschevi: Миних, 1977, с. 32, табл. V, фиг. 9–10.

Голотип – СГУ № 104-Б/154, преартикулярная зубная пластина; местонахождение Большое Богдо,

нижняя костеносная пачка; федоровский горизонт верхнеоленинск-ий подъяруса нижнего триаса.

Материал. Паратип – СГУ № 104-Б/215, птеригоидная зубная пластина из типового местонахождения, еще около 10 зубных пластин из местонахождений Рыбинск-1 и Березники на р. Унже; верхняя часть ветлужского надгоризонта и федоровский горизонт верхнеоленинск-ий подъяруса нижнего триаса.

Диагноз. Зубные пластины средней величины, веерообразные по форме, с тупым внутренним углом (от 125° до 145°). Гребни расходятся из одной точки вершины. Преартикулярные пластины имеют три, а птеригоидные – четыре прямых, узких, острых гребня. Вершины гребней несут по 3–4 крупных конических зуба. Первый гребень очень длинный, в 2–2,5 раза длиннее средних гребней. Выемки между гребнями сквозные. Задний внутренний край слабо вогнут. Пластины не контактировали.

Распространение. Местонахождения Рыбинск-1 и Березники, Костромская обл.; верхняя часть ветлужского надгоризонта, оленекский ярус нижнего триаса; местонахождение Большое Богдо, Астраханская обл., Россия, нижнебаскунчакский р-н; федоровский горизонт верхнеоленинск-ий подъяруса нижнего триаса.

Gnathorhiza bogdensis Minich, 1977

Gnathorhiza bogdensis: Миних, 1977, с. 33, табл. V, фиг. 11–12.

Голотип – СГУ № 104-Б/153, преартикулярная зубная пластина; местонахождение Большое Богдо, нижнебаскунчакский р-н Астраханской обл., Россия; федоровский горизонт, нижнеоленинск-ий подъярус нижнего триаса.

Материал. Паратип – СГУ № 104-Б/150, птеригоидная зубная пластина из типового местонахождения, еще более 20 зубных пластин из трех (включая типовое) местонахождений в Астраханской, Костромской и Вологодской областях РФ; верхняя часть ветлужского надгоризонта; федоровский горизонт верхнеоленинск-ий подъяруса нижнего триаса.

Диагноз. Сравнительно крупные (до 20 мм в длину) массивные зубные пластины округлой формы. Вершина пластин не выражена. Преартикулярные пластины имеют три, а птеригоидные – 4 широких толстых гребня. Полный внутренний угол пластин 120–130°. Первый гребень в 1,5 раза крупнее и выше остальных. Жевательная поверхность составляет более 50% поверхности пластин. Пластины не контактировали.

Распространение. Астраханская, Костромская, Вологодская обл., Россия; верхняя часть ветлужского надгоризонта; федоровский горизонт верхнеоленинск-ий подъяруса нижнего триаса.

Семейство Sagenodontidae Jaekel, 1911

Sagenodontidae: Jaekel, 1911.

Типовой род – *Sagenodus* Owen, 1867.

Диагноз. Череп короткий, широкий, кости крыши толстые. Ямочные линии мелкие. Оперкулярная серия из двух костей: operculum и suboperculum. На птеригоидах и преартикулярных костях веерообразные зубные пластины с большим числом гребней.

Состав. *Sagenodus* Owen, 1867; *Parasagenodus* Vorobyeva, 1972; *Proceratodus* Romer et Smith, 1934; *Straitonia* Thomson, 1965.

Род *Parasagenodus* Vorobyeva, 1972

Parasagenodus: Воробьева, 1972, с. 95–96.

Типовой вид – *Parasagenodus sibiricus* Vorobyeva, 1972.

Диагноз. Рыбы средних размеров, длина головы не меньше 20 см. Рыло короткое, тупое. Кость В узкая, сравнительно небольшая. Кости М, L₁, L₂ и К слиты в единую кость, несущую супраорбитальный сенсорный канал. Сенсорные каналы проходят в толще костей, прослеживаются на их вентральной стороне в виде выпуклого валика. Окципитальная комиссура проходит в основании кости В. Ямочные линии слабо выражены. Operculum крупное. Есть dentale. Парасфеноид относительно небольшой, с листовидно расширенной передней частью и тонким задним стеблем. Зубные пластины веерообразной формы с 6–8 дугообразно изогнутыми узкими и острыми гребнями, несущими зубчики. Птеригоидные пластины контактируют по средней линии, имеют на один гребень больше, чем преартикулярные.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Три местонахождения на левом берегу р. Вилюй: гора Эмяксин-Хаята; 150 м ниже устья р. Онкучах; у пос. Орлиный; республика Саха, Восточная Сибирь, Россия; верхняя часть эмяксинской свиты, фокинский горизонт верхнего фамена, верхний девон.

Parasagenodus sibiricus Vorobyeva, 1972

Табл. V, фиг. 1–4

Parasagenodus sibiricus: Воробьева, 1972, с. 96–100, табл. XV.

Голотип – ПИН № 2844/3, неполный череп; гора Эмяксин-Хаята, лев. бер. р. Вилюй, Восточная Сибирь, республика Саха, Россия; верхняя часть эмяксинской свиты, фокинский горизонт верхнего фамена, верхний девон.

Материал. Кроме голотипа, около 10 костей черепа и их фрагментов, более 20 изолированных зубных пластин и отпечатков пластин из трех местонаждений на лев. бер. р. Вилюй: гора Эмяксин-Хаята; 150 м ниже устья р. Онкучах; у пос. Орлиный; верхняя часть эмяксинской свиты фокинского горизонта верхнего фамена, верхний девон.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Восточная Сибирь; эмяксинская свита фокинского горизонта, фаменский ярус верхнего девона.

Замечания. Р.Г. Матухин с соавторами [1995] указывают, что точная датировка эмяксинской свиты затруднительна, т. к. облик эндемичного комплекса ихтиофауны, по определениям ряда авторов [Воробьева, 1977], раннекарбонный, но главным в определении возраста является спорный комплекс, очень похожий на комплекс из кудеяровских и озерских слоев верхнего фамена Русской платформы [Бывшева и др., 1988]. Озерские слои ранее относили к карбону, а ныне к верхнему фамену [Решение, 1990].

Подотряд Ceratodontoidei

Диагноз. Эндокраний не окостеневает. Чувствительные каналы на поверхности костей или в коже. Ямочные линии отсутствуют. Кости крыши черепа немногочисленные. Боковые кости головы сильно редуцированы. Нет maxillare, praemaxillare, dentale и краевых зубов. Нет гулярных пластинок. Operculum и suboperculum испытывают редукцию. Покровные кости и чешуи без космина. Зубные пластины с режущими гребнями. Хвостовой плавник дифицеркный, обычно слит с хвостовым и анальным.

Состав. Семейства: Ceratodontidae, Gill, 1872; Ptychoceratodontidae Martin, 1982; Neoceratodontidae, Miles, 1977; Lepidosirenidae Bonaparte, 1841.

Распространение. Европа, Америка, Австралия. Нижний карбон – ныне.

Семейство Ceratodontidae Gill, 1872

Ceratodontidae: Gill, 1872, p. 803; Берг, 1940, с. 85; Воробьева, Обручев, 1964, с. 315.

Типовой род – *Ceratodus* Agassiz, 1838.

Диагноз. Крупные и средние дипнои. Кости крыши черепа массивные. Зубные пластины треугольные или полуовальные, с 4–7 сильно расходящимися широкими гребнями, несущими иногда мелкие зазубрины. Тело массивное, сжатое с боков. Парные плавники длинные, хорошо развитые, с широкой лопастью. Чешуи крупные, тонкие, неорнаментированные.

Состав. *Ceratodus* Agassiz, 1838; *Ferganoceratodus* Kaznyshkin et Nesov 1985; *Paraceratodus* Lehman et al., 1959; *Gosfordia* Woodward, 1890; *Tellerodus* Lehman, 1975; *Mioceratodus* Kemp, 1992.

Род *Ceratodus* Agassiz, 1838

Ceratodus: Agassiz, 1838, 114; Воробьева, Обручев, 1964, с. 315.

Hemictenodus Jaekel, 1890, p. 7.

Типовой вид – *Ceratodus latissimus* Agassiz, 1838.

Диагноз (по [Воробьева, Обручев, 1964]). Тело удлиненное, голова маленькая, с уплощенным рылом. Крыша черепа представлена двумя непарными средними и двумя парными боковыми костями. Кости довольно толстые, хорошо орнаментированы. Чувствительные каналы проходят в бороздах

или желобках на поверхности костей. Operculum и suboperculum редуцированы слабо. Зубные пластины округлой или веерообразной формы, с 4–8 гребнями, не разделенными сквозными вырезками. Птеригоидные пластины имеют на один гребень больше, чем преартикулярные. Сошники, по-видимому, без зубов. Первый спинной плавник далеко впереди, на уровне грудного. Второй спинной не сливается с хвостовым. Легкое окостенение осевого скелета.

Видовой состав. Более 40 видов; в том числе, с территории России и Монголии: *C. facetidens* Chabakov, 1932; *C. multicristatus* Vorobyeva, 1968 (с подвидами *C. multicristatus multicristatus* Vorobyeva, 1968 и *C. multicristatus lipovensis* Minich, 1977); *C. jechartiensis* Minich, 1977; *C. donensis* Vorobyeva et Minich, 1968; *C. orenburgensis* Minich, 1977; *C. recticristatus* Vorobyeva, 1968; *C. segnis* Krupina, 1995; *C. sharategensis* Krupina, 1994; *C. temporatus* Krupina, 1994; *C. porrectus* Krupina, 1994; нижний триас – настоящее время.

Распространение. Космополит.

Замечание. Большинство видов с территории России и прилежащих стран описаны только по зубным пластинам.

Ceratodus facetidens Chabakov, 1932

Ceratodus facetidens: Хабаков, 1932, с. 47–48, табл. I, фиг. 4, 6, 7.

Голотип – № 1246/24, правая нижнечелюстная зубная пластина; г. Б. Богдо, Нижнебаскунчакский р-н Астраханской обл., Россия; федоровский горизонт, яренский надгоризонт верхнеоленекского подъяруса нижнего триаса. Место хранения неизвестно.

Диагноз. Крупные (около 50 мм), вытянутые в длину зубные пластины с 6 высокими, узкими, заостренными гребнями, разделенными глубокими сквозными выемками, с растянутым и почти прямым лингвальным краем. Все гребни имеют перегиб, образующий угол в 120°–140°. Первый–четвертый гребни тянутся параллельно, пятый–шестой гребни отклоняются лигвально. Расстояние между первым и последним гребнями около 33 мм.

Распространение. Типовое местонахождение.

Ceratodus multicristatus Vorobyeva, 1968

Ceratodus multicristatus: Воробьева, Миних, 1968, с. 82–84, табл. XIV, фиг. 1–5, 8–9; Миних, 1977, с. 17–18, табл. I, фиг. 1–2; 1995, с. 47–48, рис. 20 а, б, з, и.

Голотип – ПИН № 953/1035, преартикулярная зубная пластина; местонахождение у с. Окунево на р. Федоровке (приток р. Вятки), Кировская обл., Россия; федоровский горизонт, яренский надгоризонт верхнеоленекского подъяруса нижнего триаса.

Материал. Паратип – ПИН № 953/1003, птеригоидная зубная пластина; типовое местонахождение, кроме этого, более 80 зубных пластин различной со-

хранности из местонахождений: Окунево, р. Федоровка, Кировская обл.; Ваймос, р. Луза, Кировская обл.; Большое Богдо, Астраханская обл., Нижнебаскунчакский р-н, нижняя костеносная пачка; Донская Лука, Волгоградская обл.; овр. Бехтеев, север Оренбургской обл.; Петропавловка-II, в первом овраге, впадающем справа в долину р. Сакмары, ниже по течению от окраины с. Петропавловка, Сакмарский р-н Оренбургской обл.; м-ние Язлов, в выемке на водоразделе, в 1,5 км к северу от с. Язлов, Куюргазинский р-н Башкортостана, Россия; федоровский горизонт яренского надгоризонта верхнеоленекского подъяруса нижнего триаса.

Диагноз. Зубные пластины средних размеров (до 40 мм), удлинено-треугольные, с 6–8 веерообразно расходящимися высокими, острыми гребнями. Гребни либо прямые, либо с S-образным искривлением к заднему концу пластины. Первые три гребня расходятся от вершины переднего внутреннего угла, остальные – от внутреннего края, и направлены косо назад. Выемки между гребнями относительно узкие, глубокие, сквозные на одну треть длины гребней. Внутренний край прямой или слабо вогнутый. Передний внутренний угол у преартикулярных пластин прямой, у птеригоидных 95°–100°. Задний внутренний угол не выражен. Зубные пластины не контактировали.

Замечание. В составе вида М.Г. Миних [1977] выделяет два подвида: *Ceratodus multicristatus multicristatus* Vorobyeva, 1968 и *C. multicristatus lipovensis* Minich, 1977.

Распространение. Республика Коми, Башкортостан, Архангельская, Кировская, Волгоградская, Оренбургская обл., Россия; федоровский горизонт, яренский надгоризонт верхнеоленекского подъяруса нижнего триаса.

Ceratodus multicristatus multicristatus Vorobyeva, 1968

Табл. VIII, фиг. 11–18

Ceratodus multicristatus multicristatus: Миних, 1977, с. 18–19, табл. I, фиг. 1–2; 1995, с. 48, рис. 20 а–б.

Голотип – ПИН № 953/1035, преартикулярная зубная пластина; местонахождение у с. Окунево на р. Федоровке (приток р. Вятки), Кировская обл., Россия; федоровский горизонт, яренский надгоризонт верхнеоленекского подъяруса нижнего триаса.

Материал. Паратип – ПИН № 953/1003, птеригоидная зубная пластина, еще более 50 пластин из типового местонахождения, 14 пластин из местонахождения Ваймос на р. Лузе, Вологодская обл. и 5 пластин из местонахождения Большое Богдо, Астраханская обл., Россия; федоровский горизонт, яренский надгоризонт, верхнеоленекский подъярус нижнего триаса.

Диагноз. Зубные пластины средних размеров (до 40 мм), треугольной формы, с высокими, режущими, веерообразно расходящимися гребнями,

несущими мелкие острые зубы. Преартикулярные пластины имеют 6–7, птеригоидные 7–8 гребней. Гребни тянутся горизонтально от внутреннего края, посередине своей длины образуют перегиб и спускаются вниз к наружному краю под углом 45°–50°. Первый гребень самый длинный и высокий, остальные короче и ниже, наклонены к первому гребню. Все гребни имеют серпообразное искривление в сторону заднего края. Выемки между ними узкие и глубокие. Пластины не контактировали.

Распространение. Архангельская, Кировская, Волгоградская обл., Россия; федоровский горизонт верхнеоленинского подъяруса нижнего триаса.

Ceratodus multicristatus lipovensis Minich, 1977

Ceratodus multicristatus lipovensis: Миних, 1977, с. 19–20, табл. I, фиг. 3–4; 1995, с. 48–50, рис. 20 з-и.

Голотип – СГУ, № 104-Б/38, преартикулярная зубная пластина; местонахождение Донская Лука, балка Липовая, прав. бер. р. Дон, Волгоградская обл., Россия; липовская свита, яренский надгоризонт верхнеоленинского подъяруса нижнего триаса.

Материал. Паратип – СГУ № 104-Б/122, преартикулярная зубная пластина из типового местонахождения, еще около 7 пластин из нескольких местонахождений: овр. Бехтеев, север Оренбургской обл.; Петропавловка-II, в первом овраге, впадающем справа в долину р. Сакмары, ниже по течению от окраины с. Петропавловка, Сакмарский р-н Оренбургской обл.; Язлов, в выемке на водоразделе, в 1,5 км на север от с. Язлов, Куюргазинский р-н Башкортостана, Россия; федоровский горизонт яренского надгоризонта верхнеоленинского подъяруса нижнего триаса.

Диагноз. Зубные пластины средней длины (20–40 мм), треугольной формы. Передний внутренний угол прямой, внутренний – слегка выпуклый. Преартикулярные пластины имеют 6, птеригоидные – 7 высоких, прямых, радиально расходящихся гребней, разделенных широкими выемками. Птеригоидные пластины могли контактировать.

Распространение. Волгоградская, Оренбургская области, Башкортостан, Россия; яренский надгоризонт верхнеоленинского подъяруса нижнего триаса.

Ceratodus jechartiensis Minich, 1977

Ceratodus multicristatus: Воробьева, Миних, 1968, с. 82–84, табл. XIV, фиг. 6–7.

Ceratodus jechartiensis: Миних, 1977, с. 20–21, табл. II, фиг. 1–2; Миних, 1995, с. 48, рис. 20 г, д.

Голотип – СГУ № 104-Б/711, преартикулярная зубная пластина; местонахождение Жешарт, пос. Жешарт, р. Вычегда, республика Коми, Россия; гамский горизонт яренского надгоризонта верхнеоленинского подъяруса нижнего триаса.

Материал. Паратип – СГУ, № 104-Б/709, птеригоидная зубная пластина из типового местонахождения; более десяти целых и несколько фрагментарных пластин из трех местонахождений: Же-

шарт, республика Коми, Донгуз-I, прав. бер. р. Донгуз в 1 км ниже с. Перовка, Соль-Илецкий р-н Оренбургской обл.; Донская Лука в Волгоградской обл.; яренский надгоризонт верхнеоленинского подъяруса нижнего триаса; донгузский горизонт среднего триаса [Миних, 1977, рис. 2].

Диагноз. Относительно крупные зубные пластины (35–45 мм) с 7 веерообразно расходящимися гребнями. Передний внутренний угол около 100°–115°, задний отсутствует. Гребни узкие, высокие, острые, почти прямые, с зазубренными вершинами. Выемки между гребнями глубокие и широкие, с крутыми бортами. Преартикулярные зубные пластины контактируют по наружному краю первого гребня.

Распространение. Республика Коми, Волгоградская и Оренбургская обл., Россия; яренский надгоризонт и его аналоги, оленекский ярус нижнего триаса; донгузская свита среднего триаса.

Ceratodus donensis Vorobyeva et Minich, 1968

Табл. VIII, фиг. 5–6

Ceratodus donensis: Воробьева, Миних, 1968, с. 84, табл. XIV, фиг. 10–13; Миних, 1977, с. 21–22, табл. II, фиг. 3–4; 1995, с. 49, рис. 20 м, н.

Ceratodus donensis donensis: Воробьева, Миних, 1968, с. 84–85, табл. XIV, фиг. 10–13.

Голотип – СГУ № 104-Б/51, преартикулярная зубная пластина; местонахождение Донская Лука, в Липовой балке, правый берег р. Дон, Иловлянский р-н Волгоградской обл.; липовская свита, гамский горизонт, яренский надгоризонт верхнеоленинского подъяруса нижнего триаса.

Материал. Паратип – СГУ, № 104-Б/63, птеригоидная зубная пластина из типового местонахождения. Еще более 25 пластин из местонахождения Донская Лука в Волгоградской обл. и единичные пластины из местонахождений Рассыпное на юге Общего Сырта, Гам на р. Вычегда, республика Коми, и местонахождения Карагачка, прав. бер. р. Карагачка, против с. Карагачка, Беляевский р-н Оренбургской обл., Россия; яренский надгоризонт верхнеоленинского подъяруса нижнего триаса [Миних, 1977, рис. 2].

Диагноз. Зубные пластины средней величины (от 8 до 18 мм), удлинненно-треугольных очертаний. Передний внутренний угол близок к прямому, задний – отсутствует. Внутренний край вогнут в средней части. Преартикулярные зубные пластины несут 4 гребня. Последний гребень на конце раздвоен. Птеригоидные пластины имеют 5 гребней. Гребни острые, дугообразно изогнутые, со слабо зазубренными (иногда гладкими) вершинами. Первый гребень немного длиннее или равен второму. У преартикулярных пластин он серпообразно изогнут. Желобки между гребнями широкие, ширина их приблизительно равна глубине.

Распространение. Республика Коми, Волгоградская, Оренбургская обл., Россия, яренский надгоризонт верхнеоленинского подъяруса нижнего

триаса, донгузский горизонт, донгузская свита среднего триаса.

Ceratodus gracilis Vorobyeva, 1968

Табл. VIII, фиг. 1–4

Ceratodus donensis: Воробьева, Миних, 1968, с. 84, табл. XIV, фиг. 14–15, 20–23.

Ceratodus donensis gracilis: Воробьева, Миних, 1968 с. 85, табл. XIV, фиг. 14–15, 20–23.

Ceratodus gracilis: Миних, 1977, с. 23–24, табл. III, фиг. 1–2.

Голотип – ПИН, № 2430/509, преартикулярная зубная пластина, местонахождение Донгуз-I в Оренбургской области; донгузский горизонт, верхнебаскунчакская подсвита, анисейский ярус нижнего триаса.

Материал. Паратип – ПИН № 2430/507, птеригоидная зубная пластина из типового местонахождения; более 20 пластин разной сохранности из местонахождений: Донгуз-I; Кзыл-Сай-II, в правом развилке верховьев овра. Кзыл-Сай в 0,5–1 км на запад от д. Андреевка, Беляевский р-н Оренбургской обл., Россия; Бердянка-II, в 1 км выше устья овра., впадающего в р. Бердянку справа, южнее с. Михайловка, Соль-Илецкий р-н Оренбургской обл.; Букобай-V, вверх по овра. Букобай от с. Михайловка, Соль-Илецкий р-н Оренбургской обл.; Рассыпное, материал из керн (скважина № 1, Южно-Ершовская площадь, гл. 931 м и 934 м), Саратовская и Оренбургская обл., Россия [Миних, 1977, рис. 1]; баскунчакская свита нижнего триаса; донгузская и букобайская свиты среднего триаса.

Диагноз. Мелкие (до 10 мм) удлинённо-треугольные зубные пластины с 4–5 веерообразно расходящимися гребнями. Передний внутренний угол преартикулярных пластин около 100°, птеригоидных – около 70°. Птеригоидные пластины контактировали по средней линии. Гребни прямые, острые, на концах слабо зазубренные. Выемки между гребнями широкие, несквозные, доходят до внутреннего края.

Распространение. Саратовская и Оренбургская обл., Россия; баскунчакская свита нижнего триаса; донгузская и букобайская свиты среднего триаса.

Ceratodus orenburgensis Minich, 1977

Табл. VIII, фиг. 7–10

Ceratodus donensis: Воробьева, Миних, 1968, с. 84, табл. XIV, фиг. 16–19, 24.

Ceratodus donensis gracilis: Воробьева, Миних, 1968, с. 85, табл. XIV, фиг. 16–19, 24.

Ceratodus orenburgensis: Миних, 1977, с. 24–25, табл. III, фиг. 3–4.

Голотип – ПИН, № 2430/507, преартикулярная зубная пластина; местонахождение Донгуз-I.

Материал. Паратип – ПИН № 2430/150, птеригоидная зубная пластина из типового местонахождения. Около 10 зубных пластин из местонахожде-

ния Донгуз-I и Донгуз XII, в правом борту долины р. Донгуз, у плотины против с. Перовка, Соль-Илецкий р-н Оренбургской обл., Россия; донгузская свита среднего триаса.

Диагноз. Удлинённо-треугольные зубные пластины среднего размера (10–20 мм) с 5–6 радиальными гребнями. Передний внутренний угол преартикулярных пластин 110°, птеригоидных пластин – 90°. Гребни прямые или слабо изогнутые, острые, узкие, высокие, с мелкими зазубринами. Выемки между гребнями широкие, глубокие, несквозные, доходят до внутреннего края. Птеригоидные пластины контактировали по средней линии.

Распространение. Оренбургская обл. Россия; донгузская свита среднего триаса.

Ceratodus recticristatus Vorobyeva, 1968

Табл. VIII, фиг. 19–20

Ceratodus recticristatus: Воробьева, 1968, с. 85–86, табл. XIV, фиг. 25–34; Миних, 1977, с. 25–26, табл. IV, фиг. 1–2; 1995, с. 49, 53–54, рис. 20 к, л.

Голотип – ПИН № 951/544, преартикулярная зубная пластина; местонахождение Рассыпное на р. Урал Илекского района Оренбургской обл., Россия; яренский надгоризонт оленекского яруса нижнего триаса.

Материал. Паратипы – СГУ № 104-Б/29, преартикулярная зубная пластина; СГУ № 104-Б/30, птеригоидная зубная пластина; местонахождение Карагачка, р. Карагачка, Беляевский р-н Оренбургской обл. [Миних, 1977, рис. 1]; яренский горизонт оленекского яруса нижнего триаса. Кроме того, более 20 целых и фрагментарных зубных пластин из местонахождений: Рассыпное (см. голотип), Карагачка, Колтаево-II, прав. бер. р. Юшатырь, в 2 км ниже с. Староколтаево, Куюргазинский р-н Башкортостана; Донгуз-XII, прав. бер. р. Донгуз, у плотины против с. Перовка, Соль-Илецкий р-н Оренбургской обл.; Донгуз-I, прав. бер. р. Донгуз в 1 км ниже с. Перовка (Соль-Илецкий р-н Оренбургской обл.); Бердянка-II, в 1 км выше устья овра., впадающего в р. Бердянку справа, южнее с. Михайловка, Соль-Илецкий р-н Оренбургской обл., Россия; донгузская свита среднего триаса.

Диагноз. Зубные пластины удлинённо-треугольной формы, крупные (до 50 мм), с 5–6 массивными гребнями на преартикулярных и 6,5 – на птеригоидных пластинах. Передний внутренний угол пластин тупой или близок к прямому, задний хорошо выражен на уровне четвертого гребня. Внутренний край выпуклый у птеригоидных и прямой у преартикулярных пластин. Первый гребень на преартикулярных пластинах наиболее развит, почти вдвое длиннее и выше остальных. Первый гребень на птеригоидных пластинах дугообразно изогнут и равен второму. Вершины гребней зазубрены. Выемки между гребнями сначала пологие, от середины своей длины круто обрываются вниз, образуя сквозные промежутки. Птеригоидные пластины контактировали по средней линии.

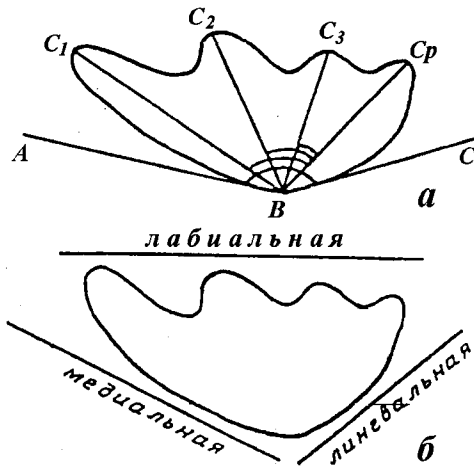


Рис. 10. Схема измерений (а) и ориентации (б) зубных пластин цератодонтид [Kirkland, 1987, с изменениями]

Распространение. Оренбургская обл., Башкортостан, Россия; яренский надгоризонт оленекского яруса нижнего триаса, донгузская свита среднего триаса.

Ceratodus segnis Krupina, 1995

Табл. VII, фиг. 12–13

Ceratodus sp.: Воробьева, Обручев, 1964, табл. V, фиг. 8.

Ceratodus segnis: Крупина, 1995, с. 129–130, рис. 1.

Голотип – ПИН, № 4468/1, левая преартикулярная зубная пластина, сидящая на преартикулярной кости; известковый карьер Пески, 1,5 км к ю-в от ст. Пески Коломенского р-на Московской обл.; батский ярус средней юры.

Материал. Кроме голотипа, еще одна преартикулярная пластина, птеригоидная зубная пластина, в контакте с птеригоидом, несколько целых и фрагментарных костей крыши черепа из типового местонахождения; одна преартикулярная зубная пластина из Орловской обл. (см. синонимизику).

Диагноз. Крупные рыбы (длиной более 1 м). Кости крыши черепа массивные, крепкие, с мощным костным основанием. Дорсальная поверхность костей имеет тонкий струйчатый рельеф. Сенсорные каналы проходят в желобках по наружной поверхности костей. Зубные пластины округло-треугольной формы, массивные, крупные (около 50 мм). Вершина на преартикулярных пластинах высокая, отчетливо угловая, на птеригоидных пластинах закругленная. Преартикулярные пластины имеют 4, а птеригоидные – 5 широких, массивных гребней. Полный внутренний угол пластин 120° . Первый гребень на преартикулярных пластинах слабо изогнут, в 1,4 раза длиннее второго, несколько отклоняется в сторону. Три последующих гребня одинаковой длины, тянутся параллельно друг другу. Первый гребень на птеригоидных пластинах

серпообразно изогнут, равен по длине остальным гребням. Выемки между гребнями широкие, сквозные от середины длины. Жевательная поверхность занимает от половины до 2/3 дорсальной поверхности пластин. Птеригоидные пластины контактировали по средней линии.

Распространение. Московская, Орловская обл., Россия; батский ярус средней юры [Крупина, 1995].

Замечание. Изображенная в “Основах палеонтологии” [Воробьева, Обручев, 1964, табл. V, фиг. 8] правая преартикулярная зубная пластина из юрских ? отложений Ливенского карьера в Орловской обл. (обр. ПИН № 1660/2) отнесена нами к описанному виду.

Ceratodus sharategensis Krupina, 1994

Табл. VII, фиг. 1–5

Ceratodus sharategensis: Крупина, 1994, с. 75–78, табл. VIII, фиг. 1–3.

Голотип – ПИН № 4500/7, левая преартикулярная зубная пластина; местонахождение в 7 км к западу от г. Шара-Тэг, Заалтайская Гоби, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; верхняя юра.

Материал. 9 целых преартикулярных и 2 неполных птеригоидные пластины из типового местонахождения.

Диагноз. Зубные пластины средних размеров (2–3 см), треугольной формы, с заостренными гребнями. Преартикулярные пластины высокие, с пятью высокими гребнями, начинающимися от вершины пластины. Полный внутренний угол пластин ($\angle ABC$) около 100° . Первый гребень самый короткий, составляет около 0,8 длины второго, 0,7 длины третьего и 0,6 длины четвертого гребней. Четвертый–пятый гребни близко расположены друг к другу и расходятся чуть ниже вершины. Каждый из гребней имеет отчетливый угловой перегиб, так что концы гребней тянутся вертикально лабиальному краю. Угол перегиба гребней равен 140° . Желобки между гребнями глубокие, закругленные.

Птеригоидные пластины по форме поверхности повторяют очертания преартикулярных, но при этом плоские, с уплощенными, низкими, зазубренными гребнями.

Распространение. Типовое местонахождение.

Ceratodus temporatus Krupina, 1994

Табл. VII, фиг. 6–7

Ceratodus temporatus: Крупина, 1994, с. 78–79, табл. VIII, фиг. 4 а, б.

Голотип – ПИН. № 4500/1, левая птеригоидная зубная пластина с частично сохранившимся выступом птеригоида; местонахождение Шара-Тэг, 7 км к западу от г. Шара-Тэг, Заалтайская Гоби, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; верхняя юра.

Материал. Голотип.

Диагноз. Птеригоидные зубные пластины округло-треугольной формы, крупные, массивные, вытянутые в длину, широкие, с хорошо выраженной вершиной. Ширина пластин составляет около 0,6 их длины (BC_2/C_1C_p , рис. 10а). Пластины имеют четыре сглаженных гребня, разделенных тупыми сквозными выемками. Большая часть дорсальной поверхности (примерно 2/3) пластин плоская. Полный внутренний угол голотипа ($\angle ABC$) – 132° . Первый гребень самый длинный, формирует медиальный край пластины, прослеживается от точки вершины, слабо изогнут медиально, составляет 0,83 длины всей пластины. Угол первого гребня ($\angle C_1BC_p$, рис. 10а) равен 85° . Второй гребень почти прямой, начинается из точки вершины, составляет 0,7 длины первого. Угол второго гребня ($\angle C_2BC_p$) равен 53° . Третий и четвертый гребни слабо выражены и отчетливо проявляются на лабиальном конце пластины. Угол третьего гребня ($\angle C_3BC_p$) равен 18° . Гребни разделены тупыми выемками, выраженными только вдоль лабиального края. Вершина слабо выражена.

Распространение. Типовое местонахождение.

Ceratodus porrectus Krupina, 1994

Табл. VII, фиг. 8–11

Ceratodus porrectus: Крупина, 1994, с. 79, табл. VIII, фиг. 5 а, б.

Голотип – ПИН, № 4500/8, правая преартикулярная зубная пластина с неполным вторым гребнем, сидящая на частично сохранившейся преартикулярной кости; местонахождение Шара-Тэг, Заалтайская Гоби, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; верхняя юра.

Материал. Голотип.

Диагноз. Преартикулярные зубные пластины крупные (длина голотипа 3,5 см), неправильно трапециевидные, высокие, сравнительно узкие, вытянутые в длину.

Пластины имеют хорошо обособленную, выпуклую, высокую вершину, расположенную впереди вертикали второго гребня. Пластина несет четыре четко обособленных высоких гребня, разделенных тупыми выемками, частично сквозными лишь по лабиальному краю. Гребни сравнительно острые, за исключением первого, тянутся параллельно друг другу. Лингвальный край пластины (рис. 10б) растянут. Полный внутренний угол пластины ($\angle ABC$) – 120° . Первый гребень самый высокий и длинный, составляет 0,69 длины пластины, начинается из точки её вершины и имеет угол ($\angle C_1BC_p$) 93° . Угол второго гребня равен 50° , угол третьего – 21° .

Распространение. Типовое местонахождение.

Замечание. Кроме голотипа, в коллекции из местонахождения Шара-Тэг есть неполная (без первого гребня) преартикулярная зубная пластина, экз. ПИН, № 4500/2 (табл. VI, фиг. 10 [Крупина, 1994, с. 79–80, табл. VIII, фиг. 6а, б]), которая имеет наибольшее сходство с *C. porrectus* по общему облику,

растянутому медиальному краю, косому расположению гребней, форме вершины, и, вероятнее всего, является неполной птеригоидной пластиной того же вида более ранней возрастной стадии.

Род *Ferganoceratodus* Nesov et Kaznyshkin, 1985

Ferganoceratodus: Несов, Казнышкин, 1985, с. 34–35.

Типовой вид – *Ferganoceratodus jurassicus* Nesov et Kaznyshkin, 1985.

Диагноз (по [Несов, Казнышкин, 1985]). Крупные кости широкой крыши черепа представлены двумя парными и тремя непарными костями. Короткие ростофронтально- и париетальноцентральная кости в области контакта неширокие. Фронтальнолатеральные кости перекрываются париетальноцентральной. Экстраскапулярная кость без длинного заднего отростка. Преангулярная кость короткая. Супратемпоральная комиссура канала боковой линии на середине длины имеет изгиб назад. Супраорбитальный канал на фронтальнолатеральной кости круто поворачивает примерно на 90° . Чешуи не крупные. Зубные пластины режущего типа, с 4–5 высокими, радиально расходящимися гребнями, разделенными относительно глубокими вырезками.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Местонахождение Саракмышсай близ г. Ташкумыр, Ошская обл. Киргизия; балабансайская свита, келловейский ярус верхней юры.

Замечание. С нашей точки зрения, использование Л.А. Несовым и М.Н. Казнышкиным [1985] тетраподной терминологии при описании костей крыши черепа *Ferganoceratodus* некорректно, в связи с невозможностью их гомологизации с таковыми у тетрапод. Подобная терминология не используется другими авторами при описании цератодонтид.

Ferganoceratodus jurassicus Nesov et Kaznyshkin, 1985

Ferganoceratodus jurassicus: Несов, Казнышкин, 1985, с. 35–37, рис. 1.

Голотип – ЦНИГР, № 3/12217, правая фронтальнолатеральная кость; местонахождение Саракмышсай близ г. Ташкумыр, Северная Фергана, Ошская обл., Киргизия; балабансайская свита, верхняя часть, келловейский ярус верхней юры.

Материал. Кроме голотипа, около 160 костей черепа, 11 зубных пластин (экз. №№ 1-13/12217 и 26 - 90/12217), типовое местонахождение.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Семейство Neoceratodontidae Miles, 1977

Neoceratodontidae: Miles, 1977, p. 308.

Типовой род – *Neoceratodus* Castelnau, 1876.

Диагноз. Крупные и мелкие рыбы. Крыша черепа из двух парных и двух непарных костей. Оперкулярная серия сильно редуцирована. Зубной аппарат из парных зубных пластин с острыми режущими гребнями на небе и нижней челюсти. Сошник несет режущие зубы.

Состав. *Neoceratodus* Castelnau, 1876; *Asiatoceratodus* Vorobyeva, 1967.

Род *Asiatoceratodus* Vorobyeva, 1967

Asiatoceratodus: Воробьева, 1967, с. 102.

Типовой вид – *Asiatoceratodus sharovi* Vorobyeva, 1967.

Диагноз. Небольшие рыбы (длиной около 30 см). Голова в 5 раз короче тела. Крыша черепа состоит из двух непарных средних и двух парных боковых пластин. Кости крыши тонкие, гладкие, перекрывают друг друга. Зубные пластины с 4–5 тонкими режущими гребнями, разделенными глубокими сквозными выемками. Осевой скелет окостеневает. Около 50 позвонков и 30 пар ребер. Передние невральные отростки отделены, задние и гемальные слиты с дугами. Спинной, хвостовой и анальный слиты в единый плавник. В его верхней

лопасти один, а в нижней – один–два ряда радиалей. Чешуи довольно крупные, не более 15 рядов в центральной части тела.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Местонахождение Джайляучи, урочище Мадыген, Южная Фергана, Ошская обл., Киргизия; мадыгенская свита, ладинский-карнийский ярусы, граница среднего–верхнего триаса.

Asiatoceratodus sharovi Vorobyeva, 1967

Табл. VI, фиг. 1–3.

Asiatoceratodus sharovi: Воробьева, 1967, с. 103–111, рис. 2.

Голотип – ПИН № 2062/1, почти полный скелет; местонахождение Джайляучи, урочище Мадыген, Ошская обл., Киргизия; мадыгенская свита, ладинский-карнийский ярусы, граница среднего–верхнего триаса.

Материал. Четыре неполных скелета и восемь фрагментов головной, туловищной и хвостовой частей скелета, зубные пластины. Колл. ПИН № 2062/1-15 из типового местонахождения.

Диагноз. См. диагноз рода.

Распространение. Типовое местонахождение.

Литература

- Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, нынеживущих и ископаемых. Труды Зоологического института АН СССР. 1940. Том 5. Вып. 2. Л.: Наука. С. 87–517.
- Бышева Т.В., Чибрикова Е.В., Авхимович В.И. Этапы развития флоры (по спорам) на рубеже девона и карбона. В кн.: Граница девона и карбона на территории СССР. Минск: Наука и техника, 1988. С. 326–335
- Воробьева Э.И. Триасовый цератод из Южной Ферганы и некоторые замечания о системе и филогении цератодонтид // Палеонтологический журнал. 1967. № 4. С. 102–111.
- Воробьева Э.И. Новый род двоякодышащих из эмяксинской свиты Якутии // Палеонтологический журнал. 1972. № 2. С. 94–100.
- Воробьева Э.И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб // Труды Палеонтологического института АН СССР, том 153. М.: Наука, 1977. С. 1–239.
- Воробьева Э.И., Миних М.Г. Опыт применения биометрии к изучению зубных пластинок цератодонтид // Палеонтологический журнал. 1968. № 2. С. 76–87.
- Воробьева Э.И., Обручев Д.В. Подкласс *Sarcopterygii*. Мясистоластные, рыбы. Под ред. Обручева Д.В. М.: Наука, 1964. С. 268–316.
- Крупина Н.И. Новый вид дипной из фауны Закавказья // Палеонтологический журнал. 1979. № 2. С. 145–147.
- Крупина Н.И. Новый род дипной из фауны Центрального девонского поля // Палеонтологический журнал. 1980. № 3. С. 140–143.
- Крупина Н.И. О крыше черепа *Orlovichthys limnatis* (Dipnoi) // Палеонтологический журнал. 1986. № 4. С. 113–116.
- Крупина Н.И. Новая двоякодышащая рыба из верхнего девона Тульской области // Палеонтологический журнал. 1987. № 3. С. 40–47.
- Крупина Н.И. Первые находки дипной (*Ceratodontida*) из Монголии. Палеонтологический журнал. 1994. № 2. С. 75–80.
- Крупина Н.И. Первая находка юрских цератодонтид (Dipnoi) из Подмосквы // Палеонтологический журнал. 1995. № 1. С. 129–131.
- Крупина Н.И. Плечевой пояс и оперкулярная серия *Andreuevichthys epitomus*, позднедевонской дипной из Тульской области // Палеонтологический журнал. 1997. № 1. С. 81–86.
- Крупина Н.И. Новая двоякодышащая рыба из верхнедевонского местонахождения Рыбница Орловской области // Палеонтологический журнал. 1999. № 6. С. 24–26.
- Крупина Н.И. Дипной из верхнедевонского местонахождения Рыбница в Орловской области // Палеонтологический журнал. 2000. № 5. С. 55–61.
- Крупина Н.И., Крутин Ю.А. Корреляционный анализ признаков в биометрической обработке зубных пластинок палеозойских дипной. В кн.: Проблемы современной палеоихтиологии. Под ред. Новицкой Л.И. М.: Наука, 1983. С. 54–60.
- Макушок В.М. Надотряд двоякодышащие (Dipnoi или Dipneustomorpha). В кн.: Жизнь животных. Том четвертый. Ланцетники. Круглоротые. Хрящевые рыбы. Костные рыбы. Изд. 2-е. Под ред. Расса Т.С., М.: Просвещение, 1983. С. 72–82.
- Матухин Р.Г., Меннер В.В., Соколов П.Н., Решетняк Д.Р. Стратиграфическая основа девонской системы Сибирской платформы. Новосибирск: Роскомнедра, 1995. С. 1–82.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое. Принят Международным союзом биологических наук. Пер. с англ. и фр. СПб: Изд-во СПбГУ, 2000. 221 с.
- Миних М.Г. Триасовые двоякодышащие рыбы востока европейской части СССР. Саратов: изд-во Саратовского ун-та, 1977. 96 с.
- Миних М.Г. Глава 3. Основные группы ископаемых организмов. Рыбы. В кн.: Биостратиграфия континентального триаса Южного Приуралья. Под ред. Шишкина М.А. М.: Наука, 1995. С. 38–56.
- Несов Л.А., Казнышкин М.Н. Двоякодышащая рыба и черепахи из поздней юры Северной Ферганы (Киргизская ССР) // Вестник Зоологии. 1985. № 1. С. 33–39.
- Новицкая Л.И., Крупина Н.И. Об этмоиде палеозойских дипной // Палеонтологический журнал. 1985. № 1. С. 92–100.
- Обручев Д.В. Остатки девонских рыб из Донецкого бассейна // Материалы познания геологии и стратиграфии СССР. Н.с., вып. 9 (13). Изд-во МОИП. 1947. С. 23–29.
- Обручев Д.В. Новый вид *Palaedaphus* (Dipnoi) из верхнего девона Русской платформы // Палеонтологический журнал. 1959. № 4. С. 145–146.
- Решение межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы. Девонская система. С региональными и стратиграфическими схемами. Ленинград: ВСЕГЕИ, МСК. 1990.
- Хабаков А.В. Об остатках двоякодышащих (сем. *Ceratodontidae*) из нижнего триаса горы Богдо // Труды Палеозоологического института. Т. 1. М.: Наука, 1931. С. 45–55.
- Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных. М.: Советская Наука, 1947. 485 с.
- Шмальгаузен И.И. Происхождение наземных позвоночных. М.: Наука, 1964. 271 с.
- Эйхвальд Э.И. О рыбах первобытного океана в окрестностях Павловска. Отечественные записки, кн. 9. С.-Пб., 1844. 22 с.
- Agassiz L. Recherches sur les poissons fossiles. Neuchâtel. Т. II. 1833-43. 338 p.
- Agassiz L. Monographie des poissons fossiles du Vieux Grus Rouges ou système Dévonien (Old Red Sandstone) des Iles Britanniques et de Russie. Neuchâtel. 1844. 171 p.
- Agassiz L. Lettres sur les poissons fossiles du système Dévonien de la Russie. In: Geologie de Russie d'Europe et des Montagnes de l'Oural. Т. 2. Paris. 1845. P. 397–418.
- Barwick R.E., Campbell K.S.W., Mark-Kurik E. Tarachomyx: a new Early Devonian dipnoan from Severnaya Zemlya, and its place in the evolution of the Dipnoi // Geobios. 1997. Vol. 30, N 1. P. 45–73.
- Baur G. The stegocephalia: a phylogenetic study // Anatomische Anzeiger. 1896. N 11. S. 657–679.
- Berman D.S. Occurrence of *Gnathorhiza* (Osteichthyes: Dipnoi) in aestivation burrows in the Lower Permian of North-

- Central New Mexico, with a description of a new species // *Journal of Paleontology*. 1976. Vol. 50. P. 1034–1039.
- Berimar G. Lungfish phylogeny // Current problems of lower vertebrate phylogeny. Nobel Symposium 4. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1968. P. 259–283.
- Bischoff T.L.W. description anatomique du *Lepidosiren paradoxa* // *Annales Sciences Naturelle*, ser. 2. 1840. Vol. 14. N 2. P. 116–159.
- Campbell K.S.W., Barwick R.E. A new species of the lungfish *Dipnorhynchus* from New South Wales // *Palaeontology*. 1982. Vol. 25. P. 509–527.
- Campbell K.S.W., Barwick R.E. Early evolution of dipnoans and a new genus *Speonesydrion* // *Memoires Association Australas. Palaeontols.* 1983. N 1. P. 17–49.
- Campbell K.S.W., Barwick R.E. *Speonesydrion*, an Early Devonian dipnoan with primitive toothplates // *Palaeo Ichthyologica*. 1984. N. 2. P. 1–48.
- Campbell K.S.W., Barwick R.E. An advanced massive dipnorhynchid lungfish from the Early Devonian of New South Wales, Australia // *Records of Australian Museum*. 1985. Vol. 37. P. 301–316.
- Campbell K.S.W., Barwick R.E. Paleozoic Lungfishes. A Review // *Journal of Morphology. Supplement 1*. 1986. P. 93–131.
- Campbell K.S.W., Barwick R.E. Paleozoic dipnoan phylogeny: functional complexes and evolution without parsimony // *Paleobiology*. 1990. Vol. 16. P. 143–169.
- Campbell K.S.W., Barwick R.E. The primitive dipnoan dental plate // *Journal of Vertebrate Palaeontology*. 1995. Vol. 15. P. 13–27.
- Campbell K.S.W., Barwick R.E. A new tooth-plated dipnoan from the Upper Devonian Gogo Formation and its relationships // *Memoirs of the Queensland Museum*. 1998. Vol. 42. P. 403–437.
- Campbell K.S.W., Barwick R.E. Middle Devonian dipnoan tooth-plates from Estonia // *Journal of Vertebrate Palaeontology*. 1999. Vol. 19. P. 220–233.
- Campbell K.S.W., Smith M.M. The Devonian dipnoan *Holodipterus*: dental form variation and remodelling growth mechanisms // *Records of the Australian Museum*. 1987. Vol. 39. P. 131–167.
- Carroll R.L. Lungfish burrows from the Michigan Coal Basin // *Science*. 1965. Vol. 148. P. 963–964.
- Chang M.-m. *Diabolepis* and its bearing on the relationships between porolepiforms and dipnoans // *Bulletin de Museum natl. Histoire Naturel. Paris. Sér. 4*. 1995. Vol. 17. Sec. C. N 1-4. P. 235–268.
- Chang M.-m., Yu X. Structure and phylogenetic significance of *Diabolichthys speratus* gen. et sp. nov., a new dipnoan-like form from the Lower Devonian of Eastern Yunnan, China // *Procures of the Linnean Society, NSW*. 1984. Vol. 107. N 3. P. 171–184.
- Cope E.D. Descriptions of extinct vertebrata from the Permian and Triassic Formations (sic) of the United States // *Procures of the American Philosophical Society*. 1877. 17. P. 182–193.
- Cope E.D. Fourth contribution to the history of the Permian Formation of Texas // *Procures of the American Philosophical Society*. 1883. Vol. 20. P. 628–636.
- Cope E.D. Note on the phylogeny of the Vertebrata // *American Naturalist*. 1884. P. 1255–1257.
- Cope E.D. On some new and little known Palaeozoic vertebrates // *Procures of the American Philosophical Society*. 1892. Vol. 30. P. 221–229.
- Denison R.H. 1968. Early Devonian lungfish from Wyoming, Utah, and Idaho // *Fieldiana: Geology*. Vol. 17, N 4. P. 353–413.
- Denison R.H. The structure and evolution of teeth in lungfishes // *Fieldiana: Geology*. 1974. Vol. 33. N 3. P. 31–58.
- Eastman C.R. Devonian Fishes of Iowa // *Iowa Geological Survey*. 1908. Vol. 18. P. 29–386.
- Eichwald E.I. *Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie*, Premier Volume, Ancienne Période. Stuttgart. 1860. P. 1493–1607.
- Fitzinger L.J.F.J. Voläufiger Bericht über eine höchst interessante Entdeckung Dr. Materere in Brasil // *Isis Jena*. 1837. S. 379–380.
- Forey P.L. Relationships of Lungfishes // *Journal of Morphology, Supplement 1*. 1986. P. 75–91.
- Gardiner B.G. Tetrapod ancestry: a reappraisal. In: The terrestrial environment and the origin of land vertebrates. Panchen A.L., ed. London, New-York: Academic Press, 1980. Vol. 15. P. 177–185.
- Gill T. On the homologies of the shoulder-girdle of the dipnoans and other fishes // *American Magazine of Natural History*. 1872. Vol. 11. P. 173–178.
- Graham-Smith W., Westoll T.S. On a new long-headed dipnoan fish from the Upper Devonian of Scaumenac Bay, P.Q., Canada // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*. 1937. Vol. LIX. Part I (N 8). P. 241–266.
- Gross W. Die Fische des baltischen Devons // *Palaeontographica*. 1933. Bd. 79. 74 S.
- Gross W. Über einer grossen Dipnoer aus dem baltischen Mitteldevon // *Zeitschrift für Deutsche Geologische Gesellschaft*. 1934. Bd. 86. N 2. S. 83–86.
- Gross W. Über Crossopterygier und Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon im Zusammenhang einer vorgleichenen Untersuchung des Porenkanalsystems paläosoi-scher Agnathen und Fische. // *Kungl. Svenska Vetenskapsakademien. Handlingar*. 1956. Bd. 5. Ser. 5. N 6. 140 S.
- Haeckel E. *Natürliche Schöpfungs Geschichte*. Eighth edition. Berlin. 1889. 832 S.
- Huxley T.H. Preliminary essay upon the systematic arrangement of the fishes of the Devonian epoch. Memorial of Geological Survey of the United Kingdom, London. 1861. 40 p.
- Jarvik E. On the exoskeletal shoulder-girdle of teleostomian fishes, with special reference to *Eusthenopteron fordi* Whiteaves. // *Kungl. Svenska Vetenskapsakademien Handlingar*. 1944. Bd 3. N 21 (7). 32 p.
- Jarvik E. On the structure of the lower jaw in dipnoans: with a description of an Early Devonian dipnoan from Canada, *Melanognathus canadensis* gen. et spec. nov. // *Journal of the Linnean Society (Zoology)*. 1967. Vol. 47. P. 155–183.
- Jarvik E. The systematic position of the Dipnoi. In: Current problems of lower vertebrate phylogeny // Nobel Symposium 4. Stockholm: Almqvist & Wiksell. 1968. P. 223–245.
- Jarvik E. Middle and Upper Devonian Porolepiformes from East Greenland with special references to *Glyptolepis groenlandica* n. sp. // *Meddr Grönland*. 1972. Vol. 187. 295 p.
- Jarvik E. Basic structures and evolution of vertebrates. London: Academic Press, 1980. 575 p.
- Kemp A. The pattern of tooth plate formation in the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri* Krefft // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 1977. Vol. 60. P. 223–258.
- Kemp A. The histology of tooth formation in the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri* Krefft // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 1979. Vol. 66. P. 251–287.
- Kemp A. Ultrastructure of the developing dentition in the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri*. In: Structure, function and evolution of teeth. Smith P. and Tchernov E., eds. Tel-Aviv: Freund Publishing House, 1992. P. 11–33.
- Kemp A. Marginal tooth-bearing bones in the lower jaw of the recent Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri* (Osteich-

- thyes, Dipnoi) // *Journal of Morphology*. 1995. Vol. 225. P. 345–355.
- Kesteven H.L. The origin of the tetrapods // *Procures of the Royal Society of Victoria*. Melbourne, 1950. Vol. 59. P. 93–139.
- Kingsley J.S. The head of an embryo *Amphiuma* // *American Naturalist*. 1892. Vol. 26. P. 671–680.
- Kirkland J.I. Upper Jurassic and Cretaceous lungfish tooth plates from the Western Interior, the last dipnoan faunas of North America // *Hunteria*. 1987. Vol. 2. N 2. P. 1–15.
- Krupina N.I. Some data on the ontogeny of Devonian dipnoans. In: Fossil fishes as living animals. Mark-Kurik E., ed. Tallinn: Academia, 1992. Vol. 1. P. 215–222.
- Krupina N.I. Comparison of larval dentition developmental patterns in Devonian and Recent dipnoans // *Ichthyolith Issues*. Special publication 1. 1995. P. 35–38.
- Krupina N.I., Reisz R.R. Reconstruction of dentition in hatchlings of *Andrejevichthys epitomus*, a Late Famennian dipnoan from Russia // *Modern Geology*. 1999. Vol. 24. P. 99–108.
- Krupina N.I., Reisz R.R. Phylogeny of Devonian dipnoans, with special emphasis on forms from the Russian platform // *Paleontological Journal*. 2000. Vol. 34. Supplement 2. P. S147–S153.
- Krupina N.I., Reisz R.R., Scott D. The skull and tooth system construction of *Orlovichthys limnatis*, a Late Devonian dipnoan from Russia // *Canadian Journal of Earth Sciences*. 2001. Vol. 38. P. 1301–1311.
- Lehman J.-P. Les dipneustes du Dévonien Supérieur du Groenland // *Meddelelser om Grønland*. København, C.A. Reitzels Forlag. 1959. Bd. 160. N 4. 58 S.
- Long J.A., Campbell K.S.W., Barwick R.E. A new dipnoan genus, *Ichnomylax*, from the Lower Devonian of Victoria, Australia // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1994. Vol. 14. N 1. P. 127–131.
- Marshall C.R. Lungfish: phylogeny and parsimony // *Journal of morphology*, Supplement 1. 1987. P. 151–162.
- McAllister J.A. Lungfish burrows from the Upper Triassic Chinle and Dolores Formations, Colorado Plateau – Comments on the recognition criteria of fossil lungfish burrows // *Journal of Sedimentology and Petrology*. 1988. Vol. 58, N 2. P. 365–367.
- Meyer H. *Archaeoutilus ignotus* // *Palaeontographica*. 1864. Bd. 11. S. 285–288.
- Miles R.S. Dipnoan (lungfish) skulls and the relationships of the group: a study based on new species from the Devonian of Australia // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 1977. Vol. 61. 328 p.
- Long J.A., Campbell K.S.W., Barwick R.E. A new dipnoan genus, *Ichnomylax*, from the Lower Devonian of Victoria, Australia // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1994. Vol. 14. P. 127–131.
- Natterer J. *Lepidosiren paradoxa*, eineneue Gattung aus der Familie des fischähnlichen Reptilien // *Annales. Naturhistorische Museum*, Wien. 1837. Bd. 2. S. 165–170.
- Nilsson T. Über einige postkraniale Skelettreste der triassischen Stegocephalen Spitzbergens // *Bull. Geol. Instn Univt. Upsala*. 1943. Bd. 30. S. 227–272.
- Nilsson T. On the morphology of the lower jaw of Stegocephalia. With special reference to Eotriassic stegocephalians from Spitsbergen. II. General part // *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*. 1944. Bd. 3. N 21. 70 p.
- Ørvig T. New finds of acanthodians, arthrodires, crossopterygians, ganoids and dipnoans in the Upper Middle Devonian calcareous flags (Oberer Plattenkalk) of the Bergisch Gladbach-Paffrath Trough // *Paläontologische Zeitschrift*. 1961. N 35. S. 10–27.
- Panchen A.L. The nostrils of choanate fishes and early tetrapodes. *Biological Review*. 1967. Vol. 42. P. 374–420.
- Pander C.H. Über die Ctenodipterinen des Devonischen Systems. *Buchdruckerei der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*. St. Petersburg. 1858. 64 S.
- Pollard H.B. On the anatomy and phylogenetic position of *Polypterus* // *Anatomische Anzeigung*. 1891. Bd. 6. S. 338–344.
- Pridmore P.A., Campbell K.S.W., Barwick R.E. Morphology and phylogenetic position of the holodipteran dipnoans of the Upper Devonian Gogo Formation of northwestern Australia // *Philosophical Transactions, Royal Society of London*. Ser. B. 1994. Vol. 344. P. 105–164.
- Reisz R.R., Krupina N.I., Smith M.M. Dental histology in *Ichnomylax karatajae* sp. nov., an Early Devonian dipnoan from the Taymir peninsula, Siberia, with a discussion on petrodentine // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2004. Vol. 24. N 1. P. 18–25.
- Rosen D.E., Forey P.L., Gardiner B.D., Patterson C. Lungfishes, tetrapods, paleontology and plesiomorphy // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1981. Vol. 167. P. 159–276.
- Säve-Söderbergh G. On the skull of *Chirodipterus wildungensis* Gross, an Upper Devonian dipnoan from Wildungen // *Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, 1952. 28 p. Fjärde Serien, Band 3, N 4.
- Schultze H.-P. *Griphognathus* Gross, ein langschnauzieger Dipnoer aus dem Oberdevon von Bergisch-Gladbach (Rheinisches Schiefergebirge) und von Lettland // *Geologica et Palaeontologica*. 1969. Bd. 3. S. 21–79.
- Schultze H.-P. Dipnoans as Sarcopterygians // *Journal of Morphology*. 1986. Supplement 1. P. 39–74.
- Schultze H.-P. Dipnoi. Fossilium catalogus I: Animalia. Pars 131. Westphal F., ed. Amsterdam, New York: Kungler Publications, 1992. 464 p.
- Schultze H.-P., Marshall C.R. Contrasting the use of functional complexes and isolated characters in lungfish evolution // *Memoires of Association of Australas Palaeontols*. 1993. Vol. 15. P. 211–224.
- Smith M.M. The microstructure of the dentition and dermal ornament of three dipnoans from the Devonian of Western Australia: a contribution towards dipnoan interrelationships, and morphogenesis, growth and adaptation of skeletal tissues // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*. 1977. Vol. 281. P. 29–72.
- Smith M.M. Petrodentine in extant and fossil dipnoan dentitions: microstructure, histogenesis and growth // *Proceedings of Linnean Society of New South Wales*. 1984. Vol. 107. P. 367–407.
- Smith M.M. The patterns of histogenesis and growth of tooth plates in larval stages of extant lungfish // *Journal of Anatomy*. 1985. Vol. 140. P. 627–643.
- Smith M.M. 1988. The dentition of Palaeozoic lungfishes: a consideration of the significance of teeth, denticles and tooth-plates for dipnoan phylogeny. *Teeth Revisited* // *Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology*. Russel D.E., Santoro J.P., Sigogneau-Russel D., eds. Paris, 1986. Mémoires sur la Museum. Histoire Naturelle. 1988. Sér. C. Vol. 53. P. 179–194.
- Smith M.M., Campbell K.S. Comparative morphology, histology and growth of the dental plates of the Devonian dipnoan *Chirodipterus* // *Philosophical Transactions, Royal Society of London*. 1987. Ser. B. Vol. 317. P. 329–363.
- Smith M.M., Chang M.-m. The dentition of *Diabolepis speratus* Chang and Yu, with further consideration of its relationships and the primitive dipnoan dentition // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 1990. N 10. P. 420–433.

- Smith M.M., Krupina N.I.* Conserved developmental processes constrain evolution of lungfish dentitions // *Journal of Anatomy*. 2001. Vol. 199. P. 161–168.
- Smith M.M., Krupina N.N., Joss J.* Developmental constraints conserve evolutionary pattern in an osteichthyan dentition // *Connective Tissue Research*, 2002. Vol. 43. P. 113–119.
- Thomson K.S.* A new genus and species of marine dipnoan fish, from the Upper Devonian of Canada // *Postilla*. Peabody Museum of Natural History, Yale University, New-Haven, Connecticut. 1967. Vol. 106. P. 1–6.
- Thomson K.S., Campbell K.S.W.* The structure and relationships of the primitive Devonian lungfish – *Dipnorhynchus sussmilchi* (Etheridge). Bull. 38 of Peabody Museum of Natural history of Yale University. New Haven, Connecticut. 1971. 109 p.
- Traquair R.H.* On a new genus of fossil fish of the Order Dipnoi // *Geological Magazine*. 1873. Vol. 10. P. 552–555.
- Van Beneden P.-J., Koninck L.G.* Notice sur le *Palaedaphus insignis* // *Bulletin de l'Académie Royale des Sciences. de Belgien*. 1864. Ser. 2. Vol. 17. P. 143–151.
- Wang Shitao., Drapala V., Barwick R.E., Campbell K.S.W.* The dipnoan species, *Sorbitorhynchus deleaskitus*, from the Lower Devonian of Guanxi, China // *Philosophical Transactions, Royal Society of London*. 1993. Ser. B. Vol. 340. P. 1–24.
- Watson D.M.S., Gill L.* The structure of certain Palaeozoic Dipnoi // *Journal of Linnean Society (Zoology)*. 1923. Vol. 35. P. 123–216.
- Westoll T.S.* On the evolution of the Dipnoi. In: *Genetics, paleontology, and evolution*. Jepson G.L., Mayer E., Simpson G.G., eds. Princeton, New Jersey. Princeton University press: 1949. P. 121–184.
- White E.I.* The head of *Dipterus valenciennesi* Sedgwick & Murchison. London // *Bulletin of the British Museum Natural History, Geology*. 1965. Vol. II. N 1. 45 p.
- Woodward A.S.* Catalogue of the fossil fishes in the British Museum Natural History. 1891. Vol. 2. 576 p.

ТАБЛИЦЫ I-VIII
К ПОДКЛАССУ DIPNOI

Табл. I. Зубные пластины дипной из местонахождения Рыбница Орловской области; тургеневские слои плавского горизонта, среднефаменский подъярус, верхний девон.

Фиг. 1–2. *Dipterus arcanus* Krupina, 2000. 1 – голотип – ПИН, № 3725/122, птеригоидная зубная пластина с сохранившимся левым птеригоидом (x 2); 2 – экз. ПИН, № 3725/44, левая преартикулярная зубная пластина (x 2).

Фиг. 3–4. *Dipterus pacatus* Krupina, 2000. 3 – голотип – ПИН, № 3725/217, птеригоидная зубная пластина с сохранившимся левым птеригоидом (x 1,2); 4 – экз. ПИН, № 3725/251, левая преартикулярная зубная пластина (x 2,7).

Фиг. 5–6. *Dipterus expressus* Krupina, 2000. 5 – голотип – ПИН, № 3725/208, птеригоидная зубная пластина с сохранившимся правым птеригоидом (x 2,4); 6 – экз. ПИН, № 3725/287, левая преартикулярная зубная пластина (x 2,9).

Фиг. 7–8. *Dipterus marginalis* (Agassiz, 1843). 7 – экз. ПИН, № 3725/276, левая птеригоидная зубная пластина (x 4); 8 – экз. ПИН, № 3725/285, левая прертикулярная зубная пластина (x 7,5).

Фиг. 9–10. *Grossipterus venustus* Krupina, 2000. 9 – голотип – ПИН, № 3725/371, левая птеригоидная зубная пластина (x 4); 10 – экз. ПИН № 3725/375, левая преартикулярная зубная пластина (x 7).

Фиг. 11 – *Chirodipterus interstitus* Krupina, 2000. Голотип – ПИН, № 3725/214, птеригоидная зубная пластина (x 6). Фиг. 12. *Conchodus excussus* Krupina, 2000. Голотип – ПИН, № 3725/315, правая преартикулярная зубная пластина (x 1,3).

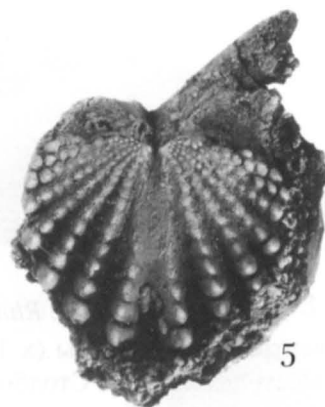


Табл. II. Фиг. 1–2. *Rhinodipterus stolbovi* Krupina, 1995. 1 – голотип – ПИН, № 2986/418; этмоид с вентральной стороны (x 1); 2 – экз. ПИН, № 54/272, левая преартикулярная зубная пластина (x 1). Местонахождение Столбово, Ленинградская область РФ, дубниковские слои саргаевского горизонта, среднефранский подъярус, верхний девон.

Фиг. 3–4. *Ganorhynchus caucasius* Krupina, 1979. 3 – голотип – ПИН, № 3753/3, твердая верхняя губа с дорсальной стороны (x 1); 4 – экз. ПИН, № 3753/2, правая преартикулярная зубная пластина (x 1). Местонахождение правый берег р. Арпа у с. Данзик, слои с *Cyrtospirifer pamiricus*, верхнефранский подъярус, верхний девон.

Фиг. 5. *Grossipterus crassus* (Gross, 1933). Экз. ПИН, № 803/1, кость В крыши черепа (x 1). Местонахождение р. Брасла, 400 м ниже Страуме, Латвия; гауйская свита, франский ярус, верхний девон.

Фиг. 6. *Conchodus pinguiculus* Krupina sp. nov. Экз. ПИН № 3725/301, левая преартикулярная зубная пластина (x 1,3). Местонахождение: левый берег р. Сосна близ г. Колпна, Орловская область РФ; евлановские слои задонского горизонта, нижнефранский подъярус, верхний девон.

Фиг. 7. *Ichthyomyrax karatayi* Reisz, Krupina, Smith, 2001. Голотип – LIG (ЛитНИГРИ), № 70–0010, правая преартикулярная зубная пластина с сохранившимся участком преартикулярной кости (x 1). Местонахождение: р. Тарей, 45 км выше устья, полуостров Таймыр, РФ; лона Wijdeaspis, верхнеэмский подъярус, нижний девон.

Фиг. 8. *Conchodus jerofejewi* (Pander, 1858). Экз. ПИН, № 54/314, левая преартикулярная зубная пластина (x 1,1). Местонахождение: правый берег р. Сясь у д. Столбово; Ленинградская область РФ; дубниковские слои саргаевского горизонта, среднефранский подъярус, верхний девон.

Фиг. 9. *Dipterus pauciporus* Obruchev, 1947. Голотип – ПИН, № 418-1, крыша черепа (x 1,3). Местонахождение: левый берег р. Мокрая Волноваха, в 300 м от балки Большая, Донбасс; верхнеживетский подъярус, средний девон.

Фиг. 10. *Dipterus radiatus* (Eihwald, 1844). Экз. ПИН, № 54/345, левая преартикулярная зубная пластина (x 1,5). Местонахождение: левый берег р. Лемовжи (приток р. Луги) выше д. Хотнежи, Ленинградская область РФ; наровские слои, эйфельский ярус, средний девон.

Фиг. 11. *Palaedaphus livensis* Obruchev, 1959. Голотип – ПИН, № 1660/1, правая преартикулярная зубная пластина (x 1). Местонахождение: ручей Ливенка, Ливенский район Орловской области РФ; евлановские слои, верхнефранский подъярус, верхний девон.

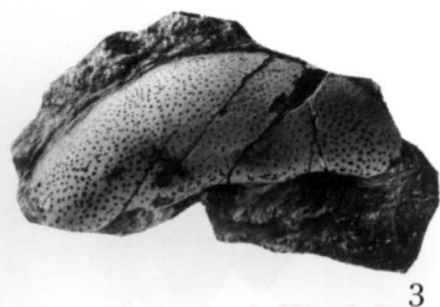


Табл. III. Фиг. 1–5. *Orlovichthys limnatis* Krupina, 1980. 1. – Голотип – ПИН, № 3725/101, неполная нижняя челюсть (x 2,1). 2 – экз. ПИН, № 3725/107, передний край рыла (x 1,7). 3 – экз. ПИН, № 3725/116, птеригоидная зубная пластина (x 2). 4 – экз. ПИН, № 3725/119, преартикулярная зубная пластина сверху (x 1,5). 5 – она же с лабиального края. Местонахождение Рыбница, Орловская область РФ; тургеневские слои плавского горизонта, верхнефаменский подъярус, верхний девон. Фиг. 6–9. *Andreyevichthys epitomus* Krupina, 1987. 6 – голотип – ПИН, № 2921/1001, парасфеноид дорсально (x 1,6). 7 – вентрально (x 1,8). 8 – экз. ПИН, № 2921/ 1002, левый птеригоид с зубной пластиной (x 1,8). 9 – экз. ПИН, № 2921/1003, правая преартикулярная зубная пластина (x 1,6). Местонахождение Андреевка, Тульская область РФ; хованские слои заволжского горизонта, фаменский ярус, верхний девон.

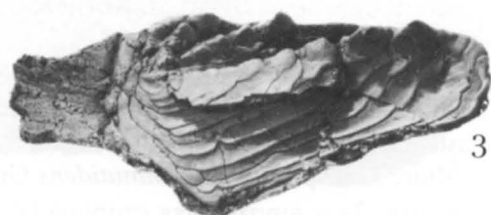
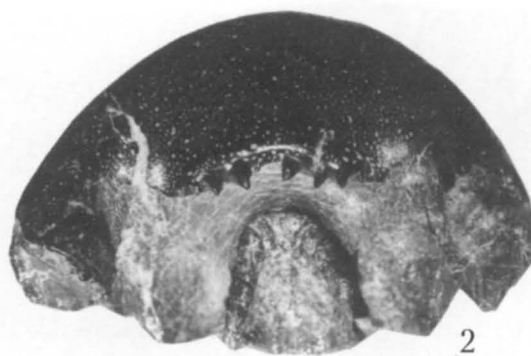


Табл. IV. Фиг. 1. *Dipterus arenaceus* Eichwald, 1844. Экз. ПИН, № 54210, часть туловища с сохранившимися брюшными и неполным хвостовым плавником (x 0,4). Местонахождение: р. Лемовжа (правый приток р. Луги), д. Хотнежи, Ленинградская обл. РФ; наровский горизонт, эйфельский ярус, средний девон.

Фиг. 2. *Jarvikia lebedevi* Krupina, 1999. Голотип – ПИН, № 3725/378, неполная крыша черепа (x 1). Местонахождение Рыбница, Орловская область РФ; тургеневские слои плавского горизонта; среднефаменский подъярус, верхний девон.

Фиг. 3. *Griphognathus minutidens* Gross, 1956. Экз. ПИН № 835/37, фрагмент правой ветви нижней челюсти. За – внутренняя сторона (x 1,2). Зб – то же с внешней стороны (x 1,2). Зв – центральный участок (x 2,5). Местонахождение: р. Великая, д. Писковичи, Новгородская область РФ; снеогогорские слои, нижнефранский подъярус, верхний девон.



Табл. V. Фиг. 1–5. *Parasagenodus sibiricus* Vorobyeva, 1972. 1–2 – голотип – ПИН, № 2844/3, разрозненные кости черепа (x 1,9). 2 – без номера, фрагмент зубной пластины (x 2). 3 – экз. ПИН № 2905/83а, сросшаяся птеригоидная зубная пластина (x 3,5). 4 – экз. ПИН, № 2905/41, преартикулярная зубная пластина (x 2). Местонахождение: левый берег р. Виллой, гора Эмяксин–Хаята, Республика Саха, Восточная Сибирь, РФ; верхняя часть эмяксинской свиты, фокинский горизонт, верхнефаменский подъярус, верхний девон



4



3



1



2

Табл. VI. Фиг. 1–3. *Asiatoceratodus sharovi* Vorobyeva, 1967. 1 – голотип – ПИН, № 2062/1, почти полный скелет (x 0,75). 2 – без номера, птеригоидная зубная пластина (x 4). 3 – без номера, преартикулярная зубная пластина (x 4). Местонахождение Джайляучи, урочище Мадыген, Ошская область, Киргизия; мадыгенская свита, ладинский-корнийский ярусы, граница среднего – верхнего триаса.



Табл. VII. Зубные пластины цератодонтид из верхнеюрского местонахождения Шара-тэг на юго-западе Монголии (1–11) и среднеюрского местонахождения Пески в Подмосковье (12–13).

Фиг. 1–5. *Ceratodus sharategensis* Крупина, 1994. 1 – голотип – ПИН, № 4500/7, левая преартикулярная зубная пластина сбоку (x 1,5). 2 – она же сверху (x 1,5). 3 – экз. ПИН, № 4500/15, левая преартикулярная пластина со стертыми гребнями сбоку (x 1,5). 4 – она же сверху (x 1,5). 5 – экз. ПИН, № 4500/4, неполная (без 1-го гребня) птеригоидная зубная пластина сверху (x 2).

Фиг. 6–7. *Ceratodus temporatus* Крупина, 1994. 6 – голотип – ПИН, № 4500/1, правая преартикулярная зубная пластина сбоку (x 1). 7 – она же сверху (x 1).

Фиг. 8–11. *Ceratodus porrectus* Крупина, 1994. 8 – голотип – ПИН, № 4500/8, левая преартикулярная зубная пластина сбоку (x 1,5). 9 – она же сверху (x 1,5). 10 – экз. ПИН, № 4500/2, неполная (без 1-го гребня) левая преартикулярная пластина сбоку (x 1,8). 11 – она же сверху (x 1,8). Местонахождение в 7 км к западу от горы Шара-Тэг, Заалтайская Гоби, Гоби-Алтайский аймак, Монголия; верхняя юра (Крупина, 1994, табл. VIII).

Фиг. 12–13. *Ceratodus segnis* Крупина, 1995. 12 – голотип – ПИН, № 4468/1, левая преартикулярная зубная пластина сверху (x 1). 13 – она же сбоку (x 1). Местонахождение: карьер Пески, в 1,5 км к ю-в от ст. Пески Коломенского района Московской области РФ; батский ярус, средняя юра (Крупина, 1995, рис. 1).

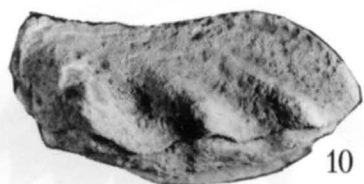
Таблица VII



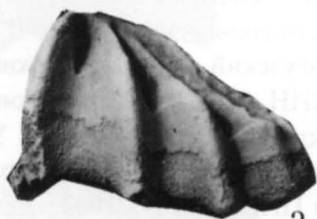
1



6



10



2



7



11



3



8



4



9



12



5



13

Табл. VIII. Фиг. 1–4. *Ceratodus gracilis* Vorobyeva, 1968. 1 – паратип – ПИН, № 2430/508, преартикулярная зубная пластина сверху (x 3). 2 – она же наклонно (x 3). Местонахождение Донгуз–1 на р. Донгуз у с. Перовка, Соль-Илецкий район Оренбургской обл. РФ; донгузский горизонт, верхнебаскунчакская подсвита; анисейский ярус среднего триаса. 3 – паратип – ПИН, № 951/552, птеригоидная зубная пластина сверху (x 3). 4 – она же наклонно (x 3). Местонахождение Рассыпное на р. Урал, Илекский район Оренбургской области РФ; яренский надгоризонт оленекского яруса, нижний триас.

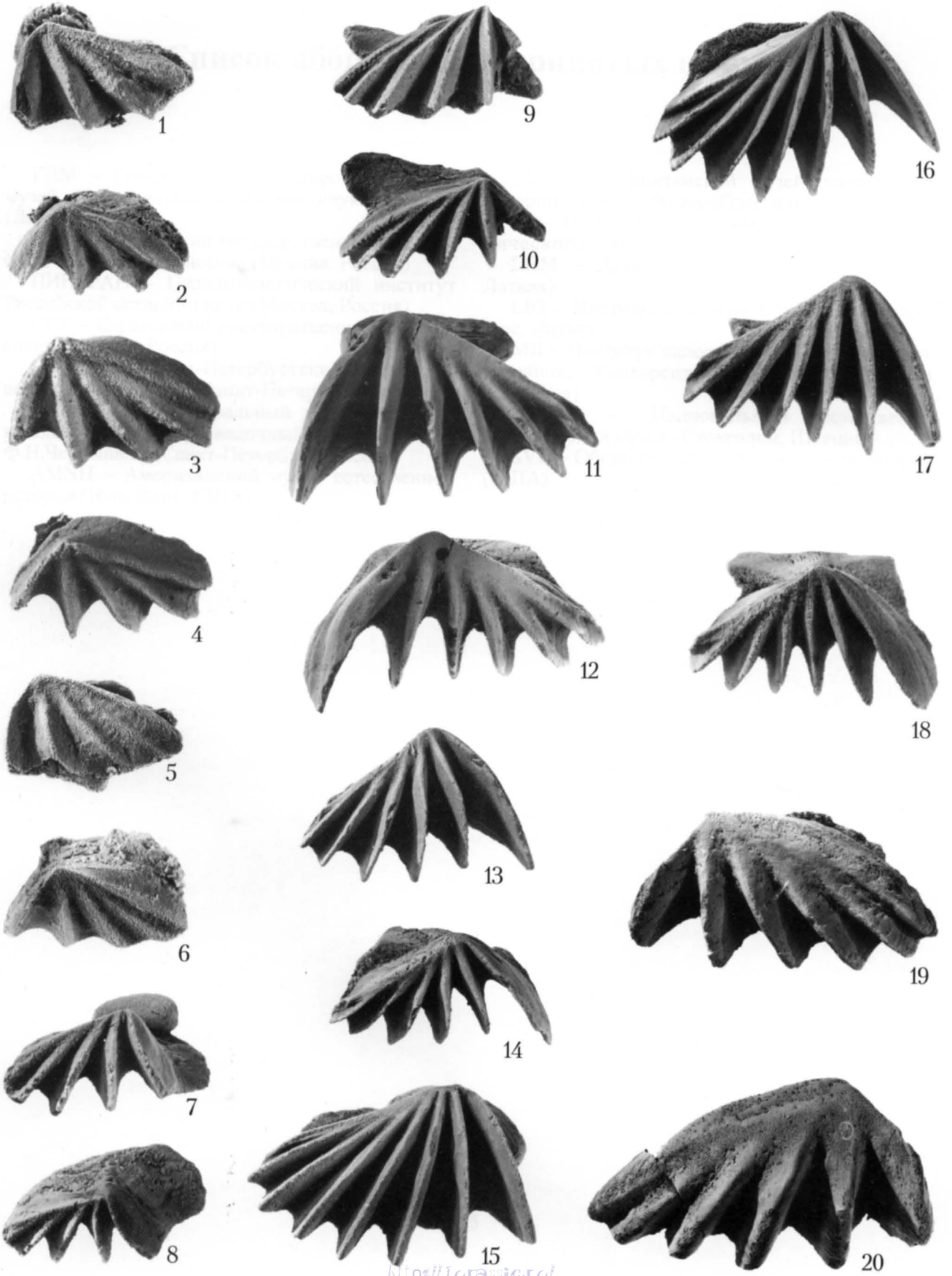
Фиг. 5–6. *Ceratodus donensis* Vorobyeva et Minich, 1968. 5 – паратип ПИН, № 1043/1002, птеригоидная зубная пластина сверху (x 3). 6 – она же наклонно (x 3). Местонахождение Донская Лука, правый бер. р. Дон, в Липовой балке, Иловлянский район Волгоградской области РФ; липовская свита гамского горизонта, яренский надгоризонт верхнеоленекского подъяруса; нижний триас.

Фиг. 7–10. *Ceratodus orenburgensis* Minich, 1977. 7 – голотип – ПИН, № 2430/507, прертикулярная зубная пластина сверху (x 2). 8 – она же наклонно (x 2). 9 – паратип ПИН, № 2430/510, птеригоидная зубная пластина. Местонахождение Донгуз-1

Фиг. 11–18. *Ceratodus multicristatus multicristatus* Vorobyeva, 1968. 11 – паратип ПИН, № 953/1027, преартикулярная зубная пластина сверху (x 2). 12 – она же наклонно (x 2). 13 – паратип ПИН, № 953/1035, преартикулярная зубная пластина сверху (x 2). 14 – она же наклонно (x 2). 15 – паратип ПИН, № 953/1003, птеригоидная зубная пластина сверху (x 2). 16 – она же наклонно (x 2). 17 – паратип ПИН, № 953/1029, птеригоидная зубная пластина сверху (x 2). 18 – она же наклонно (x 2). Местонахождение р. Федоровка (приток р. Вятки) у с. Окунево, Кировская область РФ; федоровский горизонт, яренский надгоризонт, оленекский ярус, нижний триас.

Фиг. 19–20. *Ceratodus recticristatus* Vorobyeva, 1968. 19 – паратип – ПИН, № 415/500, птеригоидная зубная пластина сверху (x 1,5). 20 – паратип ПИН, № 415/501, птеригоидная зубная пластина сверху (x 1,5). Местонахождение Колтаево-II, прав. бер. р. Юшатырь, в 2 км ниже с. Староколтаево, Куюргазинский район Башкортостана; донгузская свита, донгузский горизонт, средний триас.

Таблица VIII



Список аббревиатур, принятых в томе

ГПМ – Государственный природоведческий музей, Национальная академия наук Украины (Львов, Украина)

МГУ – Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова (Москва, Россия)

ПИН РАН – Палеонтологический институт Российской академии наук (Москва, Россия)

СГУ – Саратовский государственный университет (Саратов, Россия)

СПбГУ – Санкт-Петербургский государственный университет (Санкт-Петербург, Россия)

ЦНИГР М – Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей им. ак. Ф.Н.Чернышева (Санкт-Петербург, Россия)

AMNH – Американский музей естественной истории (Нью-Йорк, США)

BM(NH) – Британский музей естественной истории (Лондон, Великобритания)

GI – Институт геологии Таллинского технического Университета (Таллин, Эстония)

LDM – Латвийский музей природы (Рига, Латвия)

LIG – Институт геологии и географии (Вильнюс, Литва)

MB – Институт палеонтологии, Музей естествознания, Университет Гумбольдта (Берлин, Германия)

NHRM – Национальный естественно-исторический музей (Стокгольм, Швеция)

SVP – Общество палеонтологии позвоночных (США)

Алфавитный указатель родовых названий систематической части

A

Aestiaspis
Althaspis
Amaltheolepis
Amphiaspis
Amphoraspis
Andreyevichthys
Angaralepis
Angaraspis
Apalolepis
Aphataspis
Archegonaspis
Argyriaspis
Asiatoceratodus
Ateleaspis

B

Balticaspis
Belgicaspis
Benneviaspis
Boreania
Brachipteraspis

C

Canonia
Ceratodus
Chirodipterus
Citharaspis
Conchodus
Corvaspis
Cryptolepis
Ctenaspis

D

Dartmuthia
Diademaspis
Dipterus
Djurinaspis
Dnestraspis
Dobraspis
Dotaspis

E

Edaphaspis
Eglonaspis

Empedaspis
Europrotaspis
Eusthenopteron

F

Ferganoceratodus

G

Gabreyaspis
Gampsolepis
Ganorhynchus
Ganosteus
Geptolepis
Gerronaspis
Glyptolepis
Glyptopomus
Gnathorhiza
Goniporus
Greiserolepis
Griphognatus
Grossipterus
Gyroptychius

H

Hamodus
Hapilaspis
Helenolepis
Heraspis
Hibernaspis
Holodipterus
Holoptychius

I

Ichnomylax
Ilemoraspis
Irregulareaspis

J

Jarvikia
Jarvikina

K

Karelosteus
Katoporodus
Kureykaspis

L

Laccognathus
Lamprotolepis
Larnovaspis
Latvius
Lecaniaspis
Liliaspis
Litotaspis
Loganellia
Loricopteraspis

M

Medoevia
Megadonichthys
Megapomus
Megistolepis
Miguashaia
Mimetaspis
Mylopteraspis

N

Nikolivia

O

Obruchevia
Oeselaspis
Olbiaspis
Onychodus
Osteolepis
Orlovichthys

P

Palaedaphus
Panderichthys
Paraglyptolepis
Paraliliaspis
Paralogania
Parameteoraspis
Parapanderichthys
Parapteraspis
Parasagenodus
Pattenaspis
Pelaspis
Pelurgaspis
Peregrinia

Phlebolepis
Platycephalichthys
Podolaspis
Poraspis
Porolepis
Procephalaspis
Propycnoctenion
Prosarctaspis
Psammolepis
Psammosteus
Putoranaspis
Pycnoctenion
Pycnosteus

R

Rhinodipterus
Rhinopteraspis
Rhizodopsis

S

Saaremaaspis
Sandivia
Schizosteus

Septaspis
Seretaspis
Severaspis
Shielia
Shirolepis
Siberiaspis
Skamolepis
Steinaspis
Stensiopelta
Stroinolepis
Strunius

T

Tannuaspis
Tarachnomylax
Tareyaspis
Tartuosteus
Tauraspis
Tegaspis
Tesseraspis
Thelodus
Thursius
Thyestes

Thysanolepis
Timanaspis
Tolypelepis
Tremataspis
Turinia
Tuvaspis
Tuxeraspis

U

Ungulaspis

V

Valiukia
Ventalepis
Viluichthys

W

Weigeltaspis
Witaaspis

Z

Zascinaspis
Zychaspis

Summary

The volume "Agnathans and early fishes" contains descriptions of taxa, found in Palaeozoic and Mesozoic deposits of Russia and adjacent Countries – Azerbaijan, Kazakhstan, Kyrgyzstan, Latvia, Lithuania, Mongolia, Ukraine, Estonia. Agnathans are represented by thelodonts (Thelodonti), heterostracans (Heterostraci), and osteostracans (Osteostraci), fishes – by crossopterygians (Crossopterygii) and lungfishes (Dipnoi). The divisions of the volume corresponding to each named group are constructed according to definite scheme: morphological chapter, beginning by a brief general characteristics of a group; phylogenetic relationships; principles of systematics; and a chapter about problems, solved with the use of data on considered group. Each division is completed by systematic chapter, containing the diagnoses of examined taxa of all ranks, including the species ones. In some cases, according to accepted notions about the system of a group, diagnoses of subspecies are given (Dipnoi). Information about taxa, known in opened nomenclature, is also given. The material considered in the volume allows make up an idea about the actual level of the study of morphology in mentioned groups and about discussions concerning some interpretations, related mostly to prints and natural casts of soft organs (morphological chapters). An exoskeleton is examined in details, including its research with SEM (division "Osteostraci"). The special attention is spared to analysis of internal structure of some agnathans and reconstruction of the type of ontogeny on the base of morphology of adult specimens (divisions: Thelodonti, Heterostraci). These data are used as the most significant in the study of phylogenetic relationships between agnathan and gnathostome vertebrates, i. e. in the study of the problem of origin of gnathostomes (division "Heterostraci"). The modern methods of phylogenetic investigations in paleoichthyology are analyzed (divisions "Heterostraci", "Crossopterygii"). The actual state in study of the problem of the origin of terrestrial vertebrates – tetrapodes (division "Crossopterygii") is shown in many aspects. The information on hatching stages of Palaeozoic lungfishes is given on the base of the material from Central Russia (division "Dipnoi"). In a whole, the volume "Agnathans and early fishes" represents the reference book, constructed on a plan, characteristic for monographs. The reference book contains the versatile detailed information, corresponding to actual scientific conceptions about considered groups.

334 species of agnathans and fishes are described.

Agnatha

Brief characteristic

Morphological characteristic of the earliest primarily aquatic vertebrates representing the evolutionary

level preceding the formation of jaws as derivatives of the branchial arches is given.

Two classes: Diplorhina and Monorhina.

Class Diplorhina

The nasal sacs are paired (not enclosed in a common capsule). The nostrils are paired. It is noted that the absence of connection of the olfactory organ with the hypophysis throughout the ontogeny is an especially important character of diplorhins. A more detailed diagnosis is given.

Subclasses: Thelodonti and Heterostraci.

Subclass Thelodonti. Thelodonts

(Authors V. Karatajūtė-Talimaa, T. Märss)

The general characteristic of the group contains data on the morphology of thelodonts, time of their existence, findings of articulated specimens, environment (mainly near-shore belts of the sea), and habitat. The Himmiste locality (Estonia, S₂), where hundreds of articulated *Phlebolepis elegans* Pander specimens per one square metre of slabs have been found, serves as an example of taphonomy, indicating the life in shoals. The rostral, cephalo-pectoral, postpectoral, precaudal and pinnal scales have been established in the exoskeleton of thelodonts. The chapter "Morphology" (section "Exoskeleton") contains detailed analysis of the structure of the scales, depending on their age and position on the body, and analysis of features of their growth. Beside classical *Thelodus*- and *Katoprodus*-types, seven histological types of scales - *Sandivia*, *Loganellia*, *Shielia*, *Helenolepis navicularis*, *Turinia*, *Apalolepis* and *Canonia* are dealt with. Based on the material of *Lanarkia horrida* Traquair and *Turinia pagei* (Powrie), the internal structure of thelodonts, namely the location of nasal sacks, brain, semicircular canals, gill pouches, stomach and short conical intestine is given. Similarity between Thelodonti, Heterostraci and early Gnathostomata (Elasmobranchii) is emphasized on the basis of the presence of paired nasal sacks and tracts olfactorii. Phylogenetical relationships between thelodonts and heterostracans are treated in the corresponding chapter of the division "Heterostraci". In the chapter "Principles and Peculiarities of Systematics" the necessity of taking the topographical variability of scales and their ontogenetical changeability into consideration while identifying species of thelodonts is discussed. Characteristics of genera and higher taxa should be based on the histological features of scales. The significance of the composition of "morphological rows" or "morphological varieties" of scales in the identification of disarticulated material is explained. Morphotypes of scales have been established. In the "Systematic chapter" diagnoses of four

orders, seven families, 20 genera and 53 species are given.

Subclass Heterostraci. Heterostracans (Author L.I. Novitskaya)

Brief characteristics of heterostracans contains the description of their appearance, data on the geographical and stratigraphic range, and habitat (seas, coastal zones, lagoons, epicontinental seas, brackish waters, fresh waters, and rivers). The outer morphology of the shield (carapace) is analyzed as the hydrodynamic construction. The adaptations for swimming are considered, which, in vertebrates lacking fins (except for the caudal fin), involve the use of immobile projecting elements of the shield in its lateral and dorsomedial zones (the lateral rim of amphiaspids, cornual plates of pteraspids, ridges, and spines). These projecting elements provided to a certain degree the stability of motion and, in particular, stabilized its direction. The adaptations for feeding are also discussed. In the chapter "Morphology", the exoskeleton, internal structure, and type of ontogeny of the Heterostraci are analyzed. The section "Exoskeleton" provides detailed information on the superficial (sculpturing), reticular, cancellous, and basal layers. Examples of considerable topographical diversity in the superficial and cancellous layers (individual or intraspecific variations) are shown. Sometimes, the topographical variations of the superficial layer exceed the range of variations observed in other species and even in the taxa of higher rank. This is especially important for taxonomists and stratigraphers who deal with the fragmentary material. The data on the sensory system of the lateral line, which is represented in heterostracans by grooves and canals, occasionally, by both of them, are summarized. The similarity in the lateral line sensory system between cyathaspids, amphiaspids, and pteraspids is noticed. The transition from the sensory system of cyathaspids to the more complicated system of canals characteristic of pteraspids is reconstructed. It is shown that certain seismosensory canals (supraorbital, infraorbital, etc.) of cyathaspids are homologues for the canals of the embryos of extant sharks. The growth and regeneration of the plates of the shield are discussed. In the section «Internal Structure» the endoskeleton, olfactory apparatus, brain, cranial nerves, and visceral apparatus are reconstructed. The cartilaginous endocranium is a continuous capsule, where the ethmoidal, orbitotemporal, otic, and occipital divisions are tentatively recognized. The ethmoidal cartilage covered the paired nasal sacs, which placed on the anterior region of the head. The orbitotemporal division could attain a considerable length (sometimes up to a third of the endocranium length because of expansion of the postorbital or prepineal region in heterostracans that had the oral tube) (Amphiaspidiformes: *Empedaspis*, *Pelurgaspis*). The brain of heterostracans was composed of the following divisions: the myelencephalon, mesencephalon, diencephalon, and telencephalon. The metencephalon

was absent or, may be, it was developed very feebly in some heterostracans. The telencephalon had well-pronounced olfactory tracts (tracti, pedunculi olfactorii), which closely approached the paired nasal sacs. The presence of separate paired nasal sacs and olfactory tracts is a character of organization that is also typical of the early primarily aquatic gnathostomes (for example, Elasmobranchii). In general, the brain of the Heterostraci is similar in structural plan to the brain of sharks. The most significant distinctive feature of heterostracans is the absence of cerebellum, the structure that is well-developed in sharks. The reconstructions of the cranial nerves of heterostracans are shown and interpreted. The visceral system of heterostracans was represented by the branchial pouches separated by nondifferentiated branchial arches. The stable arrangement of the anterior branchial arches with reference to the semicircular canals (labyrinth) is shown. The branchial pouches had separate outer openings or, in the majority of known heterostracans, the system of branchial pouches had a common branchial opening on each side of the shield. The praespiracular gill openings (praespiracula), which were discovered in some heterostracans, performed the same function as the spiracula of extant fishes (Elasmobranchii, Bathoidei). The possible transition from the "entodermal" gill lamellae of Agnatha to the ectodermal gill characteristic of Gnathostomata is considered. In the section "Ontogeny", the ontogenetic patterns (types) of living cyclostomes (lampreys) and lower primarily aquatic gnathostomes (sharks) are briefly described. Comparative analysis of the olfactory organs and brain in adult lampreys, sharks, and heterostracans has shown the similarity of heterostracans to sharks. In both groups, the paired nasal sacs have the paired external openings (nostrils), the tracti olfactorii are present, and the connection between the olfactory apparatus and the hypophysis is absent. The major differences in the adult morphology of living sharks (Gnathostomata) and lampreys (Cyclostomata) are a result of essentially different ontogenetic patterns of these groups. It is emphasized that the morphology of adult sharks cannot be formed by ontogeny of the same type as in lampreys. It is also true, that it is impossible to develop the definitive (adult) morphology of lampreys through the ontogeny of the same type as in the shark. On this basis, the above similarity in the head structure of adult heterostracans and adult sharks is interpreted as a result of similarity in the fundamental ontogenetic patterns of these taxa. The ontogenetic pattern (type of ontogeny) is considered to be the leading criterion in the elaboration of the phylogenetic schemes at the level of high-rank taxa, in particular, in the study of the gnathostome origin. In the chapter «Phylogenetic Relationships», the close affinity between heterostracans and thelodonts is noted. They are similar in the histological composition of the exoskeleton, the structure of the seismosensory system, and, what is especially important, in the internal organization. The data concerning the internal structure indicate that the type of ontogeny of heterostracans has much in common with that of

thelodonts and the early gnathostomes. This provides the basis for the assignment of heterostracans and thelodonts to the direction of evolution that leads to gnathostomes, in the divergent development of vertebrates to the Gnathostomata and to the Cyclostomata. The hypothesis of E. Stensiö who proposed the close relationships between heterostracans and hagfishes was not corroborated by the study of factual material. In the same chapter the phylogenetic relationships among the orders of the Heterostraci are analyzed. The chapter «Principles of Systematics» contains a brief review of ideas concerning the taxonomic rank of Heterostraci. The characters used in the diagnoses of various taxa (orders, families, genera, and species) are considered. It is noticed that the taxonomic system of heterostracans displays certain instability because of the introduction of new characters and revision of the degree of stability of the characteristics that were previously considered to be stable. The chapter «Problems Solved with the Use of Data on the Heterostraci» gives the notion of the current state of the following problems: the origin of Gnathostomata; divergence of vertebrates, that is, the evolution in directions leading to the gnathostomes and to the cyclostomes; the reconstruction of transition from the morpho-evolutionary state of the Agnatha to the state of the Gnathostomata. The «Systematic Chapter» contains the diagnoses of the subclass Heterostraci, six orders, 26 families, 55 genera, and 106 species.

Class Monorhina

The nasal sacs are enclosed in a common unpaired capsule. The nasohypophysial opening ("nostril") is unpaired. It is noted that the presence of connection of the olfactory organ with the hypophysis is an especially important character of Monorhina. A more detailed diagnosis is given.

Subclasses: Osteostraci and Anaspida. Recent – Cyclostomi.

Subclass Osteostraci. Osteostracans (Author O.B. Afanassieva)

The present division contains the information about the construction, mode of life, evolutionary transformations, relationships, and systematic diversity of osteostracans, as well as about the input of the above mentioned group into addressing the various problems of paleontology, including the identification of micro-fragmental exoskeleton remains. In the chapter "Morphology" osteostracans are characterized as an extinct group of armoured agnathan vertebrates, having the particular system of organs on the dorsal side of the flat shield, and in the skeleton of which cellular bone tissue was presented. Two basic morpho-ecological types of osteostracans distinguished by the author [Afanassieva, 1991], i.e. *Tremataspis*-like and *Cephalaspis*-like, are described there. The first type is characterized by the long rounded cephalothoracic

shield without pectoral fins, and a relatively short trunk division, covered with thickened scales; while the second one is characterized by a shorter shield of triangular or semi-oval shape with well-developed lateral processes (cornua) and usually developed pectoral fins, as well as relatively long trunk division with narrow light scales. However, the morphological diversity of osteostracans is not limited to these distinctly pronounced adaptive types only, some forms have intermediate morpho-ecological character. The author considers the adaptations for swimming, and, first of all, the possible method of functioning of moving pectoral fins, the osteostracan unique morphological adaptation among other agnathans. The "Exoskeleton" section gives the detailed description of the external skeleton of osteostracans (first of all, of Tremataspidoidei suborder). Using the SEM technique for the thin exoskeleton examination allowed the author to include histological characteristics into diagnoses of taxa of various ranks. The location of the main lines of lateral line sensory system in the exoskeleton of osteostracans is described, as well. In the «Internal structure» section, it is emphasized that the presence of well-developed perichondral ossification of the endoskeleton in osteostracans, makes it possible to study osteostracan internal structure on the fossil material. The brain structure of osteostracans is described, with the observation of the presence of well-developed cerebellum. The comparative analysis of the schemes of arrangement of visceral archs, cranial nerves and major vessels of osteostracan oralbranchial apparatus, developed by Stensiö [1958] and Janvier [1981, 1985b] has been undertaken. The author points out significant contradictions in the interpretations and emphasizes that the problem of homologisation of visceral structures in early agnathans is still far from its solution. The chapter «Phylogeny and the Principles of Systematics» considers osteostracans as a monophyletic group with unified and highly peculiar structure that help to distinguish between them and the other groups of agnathans. A monophyly of osteostracans is also confirmed by the depth of parallelisms, leading to formation of similarly adapted forms in obviously different phyletic lines. The author assumes that acornuated osteostracans, singled out as a suborder Ateleaspidoidei, should be named the most primitive group of osteostracans, which could be seen as the closest one to basal osteostracans. However, along with the above mentioned osteostracans, the oldest osteostracans are the forms with already expressed features of different specialisations from deposits of Upper Wenlockian (Lower Silurian) of Estonia. The finding of such forms with various morphology in Silurian makes it plausible to assume that the basal group of osteostracans has existed at least in Ordovician. For osteostracans, it has been suggested to use for diagnoses of the taxa of various rank a relatively complete set of characteristics, both of external and internal morphology on various levels of generalization. Therefore, the relationships between the subgroups of osteostracans have been reconstructed on the basis not of individual (sometimes rarely preserved) details of structure, but on combina-

tions (complexes) of exo- and endoskeleton characters, giving relatively complete information of animal structure. Besides that, those complexes include histo-characteristics, reflecting the peculiarities of exoskeleton microstructure of specific forms. It allows one to compare and identify fossil fragments of different sizes. The chapter «Problems Related to Osteostraci Studies» analyzes the problems related to the identification of microfragmental exoskeleton remains of early agnathans and fishes. It has been noted that Silurian osteostracans, represented mostly by tremataspid forms (suborder Tremataspidoidei), are characterized by significant and, in the meanwhile, species-dependent variety in exoskeleton structure. After studying with the SEM the thin structure of isolated remains of osteostracan exoskeleton from the Silurian deposits of Severnaya Zemlya archipelago, the author identified and thoroughly described microfragmental remains of several species of tremataspid osteostracans. Besides that, the new genus of osteostracans *Septaspis* with the type species *S. pectinata* has been established and described by the isolated remain of exoskeleton. Therefore, the study of the thin structure of exoskeleton, using both micro- and macromaterial allowed, for the first time, to establish a new taxon by isolated fragment of external skeleton within this group of agnathans.

The «Systematic chapter» contains the diagnoses of the subclass, 4 orders, 6 suborders, 11 families, 5 sub-families, 31 genera, and 43 species of osteostracans from Silurian and Devonian deposits of Russia, Ukraine, Estonia, and Latvia.

Gnathostomata

Brief characteristic

The characteristic of vertebrates, which represent the higher morphoevolutionary level (compared to Agnatha) is given. The diagnosis is mainly composed of the characters that allow for the comparison of the Gnathostomata (lower gnathostomes – Pisces generally) with Agnatha.

Superclasses: Pisces and Tetrapoda.

Superclass Pisces

A brief diagnosis of Fishes, which present the earliest primarily aquatic gnathostomes emerging in vertebrate evolution, is given.

Classes: extinct – Placodermi and Acanthodei; extant – Chondrichthyes, Sarcopterygii and Actinopterygii.

Class Sarcopterygii

This class is characterized by the following features: well ossified braincase in a single or two blocks; presence of the lobes in paired and sometimes unpaired fins; a single basal skeleton element in pectoral fins;

presence of the cosmine cover (earliest formes); the choana appearance.

Two subclasses: Crossopterygii and Dipnoi.

Subclass Crossopterygii. Crossopterygians (Author E.I. Vorobyeva)

Brief description. Crossopterygians were primarily predatory fishes with strong teeth system and well developed sensory system. The most characteristic features of these fishes are the presence of more or less developed lobes in the fins and division of the neurocranium into two portions: an ethmo-sphenoid and otico-occipital blocks. Based on these features two superorders, Rhipidistia and Actinistia, are included in the subclass Crossopterygii, but the real relationship of these two groups still remains unclear. Rhipidistians existed in continental and sea aquatorias from the Lower Devonian to the Lower Permian. Actinistians, or coelacants, are known from the Middle Devonian to the present days. A single recent coelacanth genus *Latimeria* is found near Madagascar and Indonesia. In this reference book, crossopterygians from the Palaeozoic localities of the Russia, Latvia, Lithuania, Estonia, and Kazakhstan are described. Morphological chapter has some sections: exoskeletal skull; neurocranium; girdles and axial skeleton; dermal covers and sensory system. In these sections the character features and their evolutionary transformations in different phylogenetical lines are described. Attention is paid to the composition and proportions of the anterior and posterior dermal shields in the skull roof, cheek plate, opercular and gular regions; to structures of the lower jaws and teeth microstructure; to articulations between the neurocranial blocks and between palatoquadrate complex and braincase (skull kinesis), to presence of a choana. Structural diversities of the submandibular region, of the pectoral girdle and fin skeleton, vertebral column are analyzed. The presence of unpaired basal skeletal element in the pectoral fin (stylopodium) is considered as apomorphic feature of sarcopterygians. The parallel and mosaic characters of the skull, postcranial skeleton, dermal covers and other structures in the crossopterygian evolution are demonstrated. Some principle differences in the morphology between rhipidistians and actinistians are shown. In the chapter "Phylogenetical Interrelations", the common initial features between crossopterygians, dipnoans and actinopterygians are discussed. *Panderichthys* as a sister group of tetrapods is considered. The different views on the block-construction of braincase in context of crossopterygian phylogenetical position are discussed. The idea of morphogenetic community between sarcopterygians is supported. Some molecular data, which are in agreement with this idea, are considered. The formal computer analysis of these data from position of transformed cladistic is criticized. In the chapter "The Principle of Systematics" some characters of recent cladistic (horizontal principle of classification, difficulties of synapomorphy search, ignoring of the

plesiomorphic features, parallelisms, time and tempo of evolution) are criticized. The methodological approaches to phylogeny and systematic principles by E. Jarvik and I.I. Schmalhausen and V. Hennig are developed. The system by L.S. Berg and its modification in the "Fundamentals of Palaeontology", Moscow, 1964 (in Russian) and "Palaeozoic fishes" by J.A. Moy-Thomas and R.S. Miles, (1971) are used in this division. Six orders: Osteolepiformes, Panderichthyiformes, Rhizodontiformes, Porolepiformes, Onychodontiformes and new order Lamprolepiformes are included in the superorder Rhipidistia. In the chapter about the problems connected with crossopterygian study three directions are discussed: 1. The regional and interregional correlations; 2. The evolutionary-morphological transformations among crossopterygians and relationships between rhipidistians and actinistians; 3. The problem of tetrapod origin, which is analysed from historical position. The main role of the paedomorphic phenomena in the structural transformation from fishes to tetrapods is validated. The idea about primary water radiation of the tetrapods during Palaeozoic time is declared. The first excursions on the land probably are connected with reproduction. In "Systematic chapter" the diagnoses of class Sarcopterygii Romer, 1955; subclass Crossopterygii Romer, 1955; superordes Rhipidistia, Actinistia, six orders, nine families, seven subfamilies, 35 genera and 62 species from the territory of the Main and Central Devonian Fields, from the Devonian - Carboniferous of Siberian platform, of Middle Asia and Altai are given.

Subclass Dipnoi. Dipnoans (Author N.I. Krupina)

The division contains information about morphology, individual and evolutionary transformations in the history of dipnoans, their mode of life, systematic diversity, and relationships. In the chapter "Morphology" there is considered the construction of skull, including endocranium, skull roof, mandible, vomer, pterygoïdes, parasphenoid, pterygoidal and prearticular tooth plates, basihiial- basibranchial complexis, construction of internal shoulder girdle, of axial skeleton, of fins, of scale cover, and changes which took place in this structures during the process of evolution of the group. On unique mass material, including remains of the earliest stages of the individual growth, the ontogeny of *Andreyevichthys epitomus*, a Late Devonian species of dipnoans from Central Russia, is reconstructed. It is shown that the most significant changes took place in the process of development of tooth system and the whole anterior region of the skull, in construction of parasphenoid, of mandible and of structures of shoulder girdle. In result of research of the tooth system elements of the earliest ontogenetic stages there are discovered unknown earlier in Devonian forms complicatedly organized hatchling tooth elements, including rostral (praemaxillary), vomerine and labial (dental) tooth plates, which disappeared on later stages. There is

done the reconstruction of tooth system of hatchling of Devonian dipnoan. Comparative research on forming of tooth apparatus in Palaeozoic (*Andreyevichthys epitomus*) and modern (*Neoceratodus forsteri*) dipnoans showed, that tooth system of hatchling of Palaeozoic dipnoans had more complex organisation. Evolutionary transformations in hatchling tooth system construction went in a way of its simplification. *Andreyevichthys* skull to achieving of the definitive stage elongated, the ethmoidal region and the anterior part of mandible became cartilagenous, multiple typically hatchling tooth elements and marginal dentition disappeared, only prearticular and pterigoid tooth plates were kept. Significant changes in a process of growth took place in structures of shoulder girdle. This expressed in complication of its construction, in change of form and comparative enlargement of every from constituting it bones. In the chapters "Phylogenetic Relationships" and "Principles of Systematics" Dipnoi draw together to Rhipidistii as groups related by the common origin, and in a rank of subclasses, are united in a class Sarcopterygii. Subclass Dipnoi divides on two orders Diabolepiformes and Dipnoiformes. Determination of the interrelationships in dipnoans is based on tooth system and basal characters of skull construction, such as skull roof, ethmoid region, palatoquadrate articulation, mandible construction. Three basal phyletic lines of dipnoan, which have principally different types of tooth system construction are known already in the earliest stage of evolution of the group, in Early Devonian. There are *Uranolophus*, *Tarachomyx* and *Speonesydrion*. Dipnoans with tooth system in a view of combination of massive unspecialized tuberosities of dentine on pterigoids and prearticular bones, which recovered during the whole life, and of shagrene of miniature denticles, placed around these tuberosities, are considered as the primitive (line *Speonesydrion*). Dipnoans with tooth apparatus in a view of shagrene of shed denticles (line *Uranolophus*) is the specialized branch, which may be derived from forms, closed to *Speonesydrion*. All dipnoans with tooth plates of Dipterus-type apparently derives from line *Tarachomyx*. *Diabolepis* is considered as the lateral branch of line *Tarachomyx*. In the chapter "Problems Decision of which is Related with Study of Dipnoi" the unique adaptations, which were developing during evolutionary history in some branches of the group are considered. Among them are: achieving of lung breathing and related with this reconstructions in visceral apparatus, adaptation to existence in the temporary drying up basins, significant transformation of appearance, directed to achieving of an eel-like body, and others. Altogether these alterations to dipnoans to pass a long way of evolution, more than 360 mln of years, and to survive till the modern time. In the systematic chapter there are done diagnoses of 2 orders, 7 suborders, 10 families, 5 subfamilies, 19 genera, 43 species and 5 subspecies of dipnoans, described from the Palaeozoic and Mesozoic deposits of Russia, as well as of Azerbaijan, Kyrgyzstan, Latvia, Mongolia, Ukraine, Estonia.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	7
Agnatha. Бесчелюстные	10
Краткая характеристика (Л.И. Новицкая)	10
Класс Diplorhina. Парноноздревые	11
Краткая характеристика (Л.И. Новицкая)	11
Подкласс Thelodonti. Телодонты (В.Н. Каратаюте-Талимаа, Т. Мярсс)	12
Морфология	12
Филогенетические связи	18
Принципы и особенности систематики	19
Проблемы, решение которых связано с изучением Thelodonti	19
Систематическая часть	20
Подкласс Thelodonti	20
Отряд Sandiviiiformes	20
Семейство Sandiviidae Karatajütè-Talimaa et Märss, fam. nov.	21
Род <i>Sandivia</i> Karatajütè-Talimaa, 1997	21
<i>S. melnikovi</i> Karatajütè-Talimaa, 1997	21
<i>S. angusta</i> Karatajütè-Talimaa, 1997	21
Семейство Stroinolepididae Karatajütè-Talimaa et Märss, fam. nov.	22
Род <i>Stroinolepis</i> Märss et Karatajütè-Talimaa, 2002	22
<i>S. maenniki</i> Märss et Karatajütè-Talimaa, 2002	22
Семейство Angaralepididae Karatajütè-Talimaa et Märss, fam. nov.	22
Род <i>Angaralepis</i> Karatajütè-Talimaa, 1997	22
<i>A. moskalenkoae</i> (Karatajütè-Talimaa, 1978)	22
Отряд Loganelliiformes	23
Семейство Loganelliidae Karatajütè-Talimaa, 1997	23
Род <i>Loganellia</i> Turner, 1991	23
<i>L. scotica</i> (Traquair, 1898)	24
<i>L. matura</i> Märss et Karatajütè-Talimaa, 2002	24
<i>L. sibirica</i> (Karatajütè-Talimaa, 1978)	25
<i>L. asiatica</i> (Karatajütè-Talimaa, 1978)	26
<i>L. tuvaensis</i> (Karatajütè-Talimaa, 1978)	26
<i>L. incompta</i> (Karatajütè-Talimaa, 1990)	26
<i>L. einari</i> Märss, 1996	27
<i>L. grossi</i> Fredholm, 1990	27
<i>L. cuneata</i> (Gross, 1947)	28
<i>L. ? kadvoiensis</i> (Karatajütè-Talimaa, 1978)	28
Отряд Shieliiformes	29
Семейство Shieliidae Märss, Wilson et Thorsteinsson, 2002	29
Род <i>Shielia</i> Märss, 1998	29
<i>S. taiti</i> (Stetson, 1931)	30
<i>S. multispinata</i> Märss et Karatajütè-Talimaa, 2002	30
Род <i>Valiukia</i> Karatajütè-Talimaa et Märss, 2002	30
<i>V. flabellata</i> Karatajütè-Talimaa et Märss, 2002	31
Род <i>Paralogania</i> Karatajütè-Talimaa, 1997	31
<i>P. kummerowi</i> (Gross, 1967)	32

<i>P. martinssoni</i> (Gross, 1967).....	32
<i>Paralogania</i> ex gr. <i>P. martinssoni</i> (Gross, 1967).....	33
<i>P. ludlowiensis</i> (Gross, 1967).....	33
<i>P. borealis</i> (Karatajütë-Talimaa, 1978).....	34
<i>P. menneri</i> Karatajütë-Talimaa et Märss, 2002.....	34
<i>P. consimilis</i> Märss et Karatajütë-Talimaa, 2002.....	35
<i>P. klubovi</i> Märss et Karatajütë-Talimaa, 2002.....	35
<i>P. kachanovi</i> Karatajütë-Talimaa et Märss, 2002.....	35
<i>P. wilsoni</i> Karatajütë-Talimaa et Märss, 2002.....	36
Отряд Phlebolepidiformes.....	36
Семейство Phlebolepididae Berg, 1940.....	36
Род <i>Phlebolepis</i> Pander, 1856.....	37
<i>Phl. elegans</i> Pander, 185637.....	37
<i>Phl. ornata</i> Märss, 1986.....	38
Род <i>Helenolepis</i> Karatajütë-Talimaa, 1978.....	38
<i>H. obruchevi</i> Karatajütë-Talimaa, 1978.....	39
<i>H. multicostata</i> Karatajütë-Talimaa, 1978.....	39
<i>H. navicularis</i> Karatajütë-Talimaa, 1978.....	40
Семейство Katoporodidae Karatajütë-Talimaa, 1970.....	41
Род <i>Katoporodus</i> Turner et Peel, 1986.....	41
<i>K. tricavus</i> (Gross, 1967).....	41
<i>K. timanicus</i> (Karatajütë-Talimaa, 1967).....	42
<i>K. lithuanicus</i> (Karatajütë-Talimaa, 1967).....	42
Род <i>Goniporus</i> Gross, 1967.....	43
<i>G. alatus</i> (Gross, 1947).....	44
Отряд Thelodontiformes.....	44
Семейство Coelolepididae Pander, 1856.....	44
Род <i>Theلودus</i> Agassiz, 1838.....	44
<i>Th. parvidens</i> Agassiz, 1839.....	45
<i>Th. laevis</i> (Pander, 1856).....	46
<i>Theلودus</i> ex gr. <i>Th. laevis</i> (Pander, 1856).....	47
<i>Th. carinatus</i> (Pander, 1856).....	48
<i>Th. marginatus</i> Karatajütë-Talimaa, 1978.....	48
<i>Th. sculptilis</i> Gross, 1967.....	48
<i>Th. admirabilis</i> Märss, 1982.....	49
<i>Th. traquairi</i> Gross, 1967.....	49
<i>Th. trilobatus</i> (Hoppe, 1931).....	50
<i>Th. calvus</i> Märss et Karatajütë-Talimaa, 2002.....	50
<i>Th. visvaldi</i> Karatajütë-Talimaa et Märss, 2002.....	51
<i>Th. matukhini</i> Karatajütë-Talimaa et Märss, 2002.....	51
Семейство Turiniidae Obruchev, 1964.....	52
Род <i>Turinia</i> Traquair, 1896.....	52
<i>T. pagei</i> (Powrie, 1870).....	52
<i>T. polita</i> Karatajütë-Talimaa, 1978.....	53
<i>T. composita</i> Karatajütë-Talimaa, 2002.....	54
Род <i>Boreania</i> Karatajütë-Talimaa, 1985.....	54
<i>B. minima</i> Karatajütë-Talimaa, 1985.....	54
Семейство Nikoliviidae Karatajütë-Talimaa, 1978.....	54
Род <i>Nikolivia</i> Karatajütë-Talimaa, 1978.....	55
<i>N. oervigi</i> (Karatajütë-Talimaa, 1967).....	55
<i>N. gutta</i> Karatajütë-Talimaa, 1978.....	56
<i>N. elongata</i> Karatajütë-Talimaa, 1978.....	56
<i>N. balabayi</i> Karatajütë-Talimaa, 1978.....	57
<i>N. aligera</i> Karatajütë-Talimaa, 2002.....	58
Род <i>Gampsolepis</i> Karatajütë-Talimaa, 1978.....	58

<i>G. insueta</i> Karatajūtė-Talimaa, 1978	58
Род <i>Amaltheolepis</i> Ørvig, 1969	59
<i>A. bystrovi</i> Karatajūtė-Talimaa, 1978	59
<i>A. baltica</i> Karatajūtė-Talimaa, 1978.....	60
Семейство Apalolepididae Turner, 1976	60
Род <i>Apalolepis</i> Karatajūtė-Talimaa, 1967.....	61
<i>A. obruchevi</i> Karatajūtė-Talimaa, 1967.....	61
<i>A. brotzeni</i> Karatajūtė-Talimaa, 1978.....	62
Род <i>Skamolepis</i> Karatajūtė-Talimaa, 1978.....	62
<i>S. fragilis</i> Karatajūtė-Talimaa, 1978.....	62
Отряд Furcascudiformes	63
Семейство Furcascudidae Wilson et Caldwell, 1998.....	63
Incerti ordinis	63
Род <i>Canonis</i> Vieth, 1980.....	63
<i>Canonis</i> sp.....	64
Литература	65
Условные обозначения к разделу Thelodonti	68
Подкласс Heterostraci. Гетеростраки (Л.И. Новицкая)	69
Морфология	69
Филогенетические связи	94
Принципы систематики.....	97
Проблемы, решение которых связано с изучением Heterostraci.....	98
Систематическая часть	100
Подкласс Heterostraci	100
Отряд Cyathaspidiformes	100
Семейство Cyathaspididae Kiaer, 1932	101
Род <i>Archegonaspis</i> Jackel, 1927.....	101
<i>A. bimar</i> Novitskaya, 1970.....	102
Род <i>Seretaspis</i> Stensiö, 1958	102
<i>S. zychi</i> Stensiö, 1958	102
Род <i>Steinaspis</i> Obruchev, 1964.....	102
<i>S. miroshnikovi</i> Obruchev, 1964.....	103
Семейство Tolypelepididae Kiaer, 1932	103
Род <i>Tolypelepis</i> Pander, 1856.....	103
<i>T. undulata</i> Pander, 1856.....	103
Семейство Irregularaspididae Denison, 1964	104
Род <i>Irregularaspis</i> Zych, 1931.....	105
<i>I. stensioei</i> Zych, 1931	105
<i>I. seretensis</i> Novitskaya, 1983	105
<i>I. skalskiensis</i> Novitskaya, 1983	106
Семейство Poraspididae Kiaer, 1932	106
Род <i>Poraspis</i> Kiaer, 1930	106
<i>P. sturi</i> (Alth, 1874).....	106
<i>P. pompeckji</i> (Brotzen, 1933).....	107
<i>P. simplex</i> (Brotzen, 1933)	108
<i>P. siemiradzki</i> (Zych, 1931).....	109
<i>Poraspis</i> sp.	109
Семейство Anglaspidae Kiaer, 1932	109
Род <i>Liliaspis</i> Novitskaya, 1972.....	110
<i>L. philippovae</i> Novitskaya, 1972	110
Род <i>Paraliliaspis</i> Novitskaya et Karatajūtė-Talimaa, 1994	111
<i>P. egregia</i> Novitskaya et Karatajūtė-Talimaa, 1994.....	111
<i>Anglaspis</i> sp.....	113
Семейство Ctenaspididae Kiaer, 1930	113

Род <i>Ctenaspis</i> Kiaer, 1930.....	113
<i>C. kiaeri</i> Zych, 1931	113
Отряд Amphiaspidiformes	114
Подотряд Amphiaspidoidei	115
Семейство Gabreyaspididae Novitskaya, 1968	115
Род <i>Prosarctaspis</i> Novitskaya, 1968	115
<i>P. taimyrica</i> Novitskaya, 1968	115
Род <i>Gabreyaspis</i> Novitskaya, 1968	116
<i>G. tarda</i> Novitskaya, 1968.....	117
Род <i>Pelaspis</i> Novitskaya, 1971	118
<i>P. teres</i> Novitskaya, 1971	118
Род <i>Tareyaspis</i> Novitskaya, 1968	119
<i>T. venusta</i> Novitskaya, 1968.....	119
Семейство Amphiaspididae Obruchev, 1939	120
Род <i>Amphiaspis</i> Obruchev, 1939	120
<i>A. argos</i> Obruchev, 1939	120
Род <i>Amphoraspis</i> Novitskaya et Karatajüte-Talimaa, 1989	120
<i>A. stellata</i> Novitskaya et Karatajüte-Talimaa, 1989	121
Семейство Olbiaspididae Obruchev, 1964	121
Род <i>Kureykaspidis</i> Novitskaya, 1968	122
<i>K. salebroza</i> Novitskaya, 1968	122
Род <i>Olbiaspis</i> Obruchev, 1964.....	122
<i>O. coalescens</i> Obruchev, 1964	123
<i>O. latissima</i> Novitskaya, 1986	124
Род <i>Angaraspis</i> Obruchev, 1964.....	125
<i>A. urvantzevi</i> Obruchev, 1964	125
Семейство Edaphaspididae Novitskaya, 1968	126
Род <i>Edaphaspis</i> Novitskaya, 1968	127
<i>E. bystrowi</i> Novitskaya, 1968	127
Подотряд Hibernaspidoidei	127
Семейство Eglonaspidae Tarlo, 1962	128
Род <i>Gerronaspis</i> Novitskaya, 1971.....	128
<i>G. dentata</i> (Obruchev, 1964).....	128
Род <i>Lecaniaspidis</i> Novitskaya, 1971.....	129
<i>L. lata</i> Novitskaya, 1971.....	130
Род <i>Eglonaspis</i> Obruchev, 1959	131
<i>E. rostrata</i> Obruchev, 1959	131
Род <i>Empedaspis</i> Novitskaya, 1971	132
<i>E. inermis</i> Novitskaya, 1971	132
Род <i>Pelurgaspis</i> Obruchev, 1964.....	133
<i>P. macrorhyncha</i> Obruchev, 1964.....	134
Семейство Hibernaspidae Obruchev, 1939	134
Род <i>Hibernaspis</i> Obruchev, 1939	135
<i>H. macrolepis</i> Obruchev, 1939.....	135
<i>H. tenuicristata</i> Novitskaya, 1986	136
Семейство Aphaspididae Novitskaya, 1971	136
Род <i>Aphaspidis</i> Obruchev, 1964	136
<i>A. kiaeri</i> Obruchev, 1964.....	136
Род <i>Putoranaspis</i> Obruchev, 1964.....	137
<i>P. prima</i> Obruchev, 1964.....	137
Подотряд Siberiaspidoidei	138
Семейство Siberiaspididae Novitskaya, 1968	138
Род <i>Siberiaspidis</i> Obruchev, 1964	138
<i>S. plana</i> Obruchev, 1964	139
Род <i>Argyriaspis</i> Novitskaya, 1971	140

<i>A. tcherkesovae</i> Novitskaya, 1971	140
Семейство Tuxeraspididae Novitskaya, 1971	141
Род <i>Tuxeraspis</i> Novitskaya, 1971	141
<i>T. varicostata</i> Novitskaya, 1971	141
Род <i>Litotaspis</i> Novitskaya, 1971	142
<i>L. septentrionalis</i> Novitskaya, 1971	142
Род <i>Dotaspis</i> Novitskaya et Herman, 1983	142
<i>D. antiqua</i> Novitskaya et Herman, 1983	142
Отряд Pteraspidoformes	143
Подотряд Pteraspidoidei	144
Семейство Podolaspidae Novitskaya, 1983	144
Род <i>Podolaspis</i> Zych, 1931	144
<i>P. lerichei</i> (Zych, 1927)	145
<i>P. podolica</i> (Alth, 1874)	146
<i>P. zychi</i> (Brotzen, 1933)	147
<i>P. gracilis</i> (Stensiö, 1958)	148
Род <i>Dnestraspis</i> Novitskaya, 1983	149
<i>D. firma</i> Novitskaya, 1983	149
Род <i>Mylopteraspis</i> Stensiö, 1958	149
<i>M. robusta</i> Stensiö, 1958	150
<i>M. gracilis</i> Stensiö, 1958	150
Род <i>Parapteraspis</i> Stensiö, 1958	151
<i>P. plana</i> Stensiö, 1958	152
<i>P. lata</i> (Stensiö, 1958)	152
Семейство Larnovaspidae Halstead	153
Род <i>Larnovaspis</i> Blicek, 1984	153
<i>L. kneri</i> (Lankester, 1868)	154
<i>L. major</i> (Zych, 1927)	155
<i>L. iwaniensis</i> (Brotzen, 1933)	156
<i>L. depressa</i> (Stensiö, 1958)	157
<i>L. ? brotzeni</i> (Stensiö, 1958)	157
<i>L. cf. L. goujeti</i> (Blicek, 1982)	157
Род <i>Belgicaspis</i> Zych, 1931	157
<i>B. crouchi</i> (Lankester, 1868)	158
Род <i>Djurinaspis</i> Novitskaya, 1983	158
<i>D. prima</i> Novitskaya, 1983	159
Род <i>Brachipteraspis</i> Brotzen, 1936	159
<i>B. latissima</i> (Zych, 1927)	160
Род <i>Zascinaspis</i> Stensiö, 1958	160
<i>Z. heintzi</i> (Brotzen, 1936)	161
<i>Z. bryanti</i> (Brotzen, 1936)	162
Семейство Rhinopteraspidae Novitskaya, 1983	163
Род <i>Althaspis</i> Zych, 1931	163
<i>A. elongata</i> (Zych, 1927)	164
<i>A. longirostra</i> (Zych, 1927)	166
<i>A. sapovens</i> Novitskaya, 1986	166
<i>A. kujdanowiensis</i> (Stensiö, 1958)	167
Ошибочные определения	168
? <i>Rhinopteraspis</i> sp.	168
Семейство Protaspidae Bryant, 1933	168
Род <i>Europrotaspis</i> White, 1961	168
<i>E. arnelli</i> (Brotzen, 1936)	169
Pteraspidoformes incertae familiae	169
Род <i>Loricopteraspis</i> Tarlo, 1961	169
<i>L. althi</i> (Stensiö, 1958)	170

Pteraspidiformes indet. 1.....	170
? Pteraspidiformes indet. 2.....	170
Отряд Psammosteiformes	170
Семейство Pycnosteidae Tarlo, 1962	171
Род <i>Schizosteus</i> Obruchev, 1940.....	171
<i>Sch. heterolepis</i> (Preobrazhensky, 1911).....	172
<i>Sch. splendens</i> (Eichwald, 1844).....	172
<i>Sch. striatus</i> (Gross, 1933)	173
<i>Sch. asatkini</i> Obruchev, 1940.....	174
Род <i>Tartuosteus</i> Obruchev, 1961	174
<i>T. giganteus</i> (Gross, 1933)	175
<i>T. maximus</i> Mark-Kurik, 1965.....	176
<i>T.(?) luhai</i> Mark-Kurik, 1965.....	177
<i>T.(?) ornatus</i> (Rohon, 1899).....	177
Род <i>Pycnosteus</i> Preobrazhensky, 1911	177
<i>P. palaeformis</i> Preobrazhensky, 1911	178
<i>P. pauli</i> Mark, 1956.....	179
<i>P. tuberculatus</i> (Rohon, 1901).....	179
Род <i>Ganosteus</i> Rohon, 1901	180
<i>G. artus</i> Mark-Kurik, 1965	181
<i>G. stellatus</i> Rohon, 1901	181
Семейство Psammolepididae Tarlo, 1962	182
Род <i>Psammolepis</i> Agassiz, 1845.....	182
<i>Ps. toriensis</i> (Mark-Kurik, 1965).....	183
<i>Ps. proia</i> Mark-Kurik, 1965	183
<i>Ps. abavica</i> Mark-Kurik, 1965	183
<i>Ps. paradoxa</i> (Agassiz, 1844).....	183
<i>Ps. alata</i> Mark-Kurik, 1965.....	185
<i>Ps. heteraster</i> Gross, 1930.....	185
<i>Ps. venyukovi</i> Obruchev, 1965.....	186
<i>Ps. undulata</i> (Agassiz, 1845).....	187
<i>Psammolepis</i> sp. 1	187
<i>Psammolepis</i> sp. 2	188
<i>Psammolepis</i> (?) sp.....	188
Семейство Psammosteidae Traquair, 1896	188
Род <i>Psammosteus</i> Agassiz, 1844	189
<i>P. bergi</i> (Obruchev, 1943)	189
<i>P. praecursor</i> Obruchev, 1947	190
<i>P. maeandrinus</i> Agassiz, 1844	190
<i>P. levis</i> Obruchev, 1965.....	191
<i>P. livonicus</i> Obruchev, 1965.....	191
<i>P. cuneatus</i> Obruchev, 1965.....	191
<i>P. bystrowi</i> Obruchev, 1965	192
<i>P. asper</i> Obruchev, 1965	192
<i>P. pectinatus</i> Obruchev, 1965.....	192
<i>P. tchernovi</i> Obruchev, 1965	192
<i>P. megalopteryx</i> (Trautschold, 1880) Gross, 1933	193
<i>P. falcatus</i> Gross, 1942.....	194
<i>P. tenuis</i> Obruchev, 1965.....	194
<i>Psammosteus</i> cf. <i>P. maeandrinus</i> Agassiz, 1844.....	195
<i>Psammosteus</i> cf. <i>P. praecursor</i> Obruchev, 1947.....	195
<i>Psammosteus</i> sp.	195
Род <i>Karelosteus</i> Obruchev, 1933	195
<i>K. weberi</i> Obruchev, 1933	195
Семейство Obrucheviidae Tarlo, 1964	195

Род <i>Obruchevia</i> Whitley, 1940.....	195
<i>O. heckeri</i> (Obruchev, 1936)	196
Отряд Tesseraspidiformes	196
Семейство Tesseraspidae Berg, 1940	196
Род <i>Tesseraspis</i> Wills, 1935	196
<i>T. orvigi</i> Tarlo, 1964.....	197
<i>T. talimaae</i> Tarlo, 1965	197
Отряд Corvaspidiformes	197
Семейство Corvaspididae Dineley, 1953	197
Род <i>Corvaspis</i> Woodward, 1934.....	197
<i>C. kingi</i> Woodward, 1934.....	198
<i>C. karatajuteae</i> Tarlo, 1965.....	198
Incerti ordinis	198
Семейство Weigeltaspidae Brotzen, 1933	198
Род <i>Weigeltaspis</i> Brotzen, 1933.....	199
<i>W. alta</i> Brotzen, 1933	199
<i>W. brotzeni</i> Tarlo, 1964	199
Литература	200
Класс Monorhina. Непарноноздревые	209
Краткая характеристика (Л.И. Новицкая)	209
Подкласс Osteostraci. Остеостраки (О.Б. Афанасьева)	210
Морфология	210
Филогения и принципы систематики	218
Проблемы, решение которых связано с изучением Osteostraci	223
Систематическая часть	224
Подкласс Osteostraci	224
Отряд Ateleaspidiformes	225
Подотряд Ateleaspidoidei	225
Семейство Ateleaspidae Traquair, 1899.....	225
Род <i>Ateleaspis</i> Traquair, 1899	225
<i>Ateleaspis</i> sp.	225
Отряд Tremataspidiformes	226
Подотряд Tremataspidoidei	226
Семейство Tremataspidae Woodward, 1891	226
Подсемейство Tremataspinae Woodward, 1891	227
Род <i>Tremataspis</i> Schmidt, 1866.....	227
<i>T. schmidti</i> Rohon, 1892	227
<i>T. milleri</i> Patten, 1931	228
<i>T. mammillata</i> Patten, 1931	228
<i>T. rohani</i> Robertson, 1938	228
<i>T. obruchevi</i> Afanassieva et Karatajüte-Talimaa, 1998	229
<i>Tremataspis</i> sp.	229
Подсемейство Dartmuthiinae Robertson, 1935	229
Род <i>Dartmuthia</i> Patten, 1931	229
<i>D. gemmifera</i> Patten, 1931	230
Род <i>Saaremaaspis</i> Robertson, 1938.....	230
<i>S. mickwitzi</i> (Rohon, 1892).....	231
<i>Saaremaaspis</i> aff. <i>S. mickwitzi</i> (Rohon, 1892)	231
Подсемейство Oeselaspinae Robertson, 1935	232
Род <i>Oeselaspis</i> Robertson, 1935	232
<i>O. pustulata</i> (Patten, 1931).....	232
<i>Oeselaspis</i> sp.	233
Подсемейство Timanaspinae Obruchev, 1962	233
Род <i>Timanaspis</i> Obruchev, 1962.....	233

<i>T. kossovoii</i> Obruchev, 1962	234
Подсемейство Aestiaspidinae Afanassieva, 1996	234
Род <i>Aestiaspis</i> Janvier et Lelievre, 1994	234
<i>A. viitaensis</i> Janvier et Lelievre, 1994	234
<i>Aestiaspis</i> aff. <i>A. viitaensis</i> Janvier et Lelievre, 1994	235
? <i>A. viitaensis</i> Janvier et Lelievre, 1994	236
? <i>Aestiaspis</i> sp.	236
Incertae subfamiliae	236
Род <i>Dobraspis</i> Mark-Kurik et Janvier, 1997	236
<i>D. uralensis</i> Mark-Kurik et Janvier, 1997	236
Семейство Thyestidae Berg, 1940	236
Род <i>Thyestes</i> Eichwald, 1854	237
<i>T. verrucosus</i> Eichwald, 1854	237
Семейство Procephalaspidae Stensiö, 1958	238
Род <i>Procephalaspis</i> Denison, 1951	238
<i>P. oeselensis</i> (Robertson, 1939)	238
? <i>P. oeselensis</i> (Robertson, 1939)	239
Семейство Witaaspididae Afanassieva, 1991	239
Род <i>Witaaspis</i> Robertson, 1939	239
<i>W. schrenkii</i> (Pander, 1856)	240
Incertae familiae	240
Род <i>Septaspis</i> Afanassieva, 2000	240
<i>S. pectinata</i> Afanassieva, 2000	240
Подотряд Tannuaspidoidei	241
Семейство Tannuaspidae Obruchev, 1964	241
Род <i>Tannuaspis</i> Obruchev, 1956	241
<i>T. levenkoi</i> Obruchev, 1956	241
<i>Tannuaspis</i> cf. <i>T. levenkoi</i> Obruchev, 1956	243
Род <i>Tuvaspis</i> Obruchev, 1956	243
<i>T. margaritae</i> Obruchev, 1956	243
Отряд Cephalaspidiformes	243
Подотряд Cephalaspidoidei	243
Семейство Cephalaspidae Agassiz, 1843	244
Род <i>Mimetaspis</i> Stensiö, 1958	244
<i>M. glazewskii</i> Janvier, 1985	244
<i>M. concordis</i> Voichyshyn, 1994	245
Род <i>Pattenaspis</i> Stensiö, 1958	245
<i>P. rogalai</i> (Balabai, 1962)	245
Семейство Parameteoraspididae Afanassieva, 1991	246
Род <i>Parameteoraspis</i> (Janvier, 1981)	246
<i>P. dobrovlensis</i> Afanassieva, 1991	246
Отряд Benneviaspidiformes	247
Подотряд Benneviaspidoidei	247
Семейство Benneviaspididae Denison, 1951	247
Род <i>Benneviaspis</i> Stensiö, 1927	247
<i>B. whitei</i> Belles-Isles et Janvier, 1984	248
<i>B. zychi</i> Afanassieva, 1989	249
<i>B. talimae</i> Afanassieva, 1990	249
<i>B. urvantsevi</i> Mark-Kurik et Janvier, 1995	250
Род <i>Citharaspis</i> Afanassieva, 1989	250
<i>C. polonica</i> (Belles-Isles et Janvier, 1984)	251
<i>C. junia</i> Afanassieva, 1989	251
Incertae familiae	251
Род <i>Tauraspis</i> Mark-Kurik et Janvier, 1995	251
<i>T. rara</i> Mark-Kurik et Janvier, 1995	251

Род <i>Hapilaspis</i> Mark-Kurik et Janvier, 1995	252
<i>H. apheles</i> Mark-Kurik et Janvier, 1995	252
Род <i>Severaspis</i> Mark-Kurik et Janvier, 1995	253
<i>S. rostralis</i> Mark-Kurik et Janvier, 1995	253
Подотряд Scolenaspidioidei	253
Семейство Scolenaspididae Afanassieva, 1991	253
Род <i>Zychaspis</i> Janvier, 1985	254
<i>Z. siemiradzki</i> Janvier, 1985	254
Род <i>Heraspis</i> Afanassieva, 1991	254
<i>H. kozlowski</i> (Zych, 1937)	255
Род <i>Stensiopelta</i> Denison, 1951	255
<i>S. pustulata</i> Janvier, 1985	256
Incertae generis	257
" <i>Cephalaspis</i> " <i>microlepidota</i> Balabai, 1962	257
Семейство Zenaspidae Stensiö, 1958	257
Род <i>Diademaspis</i> Janvier, 1985	258
<i>D. stensioei</i> Afanassieva, 1989	258
Род <i>Tegaspis</i> Wängsjö, 1952	258
<i>T. waengsjoei</i> Belles-Isles et Janvier, 1984	259
Incertae sedis	259
Род <i>Ilmoraspis</i> Obruchev, 1961	259
<i>I. kirinskayae</i> Obruchev, 1961	260
Род <i>Ungulaspis</i> Afanassieva et Karatajüte-Talimaa, 1998	260
<i>U. arctoa</i> Afanassieva et Karatajüte-Talimaa, 1998	260
Род <i>Balticaspis</i> Lyarskaya, 1981	261
<i>B. latvica</i> Lyarskaya, 1981	261
Род <i>Afanassiaspis</i> Otto et Laurin, 2001	261
<i>A. porata</i> Otto et Laurin, 2001	262
Литература	263
Условные обозначения к разделу Osteostraci	267
Gnathastomata. Челюстноротые	269
Краткая характеристика (Л.И. Новицкая)	269
Надкласс Pisces. Рыбы	270
Краткая характеристика (Л.И. Новицкая)	270
Класс Sarcopterygii. Мясистолопастные	271
Краткая характеристика (Э.И. Воробьева)	271
Подкласс Crossopterygii. Кистеперые (Э.И. Воробьева)	272
Морфология	272
Филогенетические связи	280
Принципы систематики	285
Проблемы, решение которых связано с изучением Crossopterygii	288
Систематическая часть	292
Подкласс Crossopterygii	292
Надотряд Rhipidistia	292
Отряд Osteolepiformes	294
Семейство Osteolepididae Cope, 1889	296
Подсемейство Osteolepidinae Cope, 1889	296
Род <i>Thursius</i> Traquair, 1888	297
<i>Th. talsiensis</i> Vorobyeva, 1971	298
<i>Th. estonicus</i> Vorobyeva, 1977	299
<i>Th. fischeri</i> (Eichwald, 1860)	299
Род <i>Osteolepis</i> Agassiz, 1835	300
<i>O. baltica</i> Vorobyeva, 1972	300
Род <i>Shirolepis</i> Vorobyeva, 1977	301

<i>Sh. ananjevi</i> Vorobyeva, 1977.....	301
Род <i>Greiserolepis</i> Vorobyeva, 1977	302
<i>G. minusensis</i> Vorobyeva, 1977	302
<i>G. tulensis</i> Vorobyeva et Lebedev, 1986.....	303
Род <i>Geptolepis</i> Vorobyeva et Lebedev, 1986.....	303
<i>G. donensis</i> Vorobyeva et Lebedev, 1986.....	304
Подсемейство Gyroptychiinae Berg, 1955	304
Род <i>Gyroptychius</i> McCoy, 1848	305
<i>G. pauli</i> Vorobyeva, 1977	305
<i>G. elgae</i> Vorobyeva, 1977	307
<i>G. ? latvicus</i> Vorobyeva, 1981	307
<i>G. ? grossi</i> Vorobyeva, 1981	308
<i>G. ? tuwensis</i> Vorobyeva, 1972	308
Подсемейство Glyptopominae Goodrich, 1909	309
Род <i>Latvius</i> Jarvik, 1948	309
<i>L. grewingki</i> (Gross, 1933).....	310
<i>L. obrutus</i> Vorobyeva, 1977	310
<i>L. ? sibiriacus</i> Vorobyeva, 1972.....	311
Род <i>Megapomus</i> Vorobyeva, 1977	311
<i>M. heckeri</i> Vorobyeva, 1977	312
<i>M. markovskiyi</i> Vorobyeva, 1977	312
<i>M. punctatus</i> Vorobyeva, 1977.....	312
Род <i>Glyptopomus</i> Agassiz, 1844.....	313
<i>Gl. ? giganteus</i> , Vorobyeva, 1972	313
<i>Gl. ? bystrowi</i> (Gross, 1941).....	314
Род <i>Cryptolepis</i> Vorobyeva, 1975	314
<i>Cr. grossi</i> Vorobyeva, 1975.....	315
? Род <i>Megadonichthys</i> Vorobyeva, 1972.....	315
<i>M. kurikae</i> Vorobyeva, 1972	316
? Род <i>Perigrinia</i> Vorobyeva et Lebedev, 1986.....	316
<i>P. krasnovi</i> Vorobyeva et Lebedev, 1986.....	316
? Род <i>Medoevia</i> Lebedev, 1995	317
<i>M. lata</i> Lebedev, 1995	317
Подсемейство Megistolepidinae Vorobyeva, 1975	317
Род <i>Megistolepis</i> Obruchev, 1955.....	318
<i>M. klementzi</i> Obruchev, 1955	318
<i>M. doroschkoji</i> Vorobyeva, 1977	319
Подсемейство Thysanolepidinae Vorobyeva, 1977	320
Род <i>Thysanolepis</i> Vorobyeva, 1977	320
<i>T. micans</i> Vorobyeva, 1977	321
Подсемейство Viluichthyinae Vorobyeva, 1977	321
Род <i>Viluichthys</i> Vorobyeva, 1977	322
<i>V. fradkini</i> Vorobyeva, 1977	322
Семейство Tristichopterydae Cope, 1889	322
Подсемейство Tristichopterygnae Cope, 1889	322
Род <i>Eusthenopteron</i> Whiteaves, 1881.....	323
<i>E. säevesöderberghi</i> Jarvik, 1937	323
<i>E. obruchevi</i> Vorobyeva, 1977	324
Род <i>Jarvikina</i> Vorobyeva, 1977	325
<i>J. wenjukowi</i> (Rohon, 1889).....	326
Подсемейство Platycephalichthyinae Vorobyeva, 1975	326
Род <i>Platycephalichthys</i> Vorobyeva, 1959.....	326
<i>P. bischoffi</i> Vorobyeva, 1959	326
<i>P. rohoni</i> Vorobyeva, 1962	328
<i>P. skuenicus</i> Vorobyeva, 1962.....	328

Семейство Rhizodopsididae Berg, 1940	329
Род <i>Rhizodopsis</i> Young, 1866	329
<i>R. savenkovi</i> Obruchev, 1955	330
Отряд Lamprotolepiformes Vorobyeva ordo. nov.	330
Семейство Lamprotolepididae Vorobyeva, 1977	331
Род <i>Lamprotolepis</i> Vorobyeva, 1977	331
<i>L. verrucosa</i> Vorobyeva, 1977	332
Отряд Panderichthyiformes	332
Семейство Panderichthyidae Vorobyeva et Larskaya, 1968	335
Род <i>Panderichthys</i> Gross, 1941	335
<i>P. rhombolepis</i> (Gross, 1930)	336
<i>Panderichthys</i> sp.	337
Род <i>Parapanderichthys</i> Vorobyeva, 1992	337
<i>Pr. stolbovi</i> (Vorobyeva, 1960)	338
Отряд Rhizodontiformes	338
Семейство Rhizodontidae Traquair, 1881	339
Род <i>Rhizodontion</i> Vorobyeva et Obrucheva, 1977	339
<i>R. sibiriacus</i> (Chabakov, 1927)	340
<i>R. jacuticus</i> Vorobyeva et Obrucheva, 1977	340
<i>R. rybinskense</i> Vorobyeva et Obrucheva, 1977	341
<i>R. tuwensis</i> Vorobyeva et Obrucheva, 1977	341
<i>R. tuberculata</i> Vorobyeva et Obrucheva, 1977	341
<i>R. litvinovitschae</i> Obrucheva et Vorobyeva, 1977	342
<i>Rhizodontion</i> sp.	342
Род <i>Proprhizodontion</i> Vorobyeva et Obrucheva, 1977	342
<i>P. nephroides</i> Vorobyeva et Obrucheva, 1977	342
Отряд Porolepiformes	343
Семейство Porolepididae Woodward, 1891	347
Род <i>Porolepis</i> Woodward, 1891	348
<i>P. posnaniensis</i> (Kade, 1858)	349
<i>P. kureikensis</i> Vorobyeva, 1963	349
<i>P. taimyrica</i> Vorobyeva, 1963	349
Семейство Holoptychiidae Owen, 1860	350
Род <i>Glyptolepis</i> Agassiz, 1844	350
<i>Gl. baltica</i> Gross, 1936	351
<i>Gl. ? dellei</i> (Gross, 1942)	352
Род <i>Laccognathus</i> Gross, 1941	353
<i>L. panderi</i> Gross, 1941	353
Род <i>Paraglyptolepis</i> Vorobyeva, 1987	354
<i>Pr. karksiensis</i> Vorobyeva, 1987	354
Род <i>Holoptychius</i> Agassiz, 1839	354
<i>H. cf. giganteus</i> Agassiz, 1839	355
<i>Holoptychius</i> sp.	356
Род <i>Hamodus</i> Obruchev, 1933	356
<i>H. lutkevitchi</i> Obruchev, 1933	356
? Род <i>Ventalepis</i> Schultze, 1980	356
<i>V. ketleriensis</i> Schultze, 1980	357
Отряд Onychodontiformes	357
Семейство Onychodontidae (Woodward, 1891)	358
Род <i>Onychodus</i> Newberry, 1857	358
<i>Onychodus</i> sp.	358
Род <i>Strunius</i> Jessen, 1966	358
<i>S. rolandi</i> (Gross 1936)	359
<i>Strunius</i> sp.	359
Надотряд Actinistia	359

Отряд Diplocercidiformes	360
Семейство Miguashaididae Schultze, 1993	360
Род <i>Miguashaia</i> Schultze, 1973	360
<i>M. grossi</i> Forey et al, 2000	361
Литература	362
Условные обозначения к разделу Crossopterygii	371
Подкласс Dірnoi. Двојкодышашие (Н.И. Крупина)	373
Морфология	373
Филогенетические связи	382
Принципы систематики.....	383
Проблемы, решение которых связано с изучением Dірnoi	384
Систематическая часть	385
Подкласс Dірnoi	385
Отряд Dірnoiformes.....	385
Подотряд Dірnorhynchoidei.....	385
Семейство Speonesydriionidae Campbell and Barwick, 1990	385
Род <i>Ichnomyrax</i> Long, Campbell et Barwick, 1994	385
<i>I. karatayi</i> Reisz, Krupina et Smith, 2002.....	386
Подотряд Holodontoidei	386
Семейство Holodontidae Gorizdro-Kulczycka, 1950	386
Род <i>Holodipterus</i> White et Moy-Thomas, 1940	386
<i>H. kiprijanowi</i> (Pander, 1858)	387
Род <i>Ganorhynchus</i> Traquair, 1873	387
<i>G. caucasius</i> Krupina, 1979.....	387
<i>G. donensis</i> Krupina, sp. nov.....	387
Подотряд Uranolophoidei	388
Семейство Rhynchodipteridae Berg, 1940	388
Род <i>Griphognatus</i> Gross, 1956	388
<i>G. minutidens</i> Gross, 1956	388
Семейство Fleurantiidae Berg, 1940	389
Род <i>Jarvikia</i> Lehman, 1959.....	389
<i>J. lebedevi</i> Krupina, 1999	389
Подотряд Dipteroidei	389
Семейство Dipteridae Owen, 1846	389
Подсемейство Dipterinae Owen, 1846.....	389
Род <i>Dipterus</i> Sedgwick et Murchison, 1828	390
<i>D. arcanus</i> Krupina, 2000	390
<i>D. arenaceus</i> Eichwald, 1844	390
<i>D. expressus</i> Krupina, 2000.....	391
<i>D. marginalis</i> (Agassiz, 1843).....	391
<i>D. pacatus</i> Krupina, 2000.....	391
<i>D. pauciporus</i> Obruchev, 1947.....	392
<i>D. radiatus</i> (Eichwald, 1844)	392
Род <i>Tarachnomylax</i> Barwick, Campbell et Mark-Kurik, 1997.....	392
<i>T. oepiki</i> Barwick, Campbell et Mark-Kurik, 1997.....	393
? Род <i>Grossipterus</i> Obruchev, 1964.....	393
<i>G. crassus</i> (Gross, 1933)	393
<i>G. venustus</i> Krupina, 2000.....	394
Подсемейство Rhinodipterinae Krupina, subfam. nov.	394
Род <i>Rhinodipterus</i> Gross, 1956.....	394
<i>Rh. secans</i> (Gross, 1956)	394
<i>Rh. stolbovi</i> Krupina, 1995	395
Подсемейство Orlovichthiinae Krupina, subfam. nov.	395
Род <i>Orlovichthys</i> Krupina, 1980	396

<i>O. limnatis</i> Krupina, 1980	396
Семейство Chirodipteridae Campbell et Barwick, 1990	397
Подсемейство Chirodipterinae Campbell et Barwick, 1990	397
Род <i>Chirodipterus</i> Gross, 1933	397
<i>Ch. intersitus</i> Krupina, 2000	397
Род <i>Palaedaphus</i> Van Beneden et Coninck, 1864	397
<i>P. livensis</i> Obruchev, 1959	398
Подсемейство Conchodontinae Krupina, subfam. nov.	398
Род <i>Conchodus</i> McCoy, 1848	398
<i>C. excussus</i> Krupina, 2000	398
<i>C. jerofejewi</i> (Pander, 1858)	398
<i>C. pinguiculus</i> sp. nov.	399
Подотряд Phaneropleuroidei	399
Семейство Phaneropleuridae Huxley, 1861	399
Род <i>Andrejevichthys</i> Krupina, 1987	400
<i>A. epitomus</i> Krupina, 1987	400
Подотряд Stenodontoidei	400
Семейство Gnathorhizidae Miles, 1977	400
Род <i>Gnathorhiza</i> Cope, 1883	400
<i>G. triassica</i> Minich, 1977	401
<i>G. triassica triassica</i> Minich, 1977	401
<i>G. triassica beresnikiensis</i> Minich, 1977	401
<i>G. triassica baskunchakiensis</i> Minich, 1977	401
<i>G. lozovskii</i> Minich, 1977	402
<i>G. otshevi</i> Minich, 1977	402
<i>G. bogdensis</i> Minich, 1977	402
Семейство Sagenodontidae Jaekel, 1911	402
Род <i>Parasagenodus</i> Vorobyeva, 1972	403
<i>P. sibiricus</i> Vorobyeva, 1972	403
Подотряд Ceratodontoidei	403
Семейство Ceratodontidae Gill, 1872	403
Род <i>Ceratodus</i> Agassiz, 1838	403
<i>C. facetidens</i> Chabakov, 1932	404
<i>C. multicristatus</i> Vorobyeva, 1968	404
<i>C. multicristatus multicristatus</i> Vorobyeva, 1968	404
<i>C. multicristatus lipovensis</i> Minich, 1977	405
<i>C. jechartiensis</i> Minich, 1977	405
<i>C. donensis</i> Vorobyeva et Minich, 1968	405
<i>C. gracilis</i> Vorobyeva, 1968	406
<i>C. orenburgensis</i> Minich, 1977	406
<i>C. recticristatus</i> Vorobyeva, 1968	406
<i>C. segnis</i> Krupina, 1995	407
<i>C. sharategensis</i> Krupina, 1994	407
<i>C. temporatus</i> Krupina, 1994	407
<i>C. porrectus</i> Krupina, 1994	408
Род <i>Ferganoceratodus</i> Nesov et Kaznyshkin, 1985	408
<i>F. jurassicus</i> Nesov et Kaznyshkin, 1985	408
Семейство Neoceratodontidae Miles, 1977	408
Род <i>Asiatoceratodus</i> Vorobyeva, 1967	409
<i>A. sharovi</i> Vorobyeva, 1967	409
Литература	410
Список аббревиатур, принятых в томе	415
Алфавитный указатель родовых названий систематической части	416
Summary	418

Научное издание

**ИСКОПАЕМЫЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ РОССИИ
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН**

**БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ
И
ДРЕВНИЕ РЫБЫ**

**Справочник
для палеонтологов, биологов и геологов**

Редактор *Г.Ю. Бутузова*
Макет *А.Н. Кураленко*

Подписано к печати 30.09.2004.
Формат 62х94 1/8. Бумага офсетная.
Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Уч.-изд. л. 68,0.
Тираж 400 экз.
Тип. ВТИИ. Москва. Зак. № 436с.

Издательство ПК ГЕОС
125315, Москва, 1-й Амбулаторный пр., 7/3-114.
Тел./факс: (095) 152-19-14, тел. 230-80-92.
Факс: (095) 951-04-43.
E-mail: geos@ginras.ru
<http://www.sciencebook.ru>

