

О. П. ОБРУЧЕВА

ПАНЦИРНЫЕ РЫБЫ ДЕВОНА СССР



ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1962

О. П. ОБРУЧЕВА

ПАНЦИРНЫЕ РЫБЫ
ДЕВОНА СССР
(коккостеиды и динихтииды)

Под редакцией Ю. А. ОРЛОВА

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1962

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
-----------------------	---

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Глава I. История изучения коккостеид и динихтиид в СССР	7
Глава II. Стратиграфическое распространение коккостеид и динихтиид в девоне СССР	13
Глава III. Морфология коккостеид	23
1. Наружный скелет	25
2. Краткие сведения о внутреннем скелете коккостеид	33
3. Характер орнамента (скульптуры) костей	34
4. Описание отдельных костей панциря	35
5. Микроскопическое строение костей панциря и челюстей	60
6. Реконструкция панциря коккостеид	60
Глава IV. К вопросу о филогенетических связях, эволюции и образе жизни коккостеид и динихтиид	62

ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Материал	67
Отряд Coccosteiformes (Brachythoraci)	70
Семейство Coccosteidae Traquair	70
Род <i>Coccosteus</i> Agassiz	71
<i>Coccosteus orvikui</i> Gross	71
<i>Coccosteus grossi</i> sp. n.	75
<i>Coccosteus markae</i> sp. n.	81
<i>Coccosteus</i> sp. 1	91
<i>Coccosteus</i> (?) sp. 2	92
<i>Coccosteus</i> sp. 3	92
Род <i>Livosteus</i> gen. n.	94
<i>Livosteus grandis</i> (Gross)	94
Род <i>Plourdosteus</i> Orvig	100
<i>Plourdosteus</i> (?) <i>panderi</i> sp. n.	101
<i>Plourdosteus livonicus</i> (Eastman)	104
<i>Plourdosteus mironovi</i> (Obutchev)	111
<i>Plourdosteus trautscholdi</i> (Eastman)	118
<i>Plourdosteus</i> sp.	131

<i>Plourdosteus</i> (?) sp.	132
<i>Plourdosteus timanicus</i> sp. n.	133
Род <i>Timanosteus</i> ген. п.	137
<i>Timanosteus tchernychevi</i> (Rohon)	138
Семейство <i>Dinichthyidae</i> Newberry	142
Род <i>Dinichthys</i> Newberry	142
<i>Dinichthys egloni</i> O. Obrutcheva	144
<i>Dinichthys</i> sp. 1	148
<i>Dinichthys licharevi</i> O. Obrutcheva	148
<i>Dinichthys</i> sp. 2	151
<i>Dinichthys</i> sp. 3	151
<i>Dinichthys</i> sp. 4	152
<i>Dinichthys machlaevi</i> O. Obrutcheva	153
<i>Dinichthys</i> (?) sp.	155
Цитированная литература	156
Таблицы I—XIV и объяснения к ним	161—190

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая работа посвящена описанию двух семейств девонских панцирных рыб: коккостеид и динихтиид, которые до настоящего времени с территории Союза почти совсем не изучались кроме одной формы *Plourdosteus trautscholdi* (Eastm.) из шелонских — ильменских слоев Ленинградской области.

Семейства коккостеиды (Coccosteidae) и динихтииды (Dinichthyidae) входят в подкласс сочлененношейных (Arthrodira) класса пластинокожих, или «панцирных» рыб (Placodermi) — одного из четырех классов надкласса рыб (Pisces).

Остатки коккостеид и динихтиид играют существенную роль в ихтиофауне девонских отложений Союза. Они найдены в отложениях Главного девонского поля, Центрального девонского поля, Тимана, Донецкого бассейна, Новой Земли, Минусинской котловины, Центрального Казахстана, Кузбасса.

Благодаря своему сравнительно небольшому вертикальному распространению (живетский, франкий и фаменский ярусы) и широкому горизонтальному, коккостеиды и динихтииды могут быть использованы при расчленении девонских отложений, но до сих пор этому препятствовала их недостаточная изученность. Имеющийся в распоряжении автора значительный по объему материал позволяет восполнить этот пробел.

Материалом для работы послужили коллекции Палеонтологического института АН СССР, Центрального научно-исследовательского геологоразведочного музея им. Ф. Н. Чернышева, Геологического музея АН Эстонской ССР, кафедры

геологии Вильнюсского университета, Института геологии и географии АН Литовской ССР, сборы отдельных геологов (Д. В. Обручева, Р. Ф. Геккера, Э. Марк и др.) и сборы автора.

Исследуемый материал представлял целые кости и фрагменты костей наружного головного и туловищного панциря коккостеид и динихтиид, числом до 400.

В работе описано 23 вида из семейств коккостеид и динихтиид, из них 5 видов переописано с установлением новых диагнозов, 8 видов установлены автором и 10 видов являются вероятными видами (в настоящее время по ним имеется недостаточно материала). Виды распределяются между 5 родами.

Графическая часть работы выполнялась автором и ст. лаборантами кафедры палеонтологии С. С. Костюченко и Е. И. Щербаковой. Фотографии изготовлены в фотолаборатории МГУ.

Автор приносит свою глубокую благодарность академику Ю. А. Орлову за постоянные консультации в работе, редактору работы доценту В. В. Друщицу, С. С. Костюченко и Е. И. Щербаковой за техническую помощь в работе и всем лицам, предоставившим свои коллекции для изучения.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ГЛАВА I

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ КОККОСТЕИД И ДИНИХТИИД В СССР

Изучение остатков панцирных рыб из девонских отложений СССР началось в Прибалтике в середине тридцатых годов XIX в., однако в течение столетия, до начала тридцатых годов XX в. были получены только отрывочные, большей частью ошибочные сведения о тех рыбах, которые теперь объединяются в семействах коккостеид (*Coccosteidae*) и динихтиид (*Dinichthyidae*).

Впервые представители коккостеид — *Coccosteus decipiens* были описаны Луи Агассисом (L. Agassiz, 1844) из среднего девона Шотландии. Нахождение рода *Coccosteus* в девонских отложениях России Луи Агассис отрицал.

Э. Эйхвальд (E. Eichwald, 1844) впервые применил название «*Coccosteus*» к остаткам рыбы из дер. Марьино на р. Славянке из окрестностей Петербурга. Но он ошибочно отождествлял его с родом *Bothriolepis* и относил к нему «огромные в три или четыре дюйма длиною щитики, которые в середине возвышены и везде покрыты сливающимися углублениями между маленькими бугорками». В этой же работе Э. Эйхвальд ошибочно относит к *Coccosteus* зубы, принадлежащие кистеперым рыбам рода *Glyptolepis*. Несомненно, что имевшиеся у Эйхвальда кости не относились ни к роду *Bothriolepis*, ни к роду *Coccosteus*, так как *Bothriolepis* появляется только в подсетогорских слоях Главного девонского поля и в развитых на р. Славянке наровских слоях не может быть

встречен. Находимые же в наровских слоях остатки рода *Coccosteus* принадлежат самому мелкому виду этого рода — *C. orvikui* (Gross), кости которого достигают длины в 1–2 см. Описанные Э. Эйхвальдом кости, судя по приводимым им размерам, могли принадлежать только роду *Homostius*.

Х. И. Пандер (Pander, 1846) в описании девонских рыб, собранных А. Кейзерлингом в 1843 г. на Тимане, упомянул новый вид *Coccosteus obtusus* с Ухты, спинная кость¹ которого отличается от спинной кости *C. decipiens* Ag. большей шириной, выпуклостью и закругленностью заднего конца. Не имея в руках оригинала Х. И. Пандера, нельзя установить, что это такое.

В 1857 г. появилось классическое описание строения рода *Coccosteus* Х. И. Пандера, которое было основано почти исключительно на материале по *C. decipiens*, большое количество прекрасной сохранности остатков которого было привезено из Шотландии в 1840 г. академиком Гамелем. Из русского материала Х. И. Пандер описал и изобразил только несколько костей из Латвии — «*Coccosteus* из Лифляндии» (подглазничную, спинную, затылочную и переднюю среднебрюшную), собранных на р. Гауе и принадлежащих по современной системе к *Plourdosteus livonicus* (Eastm.).

Э. Эйхвальд (E. Eichwald, 1860) в громадной сводке по палеонтологии России «*Lethaea Rossica*» описывает *Coccosteus decipiens* Ag., но не изображает его и относит к этому виду остатки разных форм. Например, он считает принадлежащими к *C. decipiens* челюсти с 18 зубами (вероятно, остатки каких-нибудь кистеперых), перечисленные Э. Эйхвальдом местонахождения для *C. decipiens* содержат местонахождения, характерные для других видов коккостеид: так, на р. Волхове встречены остатки только *Plourdosteus mironovi* (Obr.), на р. Цыльме (Северный Тиман) остатки коккостеид позднее не были найдены, на р. Ухте (Южный Тиман) могут быть найдены остатки только рода *Plourdosteus*, наконец, на берегах р. Гауи часто встречаются кости *Plourdosteus livonicus* (Eastm.). Таким образом, данные Э. Эйхвальда меньше всего относятся к собственно роду *Coccosteus*.

Г. Траутшольд (H. Trautschold, 1880), описывавший остатки коккостеид, составил из фрагментов, найденных на р. Сяси в районе дер. Столбово в шелонских — ильменских слоях Главного девонского поля, одно из самых удивительных существ, созданных воображением палеонтолога, назвав его

¹ Латинские названия костей см. стр. 24–25.

Coccosteus megalopteryx. Название этого вида было дано по огромным плавникам, составленным из артикулярной части нижней челюсти кистеперой рыбы *Holoptychius* и из бронхиальной пластинки *Psammosteus megalopteryx* (см. Д. В. Обручев, 1931). К коккостеидам относились только три кости: спинная, затылочная и боковая затылочная (относимые теперь к *Plourdosteus trautscholdi*), остальные кости принадлежали другим артродирам — *Holonema radiatum* и *Gyroplacosteus panderi*.

В дальнейших работах (1889 и 1890) Г. Траутшольд применял для описанных им остатков еще новые родовые названия *Megalopteryx* и *Pelecyphorus* и новое видовое — *Pelecyphorus securiger*, создав этим большие таксономические трудности для последующих авторов. В работе 1889 г. Г. Траутшольд описывает задние спинные кости *Bothriolepis panderi* Lahusen и ошибочно относит их к *Coccosteus obtusus* Pand.

В «Каталоге ископаемых рыб Британского музея» А. Вудворд (A. Woodward, 1891) указал для *Coccosteus decipiens* Ag. только шотландские местонахождения, относительно русских же ограничился замечанием, что «Э. Эйхвальд полагает, что этот вид встречается и в русском девоне». Относительно *Coccosteus megalopteryx* А. Вудворд отмечает, что возможность объединения плавников со спинными костями свидетельствует о том, что это не *Coccosteus*, следовательно и видовое название неприемлемо.

Г. Гюрих (G. Gürich, 1891) дает название *Pelecyphorus* для спинной кости с р. Сяси и отделяет от него плавники, присоединенные к ней Г. Траутшольдом, указав их действительное систематическое положение.

Ч. Р. Истмен (Ch. R. Eastman, 1897) считал сильно развитый внутренний киль на спинной кости признаком, свойственным не роду *Coccosteus*, а роду *Dinichthys*, и отнес к последнему спинную кость *Coccosteus megalopteryx* под названием *Dinichthys trautscholdi*, а также и кости «*Coccosteus* из Лифляндии» Пандера под названием *D. livonicus*.

Остатки рода *Coccosteus* без видового названия были описаны И. В. Рогоном (J. V. Rohon, 1889, 1890) из девонских отложений Минусинской котловины. Некоторые тиманские коккостеиды были поверхностно, с более чем схематическими рисунками описаны тем же автором затем позднее (Rohon, 1900), где он за *Coccosteus decipiens* (с вопросом) принимает ряд обломков костей с рек. Яреги, Мылы, Косьмы и Чирки, очертания которых нельзя восстановить. Единственный признак, заставляющий автора относить эти обломки к *Coccosteus deci-*

piens — звездчатые бугорки, покрывающие их верхнюю сторону. В настоящее время истинная природа этих обломков неизвестна, но к роду *Coccosteus* они не относятся, так как найдены в верхнем девоне. Другую форму из верхнего девона в этой же работе И. В. Рогон описывает как *Coccosteus* sp. indet. Величина бугорков, покрывающих обломки, напоминает бугорки *Pelecyphorus tchernychevi* Rohon, описанного им из до-маниковых слоев верхнего девона Южного Тимана с р. Чути (последний вид относится нами к новому роду *Timanosteus*). Там же И. В. Рогон упоминает еще две спинные кости *Pelecyphorus* из с. Ендовища (Воронежский девон?). Ничего, кроме того, что это остатки *Coccosteiformes*, из его описания вывести нельзя.

После выхода последней работы И. В. Рогона наступаст тридцатилетний перерыв в изучении коккостейд из нашего девона.

Результаты изложенной выше истории этого изучения за 60 лет были очень невелики — было описано несколько разрозненных костей из девонских отложений Прибалтики, Тимана, Минусинской котловины, которым были присвоены родовые и видовые названия, без правильного выяснения строения этих форм, их систематики и стратиграфического распространения.

Новая эпоха в изучении ихтиофауны девона СССР начнется с начала тридцатых годов нашего века.

Отдельные кости *Dinichthys livonicus* Eastm. были описаны в работах Гросса (W. Gross, 1930 и 1933) при изучении рыб балтийского девона под названием *Coccosteus livonicus*. Находки *C. livonicus* с р. Гауи позволили автору дать реконструкцию крыши черепа *C. livonicus* и определить его как форму средней величины, у которой центральная кость, по-видимому, граничит с красвой, как у *C. decipiens*, но отличается от последнего целым рядом других признаков.

Достаточно подробное описание *Dinichthys trautscholdi* Eastm. под названием *Coccosteus trautscholdi* дано Д. В. Обручевым (1931), который описывает остатки этого вида из шелонских—ильменских слоев Главного Девонского поля. Ошибки предшествующих авторов, описывавших *C. trautscholdi* под разными названиями, автор объясняет тем, что они основывались на описании и рисунках спинной кости Х. И. Пандера (1857), у которой был окатанный образец без кия, и следовали неправильному толкованию спинной кости *C. megalopteryx* у Г. Траутшольда (1880), имевшего неполный экземпляр, и поэтому неправильно его реконструировавшего.

Важным отличительным признаком *Coccosteus trautscholdi* и *C. canadensis* от типичных видов *Coccosteus* Д. В. Обручев считает различное расположение костей в крыше черепа.

Микроскопическое строение костей и зубов коккостенд изучалось в работах В. Гросса (W. Gross, 1930, 1933) для *Plourdosteus livonicus* (Eastm.) и в работе Д. В. Обручева (1931) для *P. trautscholdi* (Eastm.).

В 1933 г. В. Гросс (W. Gross) устанавливает новый вид *Coccosteus grandis* из нижегауйских слоев Латвии, который отличается от *Coccosteus livonicus* и шотландского малоизученного вида *Coccosteus magnus* большими размерами и орнаментом из крупных бугорков (подробнее эта форма описана в настоящей работе как новый род *Livosteus*).

В этом же году Д. В. Обручев дает описание спинной кости нового вида *Coccosteus mironovi* из псковских слоев Главного девонского поля. Автор отмечает высокую форму его панциря и относит эту форму к группе видов *Coccosteus trautscholdi* и *C. canadensis*.

В 1934 г. Д. В. Обручев описывает из верхнего девона Новой Земли спинную кость в качестве нового вида *Coccosteus terraenovae*, отличающегося от известных видов *Coccosteus* небольшими размерами, не сильно развитой скульптурой и относительно короткой спинной костью, а из доманиковых слоев Большеземельской тундры — переднюю вентрально-боковую кость *Coccosteus* sp. По существующей систематике, вероятно, оба вида относятся к роду *Plourdosteus*. В этой же работе дается характеристика рода *Coccosteus* и перечень его 12 видов.

В 1940 г. В. Гросс (W. Gross) устанавливает новый вид *C. orvikui* из наровских слоев Эстонии и Ленинградской области, ранее упоминавшийся Д. Обручевым (1931) как *C. cf. decipiens* и В. Гроссом как *C. cf. minor* Miller (1933). Сравнивая *C. orvikui* с известными видами *Coccosteus*, В. Гросс отмечает его незначительную величину. В этой же работе В. Гросс упоминает о находке затылочной кости из нижнетартуских слоев Эстонии, которую он не считает возможным отнести ни к *C. orvikui*, ни к *C. livonicus*, а называет ее *C. sp. indet.*

В 1940 г. из верхнего девона Кузбасса Д. В. Обручев описал неполную переднебоковую кость и под вопросом огнес ее к роду *Dinichthys*.

Годом позднее Д. В. Обручевым из туранской свиты (верхний девон) Минусинской котловины было описано несколько костей, которые он относит к подклассу *Arthrodira*,

но воздерживается от отнесения их к определенным родам.

Из Донбасса описана (Д. В. Обручев, 1947) спинная кость, принадлежащая *Coccosteus* sp. (по-видимому, из основания верхнего девона).

В 1951 г. Т. Орвиг (T. Orvig) выделил *Coccosteus canadensis* Woodw. из верхнего девона Канады и близкие к нему виды в новый род *Plourdosteus*.

С 1954 г. появляются работы О. П. Обручевой, посвященные изучению коккостеид и динихтиид с территории Союза.

В работе 1954 г. дается реконструкция головного и спинного панциря *Plourdosteus trautscholdi* и *P. mironovi*. В 1955 г. ею описывается затылочная кость *Coccosteus* (?) sp. из верхнего девона Центрального Казахстана. В 1956 г. О. П. Обручевой описаны разрозненные остатки трех видов *Dinichthys* из разных горизонтов верхнего девона Главного и Центрального полей и Южного Тимана.

Две работы О. П. Обручевой относятся к 1959 г. В одной из них (1959 а) приводятся результаты изучения и сравнительное описание двух видов рода *Plourdosteus*: *P. trautscholdi* и *P. mironovi*, в другой (1959 б) дается стратиграфическое распространение коккостеид и динихтиид в девоне СССР.

Таким образом, с территории Союза до настоящего времени по коккостеидам и динихтиидам было описано четыре вида рода *Coccosteus*, два вида рода *Plourdosteus*, один вид «*Pelecyphorus*», три вида рода *Dinichthys* и ряд не определенных до вида форм, известных по разрозненным остаткам. Более или менее подробно изучено строение только двух видов: *Plourdosteus trautscholdi* и *P. livonicus*.

ГЛАВА II

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ КОККОСТЕИД И ДИНИХТИИД В ДЕВОНЕ СССР

До 1930 г. данные ихтиофауны не использовались при изучении стратиграфии девонских отложений СССР.

Правильное представление о вертикальном распределении рыб, насколько в его время это было возможным, имел К. Гревингк (С. Grewingk, 1861), писавший о девоне Прибалтики. П. Н. Венюков (1884) приводит списки ихтиофауны для отложений Главного девонского поля, которые в свете современных данных оказываются неверными и неполными.

В тридцатых годах Д. В. Обручевым (1931) для восточной части и одновременно В. Гроссом для западной части (1930, 1933) Главного девонского поля были суммированы данные о стратиграфическом распределении панцирных рыб, которое было положено в основу деления континентальных толщ среднего и верхнего девона на горизонты.

В настоящее время литература, освещающая стратиграфическое значение ихтиофауны, существует только по Главному девонскому полю (работы В. Гросса, В. Н. Каратайте, Э. Ю. Марк, Д. В. Обручева, О. П. Обручевой). Для остальных районов распространения девонских отложений имеются лишь отдельные определения ихтиофауны, более или менее точно датирующие возраст отложений.

Изучение остатков представителей семейств коккостеид и динихтиид, позволившее выделить ряд новых родов и видов, показывает определенную стратиграфическую приуроченность отдельных форм и изменчивость их во времени (рис. 1).

Система		Отдел		Ярус		подъярус	
Н С К А Я		Х Н И Й		С К И Й		ФАМЕНСКИЙ	
главное девонское поле		Центральное девонское поле		Тиман Южный		верхнефаменский	
слои	название видов	слои	название видов	слои	название видов	нижнефаменский	верхнефаменский
Надбигловские (Жагарские слои Литвы)	<i>Dimictylus</i> sp. 4	Данково-лебе- дяньские	<i>Dimictylus</i> <i>tschilaevi</i>			Надчимаевские Чимаевские	Надбигловские (Жагарские слои Литвы)
Бигловские (Мо- нишские слои Литвы)	<i>Dimictylus</i> sp. 3						
		Елецкие Задонские	<i>Dimictylus</i> sp. 2				
Надсмотинско- ловатские Смотинско-ло- ватские Снежские и Наденежские		Ливенские Евлановские Воронежские Петинские	<i>Dimictylus</i> sp. 1	Ухтинские Сирачойские	<i>Dimictylus</i> <i>tschilaevi</i>		

Русской платформы и Тимана

Рассмотрим стратиграфическое распределение коккостеид и динихтиид по отдельным районам их распространения¹ с сопутствующей им ихтиофауной.

Первые представители коккостеид в пределах Главного девонского поля появляются в наровских слоях, откуда известен *Coccosteus orvikui* Gross из Ленинградской области. До настоящего времени (W. Gross, 1942) *C. orvikui* считался общей формой для наровских и тартуских слоев. По нашим данным эта форма встречается только в наровских слоях и ее нет в выше- и нижележащих слоях.

Описанная В. Гроссом (W. Gross, 1940, SS. 66—67, Taf. IX, Fig. 4—10) из нижнетартуских слоев спинная кость *C. orvikui* по форме и размерам напоминает спинную кость *C. grossi* sp. n. — форму, характерную для нижнетартуских слоев Ленинградской области и Эстонии.

Наровские слои характеризуются трохилисками, остракодами (*Leperditia* и др.) и богаты ихтиофауной²: *Schizosteus splendens* (Eichw.), *Sch. striatus* (Gross), *Actinolepis tuberculata* Ag.(?), *Coccosteus orvikui* Gross, *Homostius* sp. ind., *Heterostius* sp. ind., *Asterolepis estonica* Gross, *Byssacanthus dilatatus* (Eichw.), *Haplacanthus marginalis* Ag., *Homacanthus gracilis* (Eichw.), *Devononchus concinnus* Gross, *Osteolepis* (?) *fischeri* Eichw., *Glyptolepis quadrata* Eichw., *Dipterus serratus* (Eichw.).

Нахождение в наровских слоях помимо ихтиофауны брахиопод *Lingula bicarinata* Kut. и *Spirifer pseudopachirynchus* Tschern. дает основание сопоставить разрез их со стрингоцефаловыми слоями Западной Европы.

Тартуские слои очень богаты ихтиофауной, скопления остатков которой связаны с дельтовыми отложениями.

Ихтиофауны нижних и верхних слоев различны между собой, на основании чего Д. В. Обручев (1940) и В. Гросс (W. Gross, 1940) разделили тартуские слои на нижнетартуские и верхнетартуские.

¹ Стратиграфические подразделения в работе даны согласно общей унифицированной схеме стратиграфии девонских отложений Русской платформы и западного склона Урала, принятой Всесоюзным совещанием по выработке общей унифицированной схемы стратиграфии девонских и додевонских отложений Русской платформы и западного склона Урала 26 февраля — 3 марта 1951 г.

В работе также использованы данные по стратиграфии, приводимые в работе Н. Н. Тихоновича (1951), Л. С. Петрова (1956).

² Сводные списки ихтиофауны приводятся по данным В. Гросса (W. Gross), Д. В. Обручева, Э. Ю. Марк с включением новых форм, введенных в работе, по коккостеидам и динихтиидам.

Для нижнетартуских слоев характерны следующие рыбы: *Schizosteus asatkini* Obr., *Pycnosteus palaeiformis* Preobr., *P. pauli* Mark, *Tartuosteus luhai* Mark, *T. giganteus* (Gross), *Ganosteus obtusus* Mark, *G. artus* Mark, *Psammolepis proia* Mark, *Actinolepis tuberculata* Ag., *Holonema obrutshewi* Mark, *Coccosteus grossi* sp. n., *Homostius sulcatus* (Kulorga), *H. formosissimus* Asmuss, *H. latus* Asm., *Heterostius convexus* Asm., *H. ingens* Asm., *Asterolepis estonica* Gross, *Byssacanthus dilatatus* Eichw., *Homacanthus gracilis* (Eichw.), *Nodocosta pauli* Gross, *Haplacanthus marginalis* Ag., *Devononchus concinnus* Gross, *Porolepis posnantiensis* Kade, *Clyptolepis* sp. sp., *Osteolepididae* inc. gen., *Dipterus* sp. sp., *Orvikuina vardiaensis* Gross.

В верхнетартуских слоях найдены: *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon), *Ganosteus stellatus* Rohon, *Yoglinia bergi* Obr., *Psammolepis* sp., *Tartuosteus maximus* Mark, *Homostius* sp. n., *Heterostius* sp. n., *Holonema härmae* Mark, *Actinolepis tuberculata* Ag., *Coccosteus markae* sp. n., *Asterolepis dellei* Gross, *Clyptolepis* sp., *Hamodus lutkevitchi* Obr., *Osteolepididae* inc. gen., *Dipterus* sp.

Изучение коккостеид подтверждает правильность такого подразделения на ниже- и верхнетартуские слои.

Для нижнетартуских слоев характерен *C. grossi* sp. n., известный из Ленинградской области и Эстонии. Для верхнетартуских слоев характерен *C. markae* sp. n. Остатки последнего вида достаточно хорошей сохранности встречены только в Эстонии.

Рыбы пярнуских, наровских и тартуских слоев образуют тесно связанные друг с другом фаунистические комплексы. Во всех слоях встречается *Actinolepis tuberculata*, который появляется в пярнуских слоях, обилен в наровских и типичен для тартуских. Род *Heterostius*, по-видимому, появляется в наровских слоях. Наровским и тартуским слоям общи плавниковые шипы и чешуи акантодов, *Asterolepis estonica*, *Byssacanthus dilatatus* (см. Д. Обручев, 1951).

Гауьские слои в типичном развитии наблюдаются на реках Гауе и Брасле в Латвии. По литологическим данным и по ихтиофауне выделяются нижегауьские и вышегауьские слои. В гауьских слоях наблюдается резкое изменение состава ихтиофауны, говорящее об имеющемся здесь перерыве. Только плавниковые шипы *Devononchus concinnus*, встречающиеся во всех предшествующих слоях, известны также и из гауьских слоев. Остальная ихтиофауна новая и очень характерная.

Ихтиофауна нижегауйских слоев: *Psammolepis paradoxa* Ag., *Psl. abavica* Mark, *Homostius* sp. n., *Livosteus grandis* (Gross), *Plourdosteus panderi* sp. n., *Asterolepis ornata* Eichw., *Laccognathus panderi* Gross. Коккостеиды *Livosteus grandis* и *Plourdosteus panderi* встречаются только в нижегауйских слоях и выше и ниже по разрезу не встречаются.

Ихтиофауна верхнегауйских слоев: *Psammolepis paradoxa* Ag., *P. venyukovi* Obr., *P. heteraster* Gross, *P. alata* Obr., *Plourdosteus livonicus* (Eastm.), *Asterolepis ornata* Eichw., *Devononchus concinnus* Gross, *Haplacanthus ehmannensis* Gross, *Laccognathus panderi* Gross, *Glyptolepis baltica* Gross, *Panderichthys rhombolepis* (Gross), *Osteolepididae* inc. gen., *Dipterus crassus* Gross, *Hybosteus mirabilis* Gross.

По данным Д. В. Обручева (1953), изменение состава ихтиофауны намечает границу между средним и верхним девонном, которую можно провести по фаунистическому перерыву между тартускими и гауйскими слоями.

При сравнении разрезов Главного девонского поля с рейнским и с шотландским эта граница хорошо выдерживается.

В рейнском разрезе три рода позволяют говорить о сходстве фауны наровских и тартуских слоев с фауной нижней части стрингоцефаловых слоев Западной Европы: *Gerdalepis rhenana* (близкая к *Pterichthys*), *Byssacanthus* и *Heterostius*. В верхней части стрингоцефаловых слоев ихтиофауна почти неизвестна, поэтому сопоставление с ней пока невозможно.

Шотландский средний древний красный песчаник заключает обильную ихтиофауну, аналогичную наровско-тартуской. В нем встречаются *Pterichthys*, *Homostius*, ряд акантодов и остеолепиды.

На этих слоях с угловым несогласием залегает верхний древний красный песчаник, в низах которого найдены остатки рыб, подобные гауйским: *Asterolepis maxima* Ag., *Coccosteus magnus* Tr., *Psammolepis tessellata* Tr., а в верхних слоях, как и в подснетогорских, *Asterolepis* и *Bothriolepis*, найденные вместе.

Таким образом, средний и верхний древний красный песчаник Шотландии разделены перерывом и несогласием, совпадающим с перерывом между тартускими и гауйскими слоями.

Новые данные по коккостеидам дополняют и уточняют схему сопоставления разрезов среднего и верхнего древнего красного песчаника Ленинградской области, Прибалтики и Шотландии (Д. Обручев, 1951). Изменения родового и видового состава коккостеид в пределах тартуских и гауйских

слоев подтверждают правильность подразделения этих слоев на нижние и верхние.

Начиная с гауйских слоев нижнефранского подъяруса изменяется родовой состав коккостенд. Род *Coccosteus*, характерный для наровских и тартуских слоев, заменяется родами *Livosteus* и *Plourdosteus*.

Остатки рода *Plourdosteus* известны из всех слоев нижне- и среднефранского подъярусов, за исключением чудовских и бургских, остатки рода *Livosteus* — только из нижнегауйских слоев. *Livosteus grandis* (Gross), найденный в Латвии, встречается вместе с *Plourdosteus panderi* sp. n. В верхнегауйских и подснетогорских слоях распространен *Plourdosteus livonicus* (Eastm.), остатки которого найдены в Ленинградской области, в Латвии и Эстонии.

Ихтиофауна подснетогорских слоев имеет некоторые общие формы с гауйскими слоями и вместе с тем содержит уже типичные верхнедевонские роды *Bothriolepis* и *Psammosteus*. В. Гросс (W. Gross, 1942) отмечает присутствие в подснетогорских слоях остатков *Coccosteus* sp. indet., которые предположительно относит к *Plourdosteus livonicus*.

Ихтиофауна подснетогорских слоев: *Psammolepis undulata* Ag., *Psammolepis* sp. indet., *Psammosteus tessellatus* (Preobr.), *P. levis* Obr., *P. praecursor* Obr., *Coccosteus livonicus* (Eastm.), *Asterolepis radiata* Rohon, *Bothriolepis prima* Gross, *B. obrutschewi* Gross, *Devononchus concinnus* Gross, *Panderichthys rhombolepis* Gross, *Laccognathus panderi* Gross, *Osteolepididae* inc. gen., *Eusthenopteron säve-söderberghi* Jarvik, *Glyptolepis baltica* Gross, *Holoptychius* sp.

Ихтиофауна вышележащих снетогорских слоев: *Psammosteus maeandrinus* Ag., *Plourdosteus mironovi* (Obr.), *Ptyctodus obliquus* Pander, *Chelyophorus pskovensis* Obr., *Rhynchodus* sp., *Bothriolepis panderi* Lahusen, *B. cellulosa* Pander, *Grossilepis tuberculata* (Gross), *Haplacanthus perseensis* Gross, *Latvius grewingki* (Gross), *Onychodus rolandi* (Gross), *Eusthenopteron säve-söderberghi* Jarvik, *Glyptolepis* sp., *Holoptychius* sp., *Rhinodipterus secans* (Gross), *Griphognathus minutidens* Gross, *Moythomasia perforata* Gross.

В последующих псковских слоях Ленинградской области ихтиофауна известна из местонахождений, где имеется чередование известняков с глинами и песчаниками. Такие местонахождения известны по рекам Сясь, Волхов, Оредеж, откуда известны *Plourdosteus mironovi* (Obr.), *Ptyctodus obliquus* Pander, *Rhynchodus* sp., *Eusthenopteron säve-söderberghi* Jarvik, *Dipterus* sp., *Conchodus jerofejewi* (Pander).

Plourdosteus mironovi является единственной формой коккостеид Главного девонского поля, известной из морских отложений.

Из ихтиофауны чудовских слоев известен только род *Ptyctodus*, характерный для морских отложений верхнего девона.

Разграничить по остаткам ихтиофауны вышележащие слои — шелонские, свинордские и ильменские — невозможно; для них характерна следующая ихтиофауна: *Psammosteus megalopteryx* (Trd), *P. pectinatus* Obr., *Plourdosteus trautscholdi* (Eastm.), *Dinichthys egloni* O. Obr., *Holoneuma radiatum* (Obr.), *Gyroplacosteus panderi* Obr., *Bothriolepis panderi* Lahusen, *Osteolepididae* inc. gen., *Glyptolepis* sp., *Holoptychius* sp., *Eusthenodon wenjukovi* (Rohon), *Panderichthys stolbovi* Vorob., *Dipterus verneuili* Pander. Наиболее характерны *Psammosteus megalopteryx* (Trd) и *Plourdosteus trautscholdi* (Eastm.).

В шелонских слоях кроме *P. trautscholdi* (Eastm.) встречены остатки *Dinichthys egloni* O. Obr. — наиболее древнего представителя динихтиид на территории СССР.

В вышележащих слоях род *Plourdosteus* не встречается.

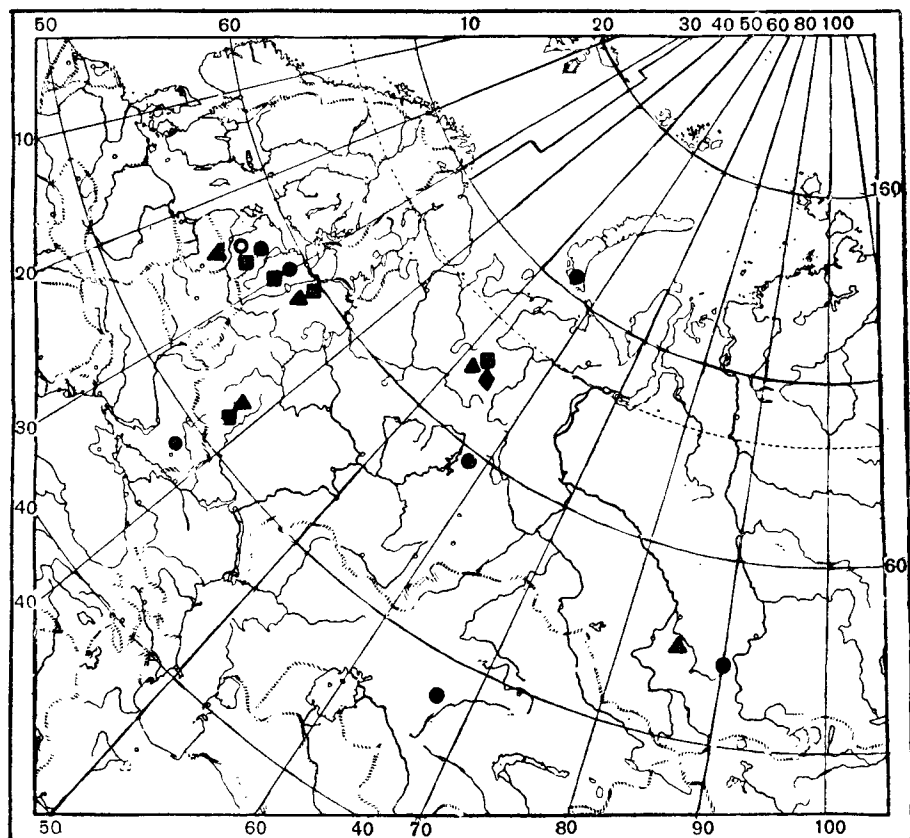
Динихтииды распространены в шелонских слоях франского яруса (*Dinichthys egloni* O. Obr.) и в фаменском ярусе Главного и Центрального девонских полей, откуда коккостеиды уже неизвестны. В Главном девонском поле динихтииды известны из ионишских (*Dinichthys* sp. 3) и жагарских (*Dinichthys* sp. 4) слоев Литвы.

Указание на присутствие в горизонте «h» Латвии (слои, синхроничные с билловскими и надбилловскими слоями Главного девонского поля) *P. trautscholdi* (Тихонович, 1951, стр. 40) нужно признать ошибочным, так как распространение рода *Plourdosteus* ограничено нижней частью франского яруса.

Рыбные фауны Центрального девонского поля и Южного Тимана изучены значительно слабее ихтиофауны Главного девонского поля. Они отличаются большим своеобразием, являясь в основном морскими, в отличие от преимущественно пресноводной фауны Главного девонского поля, что затрудняет параллелизацию с последней.

В Центральном девонском поле остатки коккостеид и динихтиид известны (но еще не изучены) из семилукских, воронежских и евлановских слоев франского и задонских и данково-лебедянских слоев фаменского ярусов. Выше семилукских слоев коккостеиды не встречаются. Начиная с евлановских слоев встречаются остатки динихтиид. Из евлановских

слоев известны остатки *Dinichthys* sp. 1, в задонских слоях встречаются остатки *Dinichthys* sp. 2. В данково-лебедянских слоях остатки динихтиид найдены в орловско-сабуровской



Условные обозначения.

- *Coccoosteus*; ■ *Plourdosteus*; ▲ *Dinichthys*;
○ *Livosteus*; ◆ *Timanosteus*

Рис. 2. Карта распространения коккостейд и динихтиид в девоне СССР.

толще (*Dinichthys machlaevi* O. Obr.), которая синхронизируется с жагарской подсвитой Литвы.

На Южном Тимане коккостейды (*Timanosteus tchernyshevi* Rohon) встречаются в морских доманиковых слоях, синхроничных с семилукскими слоями Центрального девонского поля и комплексом шелонских — ильменских слоев

Главного девонского поля. Из верхнего девона Южного Тимана в данной работе описываются коккостейды: *Plourdosteus timanicus* sp. n., *Plourdosteus* sp. 1 и *Plourdosteus* sp. 2. Из ухтинских слоев, синхроничных с евлановскими слоями Центрального девонского поля, известны остатки динихтиид (*Dinichthys licharevi* O. Obr.).

Кроме вышеупомянутых форм коккостейд и динихтиид из Главного девонского поля, Центрального девонского поля и Южного Тимана, остатки коккостейд известны и из других районов распространения девонских отложений. В илеморовских слоях живетского яруса Минусинской котловины найдены остатки *Coccosteus* sp. и проблематические остатки *Arthrodira* (Д. В. Обручев, 1941). В жаксыгонской свите франского яруса Центрального Казахстана впервые найдены остатки *Coccosteus?* sp. (О. П. Обручева, 1955). Остатки *Coccosteus?* sp. известны также с Новой Земли (Д. В. Обручев, 1934), с западного склона Урала, с р. Усьва (стр. 82). По данным Д. В. Обручева (1947), остатки коккостейд известны из Донецкого бассейна (рис. 2). Остатки коккостейд из Центрального Казахстана, с Новой Земли, с западного склона Урала и из Донецкого бассейна представлены единичными экземплярами костей неполной сохранности, поэтому для более полного изучения этих форм необходимы дополнительные сборы.

ГЛАВА III

МОРФОЛОГИЯ КОККОСТЕИД

В главе подробно разбирается морфология коккостеид. Морфологические особенности динихтиид даются при описании семейства *Dinichthyidae*.

Коккостеиды — водные низшие челюстноротые животные, голова и передняя часть туловища которых заключены в костный наружный панцирь кожного происхождения. Панцирь яв-

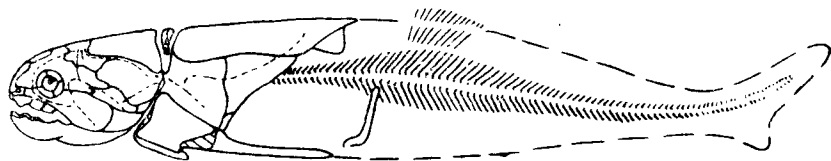


Рис. 3. Реконструкция *Plourdosteus trautscholdi* (Eastm). $\times 1/3$

ляется защитой для мягких частей тела и местом прикрепления головной и туловищной мускулатуры. Он состоит из отдельных костей, соединенных друг с другом шовными поверхностями. Кости скульптурированы на поверхности бугорками одинаковых или разных размеров. Форма костей варьирует, что объясняется индивидуальной и возрастной изменчивостью.

В строении панциря различных представителей коккостеид при крайнем постоянстве общего плана строения, свойственного всем артродирам, наблюдаются различия в величине, форме и расположении отдельных костей, в характере скульптуры, в расположении борозд боковой линии.

В основу изучения морфологии коккостенд был положен *Plourdosteus trautscholdi* (Eastm.) из шелонских слоев Ленинградской области, по которому имеющийся материал хорошей сохранности позволил сделать реконструкцию панциря (рис. 3) и дать подробное описание составляющих его костей.

В работе употребляются следующие названия костей и борозд системы боковой линии.

Кости головного панциря¹

Anterior supragathale (ASG) — передняя верхнечелюстная,
articulare (Ar) — сочленовная,
centrale (C) — центральная,
infragathale (IG) — нижнечелюстная,
marginale (M) — краевая,
nuchale (N) — затылочная,
pineale (P) — пинеальная,
paranuchale (PN) — боковая затылочная,
praeorbitale (PrO) — предглазничная,
postmarginale (PM) — закраевая,
postnasale (PtN) — заносовая,
postnuchale (PtNuch) — зазатылочная,
postorbitale (PtO) — заглазничная,
postsuborbitale (PSO) — задняя подглазничная,
posterior supragathale (PSG) — задняя верхнечелюстная,
quadratum (Q) — квадратная,
rostrale (R) — роstralная,
suborbitale (SO) — подглазничная.

Кости туловищного панциря

Anterior dorso-laterale (ADL) — передняя спинно-боковая,
anterior laterale (AL) — переднебоковая,
anterior medio-ventrale (AMV) — передняя средневентральная,
anterior ventro-laterale (AVL) — передняя вентрально-боковая,
interlaterale (IL) — межбоковая,
medio-dorsale (MD) — спинная,
posterior dorso-laterale (PDL) — задняя спинно-боковая,

¹ Своеобразное строение панциря артродир делает невозможным проведение гомологии его костей с костями других групп рыб, поэтому многие названия костей основаны на их относительном положении в панцире.

posterior medio-ventrale (PMV) — задняя средневентральная,
posterior laterale (PL) — задняя боковая,
posterior ventro-laterale (PVL) — задняя вентрально-боковая,
spinale (Sp) — спинальная.

Борозды системы органов боковой линии

Canalis centralis (cc) — центральная,
can. dorsalis (dc) — спинная,
can. infraorbitalis (ifc) — подглазничная,
can. jugalis (juc) — скуловая,
can. lateralis (lc) — собственнобоковая,
middle pit line (mp) — средняя ямочная линия,
can. oralis (oc) — ротовая,
can. praeopercularis (poc) — предкрышечная,
posterior pit line (pp) — задняя ямочная линия,
can. supraorbitalis (soc) — надглазничная,
commissura supratemporalis (slc) — надвисочная,
can. ventralis (vc) — брюшная.

1. НАРУЖНЫЙ СКЕЛЕТ

Наружный скелет коккостеид представлен панцирем, состоящим из головного и туловищного отделов (рис. 4—8), покрывающих головную и переднюю часть туловища.

а) Общая характеристика отделов панциря.

Головной панцирь (рис. 4, 6) шестиугольный, трапециеобразной формы, уже в передней части, назад расширяется. Он состоит не менее, чем из 37 отдельных костей, которые покрывают всю голову, оставляя отверстия для глаз, ноздрей и рта. Три непарные кости расположены по средней линии, остальные образуют 17 пар. Кости головного панциря можно разделить на комплекс костей, образующих крышу черепа, и на комплекс костей боковой части головы. Глаза защищены склеротическими кольцами, состоящими из 4 костных пластинок. На пинеальной кости расположено пинеальное отверстие. Челюстные кости сильно отличаются от челюстей костных рыб, представляя собой пластинки с зубообразными отростками.

Голова, помимо сочленения основной затылочной части черепа с позвоночником, сочленяется с туловищем посредством своеобразного шейного сочленения между головным и туло-

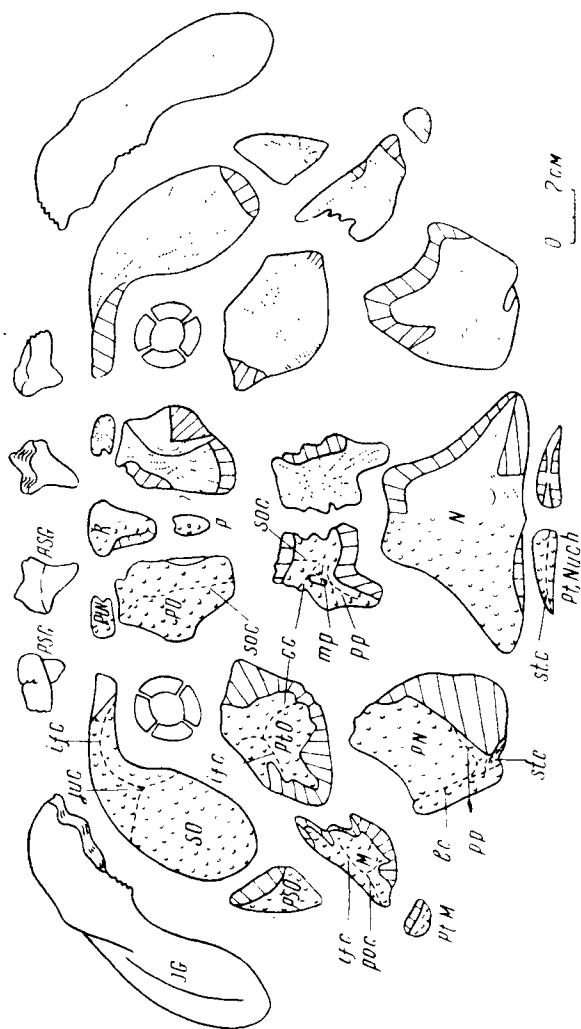


Рис. 4. Кости и борозды органов боковой линии головного панциря *Plourdosteus trautscholdi*: ASG — anterior supragnathale; IG — infragnathale; C — centrale; M — marginale; N — nuchale; PN — panuchale; P — pineale; PO — praeorbitale; PtM — postmarginal; PtN — postnasale; PtNuch — postnuchale; PtO — postorbital; PtSO — postsupragnathale; SO — supragnathale; lc — can. lateralis; cc — can. centralis; ifc — middle pit line; poc — can. infraorbital; juc — can. jugalis; pp — posterior pit line; soc — can. supraorbital; stc — can. supratorporalis

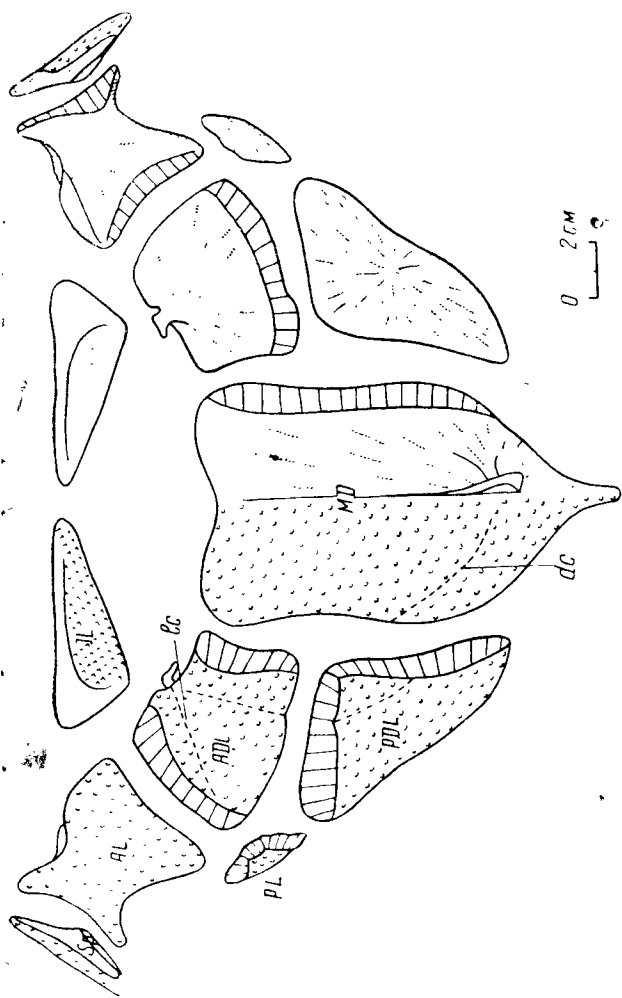


Рис. 5. Кости и борозды органов боковой линии спинного панциря *Plourdosteus trautscholdi*: *ADL* — anterior dorso-laterale; *AL* — anterior laterale; *IL* — interlaterale; *MD* — medio-dorsale; *PDL* — posterior dorso-laterale; *PL* — posterior laterale; *SP* — spinalis dorsalis; *dc* — dorsalis dorsalis

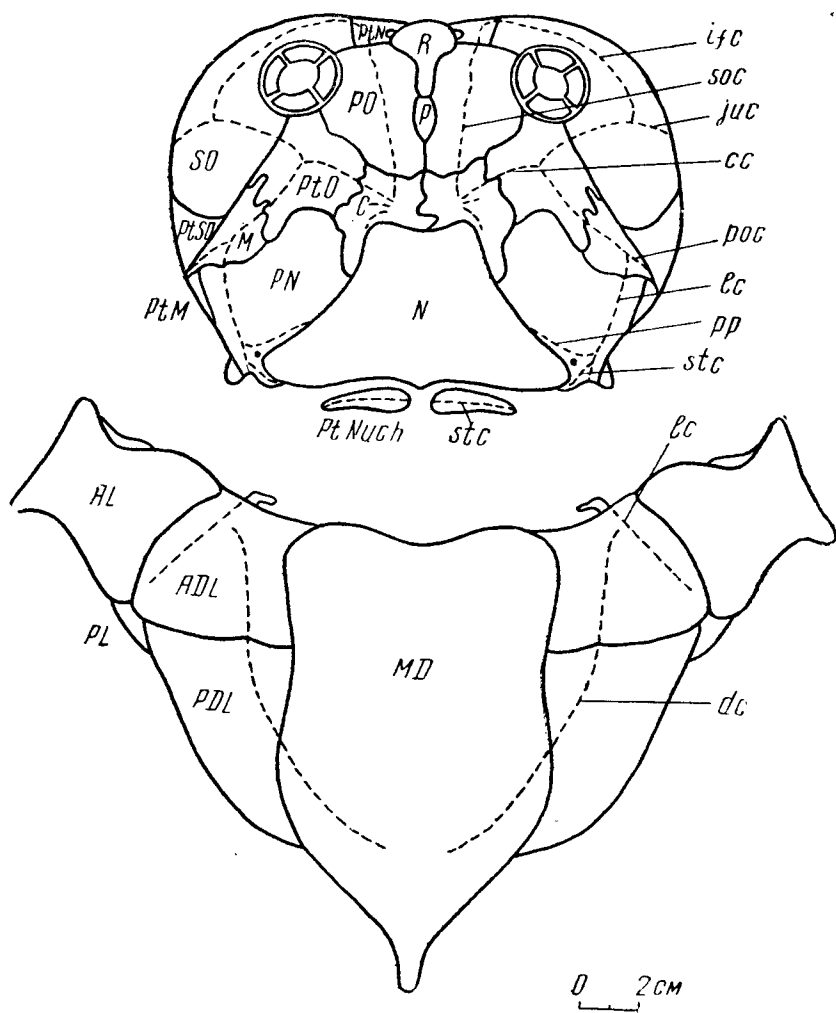


Рис. 6. Реконструкция головного и спинного панцирей *Plourdosteus trautscholdi*.
Обозначения костей и борозд органов боковой линии см. на рис. 4 и 5

вищным отделом панциря, которое представлено сочленовными мышечками на anterior dorso-lateralia и сочленовными ямками на paranuchalia. У артродир голова, вероятно, могла подниматься, чтобы увеличить раскрытие рта при захватывании добычи. Остатков жаберных дуг не найдено. А. Е. Гейнц (А. Heintz, 1931) предполагает, что жабры у артродир помещались сзади нижней части головного панциря, так что жаберное отверстие лежало между головным и туловищным панцирем, а кости anterior lateralialia образуют заднюю стенку жаберной полости.

К костям крыши черепа относятся шесть парных костей: paranuchalia, marginalia, postmarginalia, centralia, postorbitalia, praeorbitalia и три непарных кости: nuchale, pineale и rostrale.

К боковым костям головы относятся пять пар щечных и верхнечелюстных костей: suborbitalia, post-suborbitalia, post-nasalialia, anterior- и posterior supragathalia, одна пара нижнечелюстных inragathalia, к которым изнутри прилегают articularia.

Кости боковой части головы были рыхло связаны с крышей черепа и менее прочно между собой, чем кости крыши черепа, поэтому они встречаются редко и изолированными друг от друга. Взаимное положение и соотношение боковых костей в структуре головы является наиболее спорным вопросом.

Туловищный панцирь окружает кольцом переднюю часть туловища. Он шире в передней части, суживается в заднем направлении, содержит 19 костей: три непарных и восемь пар парных. Делится на спинной и брюшной отделы, в месте соединения которых он короче всего.

Спинной отдел панциря (рис. 5, 6, 9) состоит из девяти костей: непарной medio-dorsale и четырех пар боковых: anterior dorso-lateralialia, posterior dorso-lateralialia, anterior lateralialia и posterior lateralialia.

Спинной панцирь поперечно дугообразно изогнут, углы наклона боковых крыльев medio-dorsale дают представление о форме и высоте тела животного. Так, например, углы наклона боковых крыльев medio-dorsale: Спереди Сзади

Plourdosteus trautscholdi
Proudosteus mironovi

120° 110°
85° 70°

Следовательно, у *P. trautscholdi* более уплощенная форма тела, чем у *P. mironovi*, который, вероятно, являлся лучшим пловцом (рис. 9).

К килю, расположенному на нижней стороне medio-dorsale,

прикреплялась мускулатура, поднимавшая голову. У *Plourdosteus* и *Coccosteus* задний край киля вертикален.

Anterior dorso-laterale несет сочленовный мыщлок, дающий возможность точно определить наклон кости в панцире.

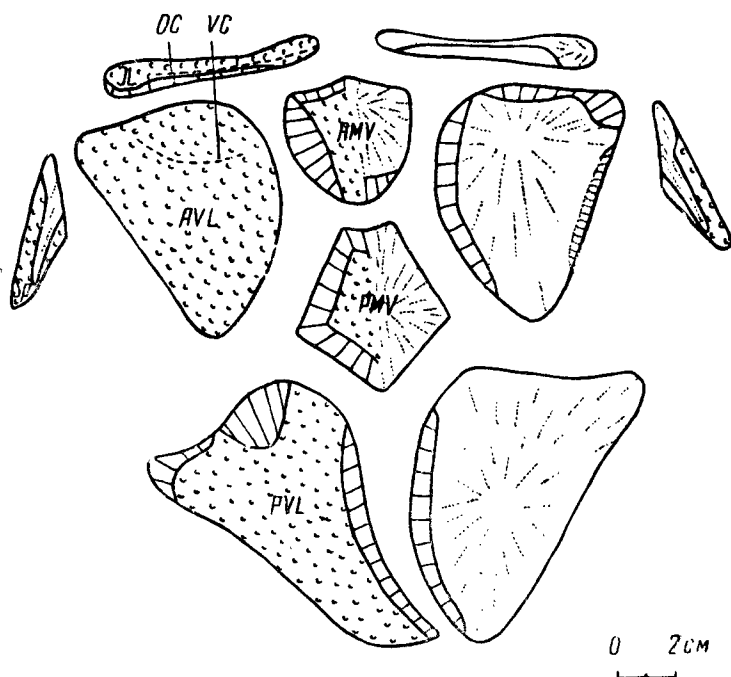


Рис. 7. Кости и борозды органов боковой линии брюшного панциря *Plourdosteus trautschioldi*: AMV — anterior medio-ventrale; AVL — anterior ventro-laterale; IL — interlaterale; PMV — posterior medio-ventrale; PVL — posterior ventro-laterale; Sp — spinale; oc — canalis oralis; vc — can. ventralis

Кость слегка изогнута, сочленовный мыщлок находится по середине ее переднего края. Ось, соединяющая левый и правый сочленовные мыщелки, должна быть точно горизонтальна.

Брюшной отдел туловищного панциря (рис. 7, 8, 9) состоит из восьми костей: трех парных — interlateralia и anterior и posterior ventro-lateralia и двух непарных — anterior и posterior medio-ventralia. Кости брюшного панциря уплощенные, следов деформации и трещин, встречас-

мых на костях головного и спинного панциря, обычно меньше. Брюшной панцирь защищает брюшную часть рыбы и значительную часть глотки. По ширине брюшного панциря можно определить истинную ширину туловища рыбы.

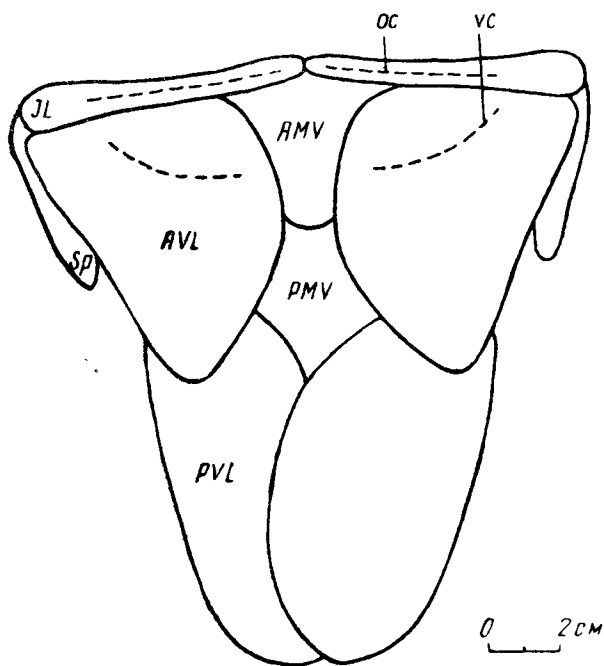


Рис. 8. Реконструкция брюшного панциря *Plourdovius ircutischoldi*.

Обозначения костей и борозд органов боковой линии см. на рис. 7

Между спинным и брюшным отделами туловищного панциря вклиниваются боковые шипы (spinalia), отходящие от тела под некоторым углом, увеличивая нижнюю поверхность тела. Тяжелой передней части тела, закрытой панцирем, была необходима большая поддерживающая поверхность.

Сзади spinale между костями anterior laterale и anterior ventro-laterale расположены удлиненные отверстия, через которые выходили грудные плавники, прикреплявшиеся к хрящевому scapulocoracoideum.

б) Система борозд органов боковой линии

На головном и туловищном отделе панциря каналы органов боковой линии имеют вид открытых борозд, врезанных в поверхностный слой кости. Они расположены по единому плану у всех коккостеид и динихтиид (рис. 4—8) и состоят из двух типов борозд, глубоких и мелких. Большинство этих

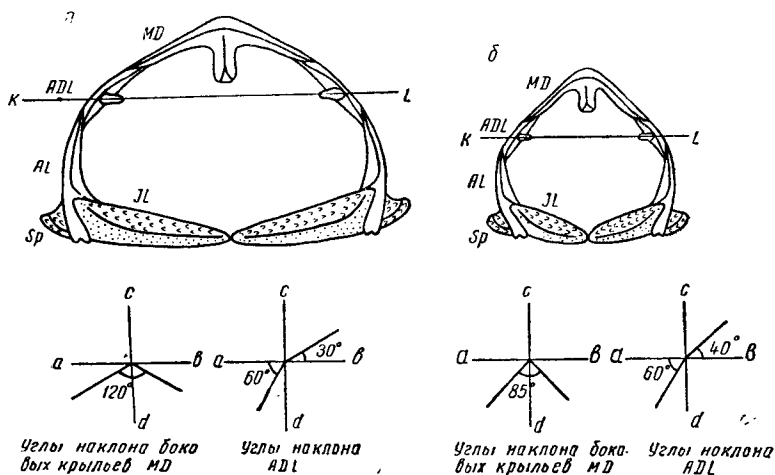


Рис. 9. Вид туловищного панциря спереди: а — *Ploukdosteus trautscholdi*; б — *Plourdosteus mironovi*. ADL — anterior dorso-laterale; AL — anterior laterale; IL — interlaterale; MD — medio-dorsale; Sp — spinale; KL — ось движения головы

борозд гомологизируется с каналами и ямочными линиями других рыб.

При наличии нескольких борозд на кости точка их разветвления находится в центре окостенения, и борозды никогда не пересекают лучи окостенения.

На костях centralia количество борозд изменчиво. Так, например, в дополнение к надглазничным и центральным бороздам, проходящим по centralia всех известных видов коккостеид и динихтиид, у *P. mironovi* намечается борозда средней ямочной линии, а у *P. trautscholdi* и *P. timanicus* наблюдаются борозды и средней и задней ямочных линий.

На имеющемся материале удалось установить наличие надвисочных борозд на *rapapuchalia*.

Надвисочные борозды на *rapapuchalia* отходят от собственно боковых борозд, немного позади отверстия эндолимфатического канала. Они мельче последних и борозд задних ямочных линий. Надвисочные борозды могут более (*P. trautscholdi*) или менее (*C. grossi*) круто или совсем не изгибаться у своего основания (*P. mironovi*), иметь вид слегка волнистых (*P. trautscholdi*, *C. grossi*) или прямых (*C. markae*, *P. mironovi*) линий, идущих в направлении *postnuchalia*.

2. КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О ВНУТРЕННЕМ СКЕЛЕТЕ КОККОСТЕИД

Внутренний скелет коккостеид был хрящевым и в ископаемом состоянии не сохранялся. Мозг был заключен в эндокраний (хрящевую коробку), следы которого видны на внутренней стороне костей крыши головы.

Э. Стеньше (E. Stensiö) на основании изучения (*Macroptalichthys* (1925), *Rhinosteus* (1942) и *Kujdanowiaspis* (1942)) показал, что *Arthrodira* по строению эндокrania близки, с одной стороны, к *Antiarchi*, а с другой — к *Elasmobranchii*.

Посткраниальный скелет изучен А. Е. Гейнцем у *C. decipiens* (А. Heintz, 1938). Тела позвонков не известны, но имелись хорошо обызвестленные невральные и гемальные дуги. Ряд хрящей над позвоночником указывает на присутствие одного спинного плавника, но, возможно, был и второй спинной плавник.

Существовала вентральная пластинка, служившая, вероятно, поддержкой для анального плавника, и тазовый пояс, расположенный впереди вентральной пластинки в виде парного плуговидного элемента, со следами брюшного плавника. На некоторых экземплярах остатков рыб заметны признаки грудных плавников, поддерживаемых хрящевыми *radialia*, которые помещались сзади *spinale* в отверстии между *anterior laterale* и *anterior ventro-laterale*.

В наших коллекциях имеется тазовый пояс *P. trautscholdi*, представленный длинной, тонкой костью S-образной формы с расширенным нижним концом, к которому прикреплялись хрящевые лучи.

Задняя часть позвоночного столба была отклонена вверх, что указывает на существование гетероцеркного хвоста. Были наблюдаемы маленькие чешуи, лежащие довольно тесно друг к другу и напоминающие плакоидную чешую *Elasmobranchii*.

3. ХАРАКТЕР ОРНАМЕНТА (СКУЛЬПТУРЫ) КОСТЕЙ

Кости панциря с поверхности орнаментированы бугорками, которые у разных видов коккостеид и динихтиид различны по размерам, форме, плотности распределения. Для каждого вида характерен определенный характер орнамента, который выдерживается на всех костях панциря, за исключением вертикальной части кости *interlaterale*, образующей заднюю стенку жаберной полости (табл. I, фиг. 1—4; табл. II, фиг. 1—4; табл. III, фиг. 1—3).

Бугорки покрывают только наружную поверхность костей, за исключением острия *medio-dorsale*, на котором у некоторых видов они заходят и на внутреннюю поверхность. У коккостеид в вертикальном разрезе кости бугорки располагаются слоями, причем наблюдается постепенное увеличение размеров бугорков изнутри наружу, т. е. размеры бугорков пропорциональны общим размерам рыбы. Небольшие бугорки молодых экземпляров с увеличением размеров тела рыбы соответственно увеличивались. Не все слои бугорков сохраняются, нижние слои подвергаются резорбции и перестраиваются в слой губчатой кости.

У коккостеид размеры бугорков пропорциональны размерам тела животного. Например, у маленького вида *C. orvikui* бугорки мелкие, круглые, относительно крупны и высоки они только на заднем острие *medio-dorsale*, где они торчат по краям и на конце заходят на внутреннюю сторону; у *L. grandis*, крупной формы, бугорки крупные, плоские, до 3 мм в диаметре.

У представителей рода *Coccosteus* бугорки обычно пезвездчатые или малозвездчатые, у *Plourdosteus* — более или менее звездчатые. Бугорки могут быть расположены беспорядочно (*L. grandis*, *P. livonicus*, *P. trautscholdi*) или чаще (*C. grossi*, *C. markae*, *P. timanicus*, *P. mironovi*) на одной и той же кости в одних местах бугорки располагаются беспорядочно, в других — собраны по несколько штук в ряды, параллельные краям костей, причем в центральных частях костей бугорки обычно мельче и расположены плотнее, чем в краевых зонах, где они крупнее и реже расположены.

У динихтиид бугорки становятся мельче с увеличением размеров тела рыбы и исчезают совсем у поздних крупнейших форм.

Более подробное описание характера орнамента отдельных видов дается в диагнозах видов и при описании костей.

4. ОПИСАНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ КОСТЕЙ ПАНЦИРЯ

В описание костей панциря включены особенности строения костей, общие для всех представителей коккостенд.

Описание проводится по следующему плану: 1) относительное положение кости в панцире; 2) форма кости; 3) степень и характер сохранности; 4) особенности орнамента; 5) перечисление граничащих костей; 6) место шовных поверхностей и их характер; 7) особенности строения наружной поверхности; 8) расположение борозд органов боковой линии; 9) особенности строения внутренней поверхности; 10) положение центра окостенения; 11) схема измерений кости (только для тех костей, которые можно измерить по определенным направлениям).

В литературе обычно приводятся размеры костей без указания направлений, по которым эти измерения были проведены. При отсутствии фотографии или рисунка может создаваться неправильное представление о форме кости. В работе при измерениях за длину кости принимается обычно наибольшее расстояние вдоль средней линии между передним и задним краем, за ширину — наибольшее расстояние между наружной и внутренней поверхностями (рис. 11, 12, 13, 15, 16).

В систематической части план описания отдельных костей меняется и строится по следующему плану: 1) количество экземпляров; 2) форма кости, степень сохранности, индивидуальная и возрастная изменчивость, сравнение с костями других видов; 3) характер орнамента; 4) особенности строения наружной поверхности; 5) особенности строения внутренней поверхности; 6) размеры в миллиметрах.

Одновременно со сравнительно-морфологическим описанием костей приводится возможный анализ их функционально-адаптивных особенностей.

а) Описание костей головного панциря

Nuchale (N, затылочная кость) (табл. IV, фиг. 2а, 2б, 10а, 10б; табл. VI, фиг. 2; табл. VII, фиг. 3; табл. VIII, фиг. 1—2; табл. IX, фиг. 4; табл. XI, фиг. 2; рис. 10, 11, а, б, 20, а, б, 26, 28, 29, а, б, 33, 34, 35) самая большая и массивная кость головы, трапециеобразной формы, уплощенная в передней и сводчатая в задней части. Задний край может быть длиннее переднего в 2—4 раза. Передний край слегка вогнут или округлый.

Форма кости у некоторых видов *Plourdosteus* с возрастом меняется, изменяется отношение ширины к длине и с увеличе-

нием толщины кости у некоторых взрослых форм образуется горбовидное утолщение в середине задней части кости. Задний край кости вогнутый, слабовыпуклый или выпуклый (у молодых экземпляров) с шипом на середине.

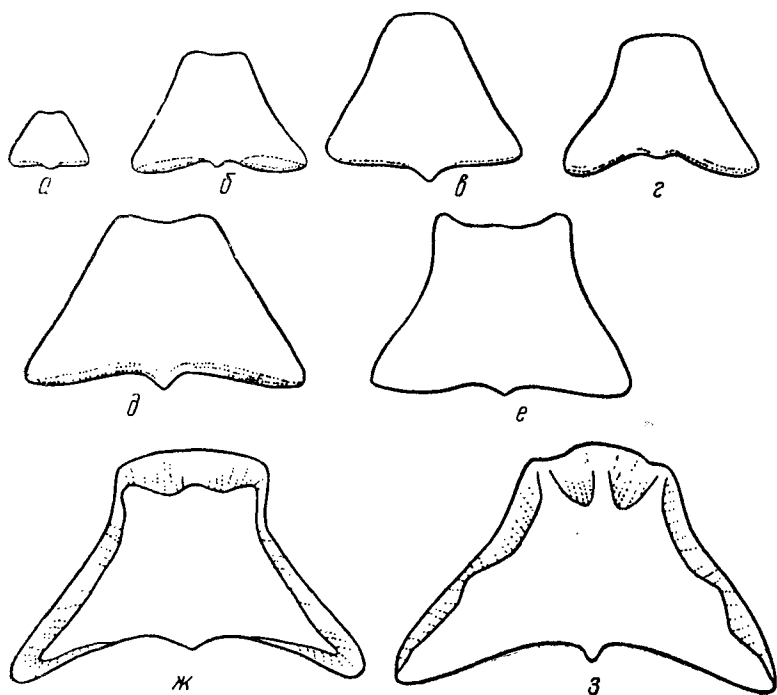


Рис. 10. Форма костей puchale: а — *Coccosteus orvikui*; б — *Coccosteus markae*; в — *Plourdosteus livonicus*; г — *P. mironovi*; д — *P. trautscholdi*; е — *P. timanicus*; ж — *Dinichthys licharevi*; з — *Dinichthys* sp. 2

Угол наклона боковых крыльев кости к горизонтальной поверхности меняется у разных видов от 30 до 55°.

Для каждого вида характерен свой орнамент. У одних видов бугорки расположены равномерно, у других — они мельче в середине кости, крупнее по периферии. У некоторых форм близ заднего края бугорки сливаются в валики параллельно этому краю. На некоторых образцах верхний туберкулированный слой разрушен и под ним видны слои с более мелкими бугорками.

Кость граничит с костями *centrale*, *paranuchale* и *postnuchale*. Шовные поверхности для *postnuchale* лежат на наружной стороне кости у заднего края. У молодых форм эти поверхности резко отделяются от скульптурированной части кости, у старых их границы делаются расплывчатыми. *Postnuchalia* закрывали свободное пространство между *nuchale* и *medio-dorsale*.

Шовные поверхности для *paranuchale* и *centrale* лежат на внутренней стороне кости. Ширина их колеблется от нешироких полосок до поверхностей, занимающих до $\frac{1}{3}$ всей внутренней стороны.

Шовные поверхности для *paranuchale* расположены на латеральных краях, в переднем направлении расширяются. У некоторых форм они имеют вид узенькой полоски с наибольшей шириной посредине и заходят на наружную сторону кости. Для соединения с *paranuchale* кроме шовных поверхностей имеются еще глубокие карманообразные вырезки близ заднего края, расположенные по бокам заднего шипа, от которого вперед идет срединный гребешок, иногда разветвляющийся у переднего конца.

С *centrale* кость соединяется шовной поверхностью, расположенной у переднего края кости, которая сливается с латеральными шовными поверхностями для *paranuchale*.

Границы шовных поверхностей резче обозначены у молодых форм, чем у старых.

В осевой части внутренней поверхности кости на расстоянии, различном у разных видов, начиная от половины длины кости и ближе к заднему краю, расположено открытое вперед овальное углубление с двумя ямками, назначение которых неясно. Это углубление у разных видов выражено по-разному: оно может быть более или менее глубоким и обычно резко выделяется в рельефе.

У переднего края, позади шовной поверхности для *centrale* симметрично расположены два отверстия, более или менее ясно заметные у разных видов. Центр окостенения находится между карманообразными вырезками для *paranuchalia*.

Postnuchale (*PtNuch*, зазатылочная кость). Две кости, расположенные между головным и туловищным панцирями, закрывали свободное пространство между *nuchale* и *medio-dorsale*. Они имеют продолговатую форму, расширенную у медиального края и покрытую бугорками. Вдоль них проходит надвисочная борозда, которая переходит с *paranuchale*.

В коллекции кости отсутствуют, но о наличии их в панци-

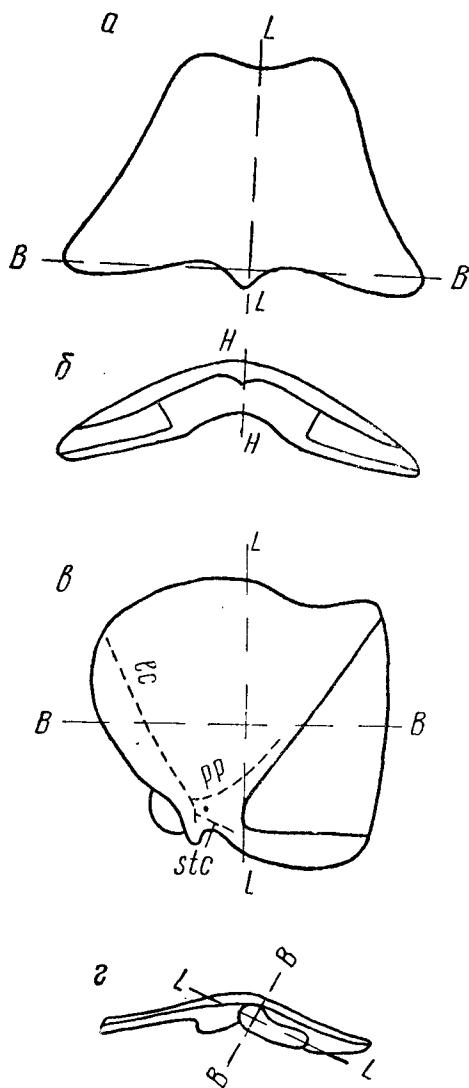


Рис. 11. Схемы измерения костей: *a—б* — nuchale, *в—г* — parapanuchale, *LL* — длина, *BB* — ширина, *HH* — высота, *lc* — canalis lateralis, *pp* — posterior pit line, *stc* — commissura supratemporalis

ре можно судить по шовным поверхностям, находящимся на наружной стороне переднего края medio-dorsale и на заднем крае nuchale. У молодых форм они отделяются от скульптурированной поверхности кости более резко, у старых — по расплывчатым границам.

Описаны postnuchalia только у *C. minor* (A. Heintz, 1938, S. 8, Fig. 1—2; Taf. 2, Fig. 1, кости «х»). Э. Стеньше (Stensiö, 1945, p. 59, pl. 12—13) гомологизует их со средними экстракапюлярными костями костных рыб.

Parapanuchale (PN, боковая затылочная кость) (табл. VI, фиг. 2; табл. IX, фиг. 7; рис. 11, в, г, 20, а, б). Вместе с nuchale образует задний край крыши черепа. Кость приблизительно четырехугольной формы с округлыми краями и массивной заднемедиальной частью, которая только и сохраняется в большинстве случаев. Утолщенный задний край несет продолговатую сочленовную ямку с расширенным латеральным концом (куда входит сочленовный отросток anterior dorso-laterale) и плоский шероховатый отросток (для подсочленовного от-

ростка anterior dorso-laterale). Тонкие, краевые части кости обычно отломаны.

Бугорки на имеющихся образцах расположены беспорядочно; у некоторых форм они мельче над центром окостенения. Кость граничит с костями nuchale, centrale, marginale и postmarginale (?) и у рода *Plourdosteus* с postorbitale.

Шовная поверхность для nuchale расположена на наружной стороне кости, занимает приблизительно $\frac{1}{3}$ всей ее площади. Она гладкая с двухступенчатой вырезкой, глубоко вдается в кость. На ее взломанной поверхности можно проследить эндолимфатический канал, который открывается небольшим отверстием на наружной стороне, несколько медиальнее разветвления каналов боковой линии. У *Plourdosteus* для соединения кости с centrale, postorbitale и marginale, а у *Coccosteus* и *Dinichthys* для соединения с centrale и marginale имеются шовные поверхности на краевых частях внутренней стороны, выраженные неясно.

По кости проходят две (у некоторых форм три) борозды системы боковой линии: задняя ямочная линия, идущая параллельно боковому краю nuchale (часто доходящая лишь до его середины), борозда собственно боковая, переходящая на marginale и anterior dorsolaterale, и надвисочная борозда. Последняя наблюдалась не у всех форм (может быть вследствие недостаточной сохранности образцов). Борозды соединяются друг с другом над центром окостенения у заднемедиального края под тупыми или острыми углами.

Рельеф внутренней поверхности сложный, ступенчатый. Так как тонкие краевые части кости часто обломаны, длину и ширину кости установить трудно. Обычно измеряется место наибольшей толщины у заднего края.

Marginale (М, краевая кость) (рис. 12,б; 36,в). Вместе с postmarginale и parannuchale образует задний боковой угол крыши черепа. Кость удлиненная, вздутая, свободная латеральная сторона несколько вогнута. У *Coccosteus* граничит с parannuchale, centrale, postorbitale, suborbitale и postmarginale, у *Plourdosteus* — со всеми этими же костями, кроме centrale.

На наружной стороне у переднего края расположены шовные поверхности с глубокими карманообразными углублениями для postorbitale. По медиальному краю у *Plourdosteus* расположена гладкая шовная поверхность для parannuchale, у *Coccosteus* для centrale и parannuchale, на заднем крае — шовная поверхность для postmarginale.

Шовная поверхность для suborbitale находится на внут-

ренной стороне кости у вогнутого латерального края. Невысоким ребрышком она отделяется от гладкой внутренней поверхности кости, вздутой по карманообразным углублениям. Кроме указанных шовных поверхностей имеется еще одна, расположенная на внутренней стороне заднего конца кости для соединения с *postorbitale*.

По кости проходят три борозды органов боковой линии, сходящиеся в середине кости и расположенные друг к другу под углом 120°: к центру отходит борозда собственно боковая, к заднелатеральному углу — борозда предкрышечная и третья борозда — подглазничная переходит с *postorbitale*.

Центр окостенения расположен в задней половине кости под вздутием для заднего отростка *postorbitale*. Наибольшая ширина кости в ее средней части. Толщина увеличивается в переднем направлении. На внутренней стороне хорошо выражены лучи окостенения.

Postmarginale (РМ, закраевая кость) найдена и описана у многих представителей *Arthrodira*, но в коллекции отсутствует. Она образует конечную точку наружного угла крыши черепа. Перекрывает *marginale* и *paranuchale* с внутренней и наружной стороны. На внутренней стороне этих костей шовные поверхности шире, чем на наружной.

По кости проходит предкрышечная борозда органов боковой линии, которая переходит на нее с *marginale*.

Centrale (С, центральная кость) (табл. IV, фиг. 9; табл. VIII, фиг. 6; рис. 12,а; 22,а). В крыше черепа занимает центральное положение, соединяясь со своей парой по медиальному зигзагообразному шву.

Относительные размеры кости у *Coccosteus* и *Plourdosteus* различны (больше у *Coccosteus* и меньше у *Plourdosteus*). Уменьшение размеров связано с большей шириной *postorbitale*, оттесняющего *marginale* от контакта с *centrale*. Кость слабовыпуклая, приблизительно четырехугольная, с извилистой неровной границей скульптурированной поверхности по переднему и заднему краю.

У *Coccosteus* кость граничит с *nuchale*, *paranuchale*, *marginale*, *postorbitale*, *praeorbitale* и медиальной стороной с *centrale* противоположной стороны. У *Plourdosteus* кость не граничит с *marginale*. Правое *centrale* перекрывает левое по шовной поверхности на наружной стороне левого *centrale*.

С *nuchale* и *paranuchale* кость соединяется по широким шовным поверхностям на наружной стороне заднего края, по которым эти кости перекрывают *centrale*. Шовные поверхности для *postorbitale* и *marginale* расположены на внутренней сто-

роне (наблюдать их на имеющемся материале было невозможно).

На наружной стороне кости, пересекаясь под острым углом, проходят две борозды органов боковой линии: центральная и надглазничная. Центральная борозда начинается у медиального шва или недалеко от него, отходит в сторону и переходит на *postorbitale* в переднебоковом углу кости. Надглазничная борозда начинается недалеко от медиального конца борозды центральной и переходит на *praeorbitale*.

В дополнение к этим бороздам могут быть еще две короткие борозды, идущие от центра кости в латеральном направлении — средняя и задняя ямочные линии.

Центр окостенения находится в месте пересечения борозд, где (у большинства форм) бугорки мельче, чем на остальной поверхности.

Rostrale (R, ростральная кость) (табл. IV, фиг. 4; табл. IX, фиг. 1; рис. 12,*в*; 21,*а*; 36,*а*) занимает переднее центральное положение, по бокам граничит с *praeorbitalia*, позади с *pineale*. Кость утолщена в передней и центральной части, в заднем и боковых направлениях утончается. Скульптурированная поверхность имеет Т-образную форму. Передний край выпуклый, его наружная поверхность загибается вниз. Задний край овальный или двураздельный. У большинства форм бугорки одинакового размера и покрывают кость беспорядочно, у других бугорки увеличиваются на передней части кости, располагаются реже или принимают форму высоких конических шипиков. На задней половине кости мелкие бугорки располагаются иногда рядами.

Postnasale (PtN, заносовая кость). В коллекции кость отсутствует, сохранились только шовные поверхности для ее прикрепления на *praeorbitale* и *suborbitale*. (Heintz, 1938, p. 5, fig. 2, pl. 2, fig. 1). *Postnasale* — небольшая продолговатая кость, верхним краем соединяется с *praeorbitale*, боковым краем с передним краем рукоятки *suborbitale*, нижним с *anterior supra-gnathale* и медиальным краем, на котором имеется углубление для ноздрей, касается *rostrale*. *Rostrale* ограничивает носовые углубления с медиальной стороны.

По кости проходит продолжение надглазничной борозды, которая соединяется с подглазничной на *suborbitale*.

Pineale (P, пинеальная кость) — небольшая кость, расположенная в центральной части крыши черепа. На кости находится углубление или отверстие для непарного пинеального (или теменного) глаза, который не всегда выходит на поверхность (отверстие наблюдалось у рода *Plourdosteus*).

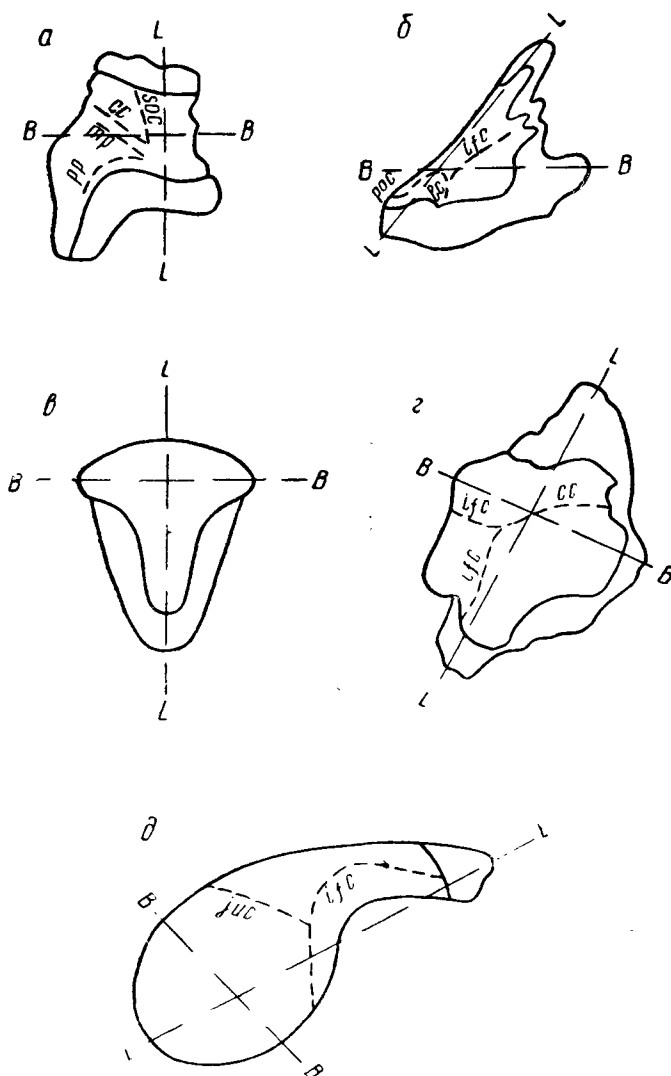


Рис. 12. Схемы измерения костей: а — centrale, б — marginale, в — rostrale, г — postorbitale, д — suborbitale. LL — длина, BB — ширина, cc — canalis centralis, ifc — can. infraorbitalis, juc — can. jugalis, lc — can. lateralis, mp — middle pit line, poc — can. praeopercularis, pp — posterior pit line, soc — can. supraorbitalis

Границы скульптированной поверхности волнистые. У форм, у которых кость вдается в *centrale*, кость граничит с *rostrale*, *praeorbitale* и с *centrale*. У других форм, у которых *centralia* более короткие, *pineale* расположено впереди медиального шва, по которому соединяются правое и левое *praeorbitalia*.

Характер соединения *pineale* с соседними костями на имеющемся материале не удалось выяснить. Кость перекрывалась *rostrale* и, вероятно, *praeorbitale*.

Пинеальное отверстие окружено мелкими бугорками орнамента, которые к краям кости увеличиваются в размерах.

Suborbitale (SO, подглазничная кость) (табл. VIII, фиг. 5; табл. X, фиг. 1; рис. 12, *д*; 22, *б*) покрывает боковую часть головы и образует нижний край орбиты. Кость состоит как бы из двух частей: задней («лопасти»), которая составляет большую часть кости, имеющей овальную продолговатую форму, тонкой, плоской и широкой, несколько суживающейся в заднем направлении. Вперед «лопасть» переходит в подглазничный отросток, состоящий из вертикальной и горизонтальной пластинок, вместе образующих впереди подобие совочка. Горизонтальная пластинка образует дно глазницы, под ней находились верхнечелюстные кости. Передний край лопасти и верхний край подглазничного отростка образуют край орбиты.

Кость граничит с *praeorbitale*, *postorbitale*, *marginale*, *postsuborbitale* и *postnasale*; с *praeorbitale* она соединяется по удлинённой треугольной вогнутой шовной поверхности, расположенной на передней стороне кости близ орбиты. С *postorbitale* соединение очень непрочное. Следы соединения остаются в виде краевых шероховатых поверхностей на обеих костях. Шовная поверхность на внутренней стороне *marginale* свидетельствует, что последнее перекрывало *suborbitale*. Характер соединения с *postsuborbitale* остается неясным, так как в коллекции эта кость отсутствует. Шовная поверхность для *postnasale* находится у переднего края кости на сгибе совочка в виде плохо заметной шероховатой поверхности.

Бугорки покрывают всю широкую лопастную часть (иногда уменьшают свои размеры в центре окостенения) и всю наружную поверхность вертикальной пластинки, кроме ее конца и нижней части, которые остаются гладкими. Скульптированная часть вертикальной пластинки выступает над гладкой частью резким уступом, в котором заметно несколько сравнительно крупных отверстий сосудов, переходивших в покрывавшие нижнюю часть совочка мягкие ткани верхней губы.

Дугообразно окружая орбиту, проходит подглазничная борозда, от которой над центром окостенения отходит назад и вниз скуловая борозда. Наиболее толстая часть кости находится у центра окостенения, под развилком борозд боковой линии, в ископаемом состоянии эта часть хорошо сохраняется.

Postsuborbitale (PSO, задняя подглазничная кость) в коллекции отсутствует. Кость образует задний внешний угол головы и служит местом прикрепления нижней челюсти.

Привожу описание *postsuborbitale*, данное А. Е. Гейнцем для *Dinichthys* (A. Heintz, 1932, p. 143, fig. 26).

«Кость треугольная, довольно массивная, является как бы продолжением *suborbitale*, от которой зависит ее величина и форма. В середине внутренней поверхности кости имеется довольно большое утолщение, с шероховатой поверхностью, к которому подвижно прикреплялось *infragnathale*» (по этому описанию восстановлена форма *postsuborbitale* при реконструкции панциря *Plourdosteus*).

Internale. Новая кость, описанная А. Е. Гейнцем (A. Heintz, 1931, S. 299, Fig. 6 A—B) у *C. decipiens*, у других *Arthrodira* неизвестна. В коллекции отсутствует. У *C. decipiens* кость находится между *suborbitale* и *postsuborbitale*, с одной стороны, и крышей головы, с другой.

Postorbitale (PIO, заглазничная кость) (рис. 12, г; 36, б). Вместе с *marginale* образует латеральный край крыши черепа. Кость массивная, длина ее больше ширины. Передняя часть кости образует край орбиты.

У *Coccosteus* кость граничит с *praeorbitale*, *centrale*, *marginale* и *suborbitale*. У *Plourdosteus* также и с *paranuchale*. Все шовные поверхности расположены на наружной стороне. На переднем крае, занимая весь передний отросток, расположена шовная поверхность для *praeorbitale*. С *centrale* и *paranuchale* кость граничит по медиальному краю. С *suborbitale* соединение очень непрочное, по шероховатой поверхности на внутренней стороне латерального края.

На наружной стороне кости борозды системы боковой линии имеют трехветвистую форму, напоминая этим *marginale*.

С *centrale* переходит на кость центральная борозда, которая в центре кости соединяется с подглазничной, одна ветвь последней переходит на *suborbitale*, другая — на *marginale*. Внутренняя сторона кости имеет сложный рельеф, шероховатая, посредине проходит широкий гребень, переходящий в утолщенный передний отросток, ограничивающий орбиту. Центр окостенения находится в середине кости.

Praeorbitale (PrO, предглазничная кость)

(табл. VIII, фиг. 4; табл. IX, фиг. 6 а, 6 б; рис. 13, б) расположена в передней части крыши черепа. Тонкие краевые части ее обычно обломаны, сохраняется толстая центральная часть вдоль подглазничной борозды, которой на внутренней стороне кости соответствует продольный гребень, и утолщенная передняя часть. Форму кости можно восстановить по контурам шовных поверхностей на соседних костях. Передний край кости несколько загибается вниз.

Кость покрыта беспорядочно расположенными бугорками, которые вблизи переднего края увеличиваются в размерах, а у некоторых форм становятся мельче вдоль надглазничного канала.

Кость граничит с *rostrale*, *pineale*, соседним *praeorbitale* (не всегда), с *centrale*, *postorbitale* и образует передний и верхний край орбиты. Она перекрывает *rostrale* широкими ступенчатыми шовными поверхностями. Характер соединения с *pineale* остается неясным. Позади *pineale* правое и левое *praeorbitalia* (если они не разделяются *pineale*) соединяются друг с другом по средней линии. На внутренней стороне кость имеет шовные поверхности также для *centrale* и *postorbitale*, которые она перекрывает. В медиальной части переднего края почти вертикально расположена шовная поверхность для *postnasale*.

Надглазничная борозда идет от переднего края посредине кости, изгибаясь над центром окостенения, и переходит на *centrale*.

На внутренней стороне проходит высокий продольный гребень (образуя наиболее толстую часть кости), разделяющий кость на гладкую латеральную часть, нависающую над орбитой, и шероховатую, покрывавшую хрящевой череп. У заднего конца расположена глубокая карманообразная выемка для *postorbitale*.

Челюстные кости коккостеид (табл. IV, фиг. 8, табл. VI, фиг. 5, табл. IX, фиг. 2—3; рис. 25) представляют собой костные пластинки с зубообразными отростками (видоизмененными бугорками). С возрастом зубообразные отростки стираются. Челюстные кости представлены двумя костями в верхней челюсти: *anterior supra-gnathale* (ASG), передняя верхнечелюстная и *posterior supra-gnathale* (PSG, задняя верхнечелюстная) и одной в нижней челюсти: *infragnathale* (IG).

Полированная, исчерченная рабочая площадка у костей верхней челюсти расположена на внутренней стороне, у нижнечелюстных — на наружной.

К заднему концу *infragnathale* присоединяется *articulare* (в коллекции отсутствует), следов прикрепления ее на *infragnathale* наблюдать не удалось.

А. Е. Гейнц описал у *C. decipiens* (Heintz, 1931, S. 299, Fig. 6 A—B) и *C. minor* (Fig. 6 C) еще одну верхнечелюстную непарную кость (*medio-supra-gnathale*); в нашей коллекции она отсутствует, следов прикрепления ее к соседним костям не наблюдалось.

С помощью *articulare* и *quadratum* происходило соединение *infragnathale* с *postsuborbitale*. Это сочленение было слабое, нижняя челюсть была подвешена к верхней только на связках и мускулах. Такое сочленение исключает эффективную работу сильных челюстей. Тонкая лопасть *infragnathale* недостаточна крепка, чтобы служить местом прикрепления для сильной мускулатуры.

Anterior supra-gnathale (ASG, передняя верхнечелюстная кость) (рис. 37) дугообразно изогнута в вертикальном направлении, с длинным верхним отростком. Нижняя сторона утолщена и вытянута в клык. Симфизная часть несет два зубообразных отростка, которые срастаются с костью. Работающая поверхность занимает приблизительно половину всей внутренней стороны и покрыта штрихами.

С наружной стороны кость граничит с *postnasale* (?) и *posterior supra-gnathale* на внутренней с *suborbitale*.

Posterior supra-gnathale (PSG, задняя верхнечелюстная кость) (табл. IX, фиг. 3) продолговатой формы. Верхний край дугообразно изогнут и несет загнутый внутрь отросток, которым кость присоединялась к *suborbitale*.

С наружной стороны кость делится на две части: переднюю и заднюю. Первая возвышается над второй и ступенькой отделяется от дугообразно изогнутого верхнего края.

Задний край передней части несет три соединенных, расположенных вертикальным рядом зубообразных отростка, направленных назад и вниз. Задний край кости также несет три или четыре зубообразных отростка, наклоненных вниз. Эти зубообразные отростки, как и срединные, срастаются с костью и друг от друга отделены желобками.

На внутренней стороне передний край кости несет гладкую поверхность для соединения с *anterior supra-gnathale*, за ней расположено дугообразно изогнутое утолщенное основание верхнего отростка. По нижнему краю кости проходит отполированная работающая поверхность, которая перекрывала внешнюю рабочую поверхность *infragnathale*.

Infragnathale (IG, нижнечелюстная кость) (табл. IX,

фиг. 2; табл. XIII, фиг. 1; рис. 23) — длинная кость, состоящая из передней выпуклой «рабочей» части, несущей зубообразные отростки, и задней плоской («лопастной»). В месте соединения рабочей части с лопастной кость суживается.

Кости *infragnathalia* в симфизе разделены неокостеневающим меккелевым хрящом. Симфизные зубообразные отростки срастаются с челюстной костью и на внутренней стороне отделяются друг от друга желобками. Большое количество симфизных зубообразных отростков встречается у молодых экземпляров. У старых они стираются вместе с выступами челюсти. Режущий передний край челюсти зазубрен в два клыковидных выступа, более острых у молодых экземпляров и тупых или стертых, так что остается лишь заостренный край кости, у более старых.

Клыковидные выступы челюсти имеют хорошо развитые работающие грани в виде широких полированных полос на наружной стороне. Позади них расположено до 7 зубообразных отростков, которые так же, как и симфизные, срастаются с челюстью, имеют коническую форму и слегка наклонены внутрь. У старых экземпляров они более стерты. Внутренняя поверхность кости гладкая. В нижней части кость утолщена.

б) Описание костей спинного панциря

Medio-dorsale (MD, спинная кость) (табл. V, фиг. 1а, 1б; табл. VII, фиг. 5; табл. VIII, фиг. 8; табл. X, фиг. 5; табл. XII, фиг. 5; рис. 13, а; 14; 19, 24, 40) занимает срединное положение и является самой крупной костью в туловищном панцире. Кость сводчатая, свод кости образуют два боковых крыла, спереди уплощенная, сзади более выпуклая, удлинненная (в большинстве случаев длина в два раза больше ширины), постепенно суживается назад и оканчивается относительно длинным или коротким тупым отростком (шипом) (рис. 14, 19, а, 22). Средняя часть переднего края снабжена выемкой.

На внутренней стороне кости проходит киль (или каринальный отросток), который начинается недалеко от переднего края и продолжается к ее заднему концу, постепенно увеличиваясь в высоту. У основания заднего шипа киль переходит в массивный килевой (каринальный) отросток. Нижняя часть киля обычно обломана и окатана, а тонкие части кости: передний край, боковые крылья, задний шип — обломаны или сохраняются частично. Наибольшее количество сохранившихся

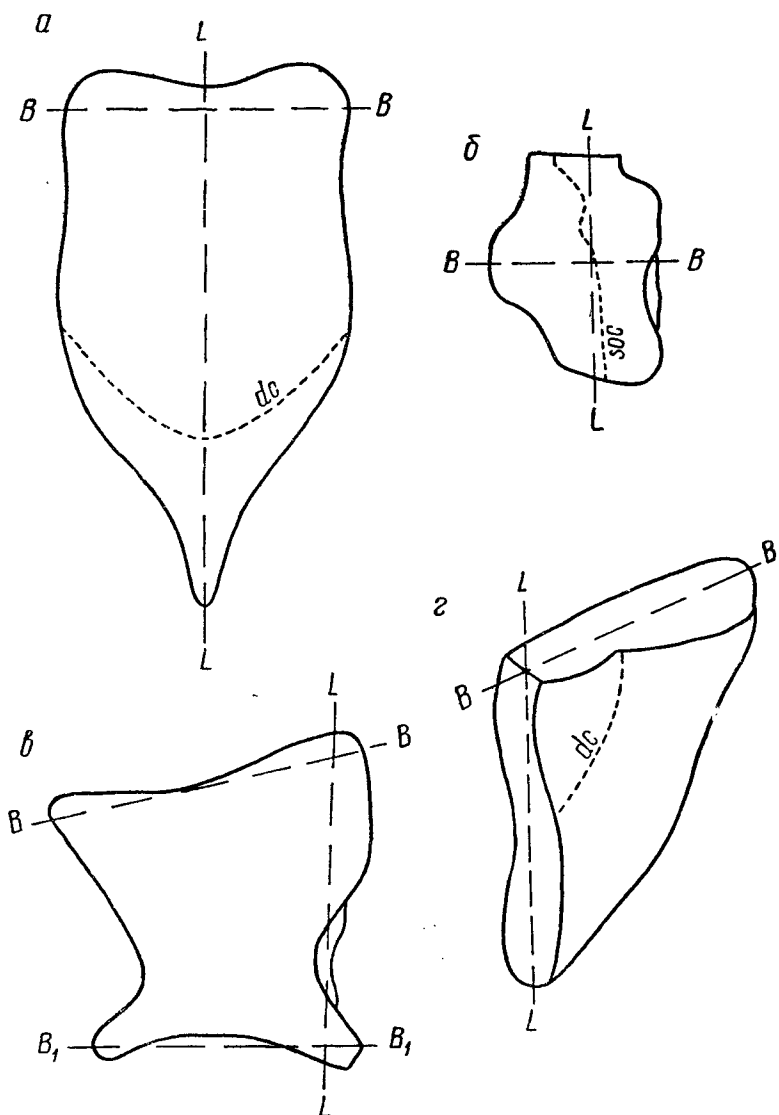


Рис. 13. Схема измерения костей: *a* — medio-dorsale, *б* — праеорбитале, *в* — anterior laterale, *г* — posterior dorso-laterale. *LL* — длина, *BB* — ширина, *dc* — canalis dorsalis, *soc* — can. supraorbitalis

ся остатков кости падает на заднюю, массивную, часть, несущую киль.

От основания килевого отростка отходят вперед и в сто-

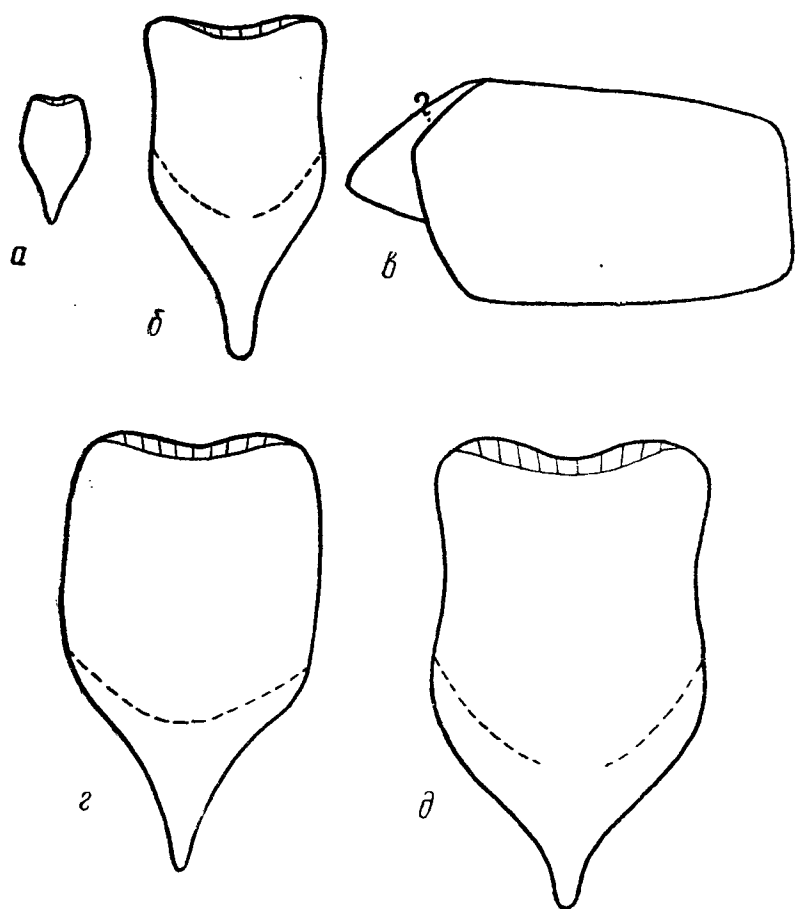


Рис. 14. Форма костей medio-dorsale: а — *Coccosteus orvikui*; б — *C. markae*; в — *Timanosteus tchernychevi*; г — *Plourdosteus mironovi*; д — *P. trautscholdi*

роны, образуя ниши, два гребня, наклоненные вперед. Постепенно уменьшаясь в высоте, они сливаются с поверхностью кости. Задняя сторона киля ложкообразно вогнута и расширяется вниз. В середине верхней части этой вогнутой поверх-

ности имеется гребешок, который доходит до основания килевого отростка. Нижний край последнего раздваивается назад, образуя вогнутую треугольную поверхность. Киль служил местом прикрепления мускулов, поднимавших голову.

Кость дугообразно изогнута, боковые крылья ее наклонены к килю у разных форм под разными углами, что свидетельствует о более высокой или более уплощенной форме панциря. В результате сдавливания при фоссилизации боковые крылья могут быть несимметричны, а киль смещен. Бугорки на кости расположены неравномерно или рядами. У некоторых форм над основанием килевого отростка расположены бугорки меньшего размера и в большем количестве, чем у переднего края и в боковых частях крыльев.

Латеральными краями кость граничит с anterior и posterior dorso-laterale. Шовные поверхности для них находятся на внутренней стороне кости. Обычно выражены они неясно. На наружной стороне у переднего края (о форме переднего края можно судить по отпечаткам на породе и по сохранившимся отдельным фрагментам) находятся две шовные поверхности для postnuchale.

По кости проходит дугообразная спинная борозда, которая идет над основанием килевого отростка (центр окостенения кости) к боковым краям и переходит на posterior dorso-laterale. У некоторых форм эта борозда прерывается над центром окостенения.

Anterior dorso-laterale (ADL, передняя спинно-боковая кость) (табл. IV, фиг. 5; табл. V, фиг. 6; табл. VII, фиг. 6; табл. VIII, фиг. 9; табл. X, фиг. 7; рис. 15, а; 30) — большая, слабовыпуклая четырехугольная кость, расположенная на переднем крае спинного панциря, занимает наклонное положение.

Особенностью кости является наличие сочленовного мыщелка (отростка) для соединения головного и туловищного панцирей, который входит в сочленовную ямку на rapanuchale. Сочленовный мыщелок помещается почти посредине переднего края кости, имеет продолговатую грушеобразную форму с шероховатой наружной поверхностью. Его форма и размер у разных видов различны. Наклон верхней и нижней части кости можно определить, расположив сочленовный мыщелок горизонтально. Передний край у сочленовного мыщелка является наиболее утолщенной частью кости, которая обычно хорошо сохраняется.

Центр окостенения кости находится у основания сочленовного мыщелка. Под последним находится «подсочленовный»

отросток. Он плоский, шероховатый, более или менее ясно выраженный у разных форм.

Кость граничит с *medio-dorsale*, *posterior dorso-laterale*, *posterior laterale* и *anterior laterale*. На наружной стороне кости расположены широкие шовные поверхности, на верхнем крае для *medio-dorsale*, на нижнем для *anterior laterale*, занимающие почти одну ее треть.

По кости проходят борозды спинная и собственно боковая. Боковая борозда начинается у сочленовного мыщелка и идет назад и в сторону. Борозда спинная проходит недалеко от переднего края кости или отходит непосредственно от борозды боковой, идет назад и переходит на *posterior dorso-laterale*.

На внутренней стороне у заднего края кости находится шовная поверхность для *posterior ventro-laterale*, а на задне-латеральном углу — для *posterior laterale* (о характере этих поверхностей можно судить лишь по шовным поверхностям соседних костей, так как на всех имеющихся образцах они отломаны).

На внутренней стороне, у переднего края находится основание сочленовного мыщелка в виде гребня, который в заднем направлении постепенно снижается, расширяется и переходит в поверхность кости. Внутренняя сторона кости гладкая.

Posterior dorso-laterale (PDL, задняя спинно-боковая кость) (табл. V, фиг. 3а, 3б; табл. X, фиг. 6; рис. 13, 2) образует верхнюю часть заднего края спинного панциря, занимая наклонное положение. Кость треугольная, выпуклая, с вогнутым свободным краем. Граничит с *medio-dorsale*, *anterior dorso-laterale* и *posterior laterale*. Шовные поверхности глубоко врезаны. На наружной поверхности у верхнего края расположена широкая шовная поверхность для *medio-dorsale*, пологим углом входящая в туберкулированную поверхность (есть и исключения, когда границы туберкулированной поверхности почти прямые). Контуры шовной поверхности отражают форму латерального края *medio-dorsale*. На передней стороне расположена шовная поверхность для *anterior dorso-laterale*, она постепенно расширяется к латеральному углу — месту соединения с *posterior laterale*.

У некоторых форм передняя граница туберкулированной поверхности делает изгиб вперед, от которого отходит и обычно кончается в середине кости средняя часть борозды спинного канала. Для соединения с *posterior laterale* имеется глубокая, желобообразная шовная поверхность в латеральном углу переднего края кости. Центр окостенения находится в

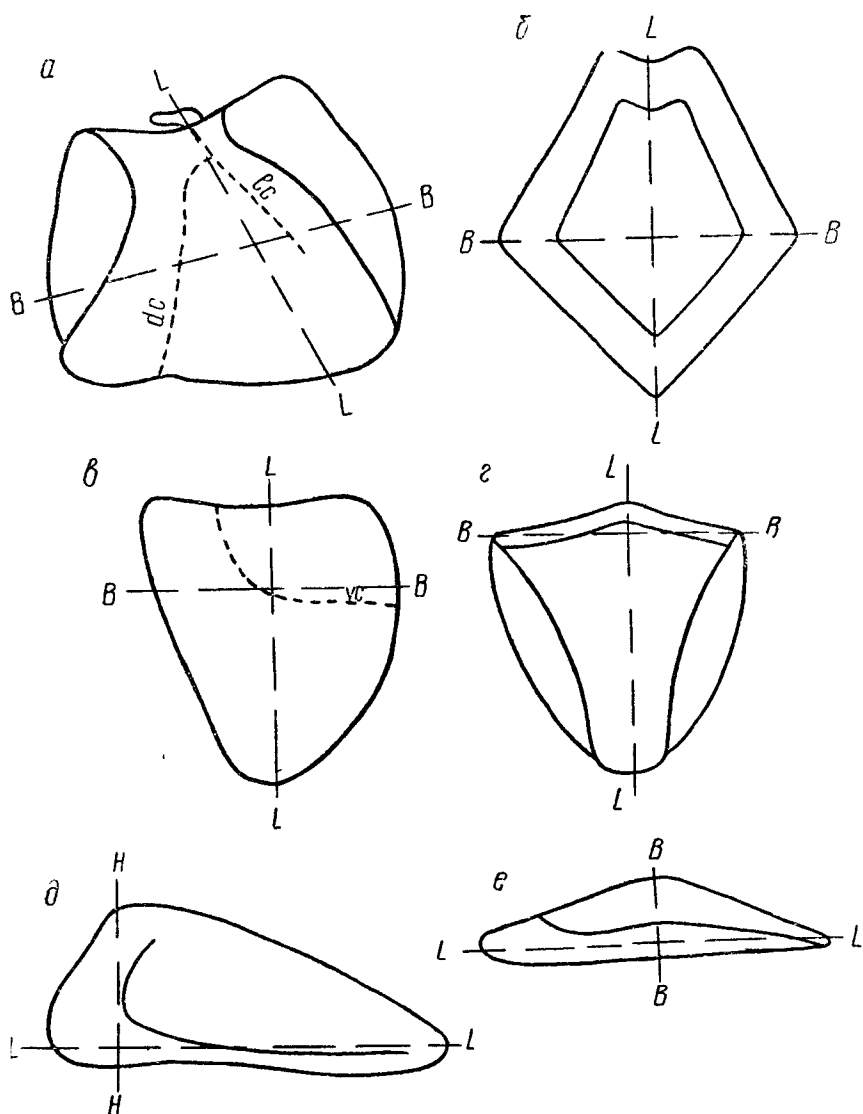


Рис. 15. Схемы измерения костей: *a* — anterior dorso-laterale, *б* — posterior medio-ventrale, *в* — anterior ventro-laterale, *г* — anterior medio-ventrale, *д* — interlaterale, *е* — spinale, *LL* — длина, *BB* — ширина, *HH* — высота, *dc* — canalis dorsalis, *lc* — can. lateralis, *vc* — can. ventralis

центре кости. Внутренняя поверхность гладкая, с лучами окостенения.

Anterior laterale (AL, переднебоковая кость) (табл. VIII, фиг. 7; рис. 38, а, б; рис. 13, в; 40, б, в) трапециеобразной формы, шире в верхней части, в средней части вогнута по диагонали в передне-заднем направлении. Передний край имеет S-образную форму, задний вогнут. Кость граничит с *spinale*, *anterior dorso-laterale*, *posterior laterale* и *inter-laterale*.

Все шовные поверхности для соседних костей расположены на внутренней стороне. По нижнему краю проходит гладкая шовная поверхность для *spinale*, имеющая форму треугольника, основание которого лежит горизонтально; а задний катет под стенкой нижнего гребня. Шовная поверхность для вертикальной пластинки *interlaterale* узкой полоской окаймляет нижнюю часть вертикального гребня изнутри и снизу. Шовная поверхность для *anterior dorso-laterale* находится на верхнем крае кости, а в заднем углу верхнего края находится небольшая шовная поверхность для *posterior laterale* (на всех образцах обломана).

Внутренняя сторона кости устроена очень сложно: сверху, недалеко от переднего края, берет начало наклонный вперед гребень, который повышается к середине кости, где от него отходит косая перемычка к переднему краю. Над перемычкой образуется глубокая, открытая вперед ямка, служившая, вероятно, местом прикрепления мускулов, опускающих голову. Ямка находится как раз под местом перехода выпуклой части переднего края в вогнутую.

Ниже перемычки тоже имеется углубление, но менее глубокое, чем первое. Часть переднего края, лежащая ниже перемычки, скошена и шероховата, она образует задний край жаберной щели. Ниже перемычки вертикальный гребень образует выпуклую назад дугу и постепенно снижается к передне-нижнему углу кости, где сливается с передним краем последней.

От нижнего и верхнего конца заднего края кости к центру идут два плоских гребня, исчезающих не доходя до центра. Они ограничивают треугольную шероховатую поверхность у выхода грудного плавника. Нижний гребень шире и массивнее верхнего, с вертикально срезанным краем по границе с *spinale*.

Центр окостенения находится под основанием наиболее широкой части вертикального гребня.

Posterior laterale (PL, задняя боковая кость)

(табл. VIII, фиг. 10) — небольшая треугольная кость, утолщенная вдоль свободного заднего края. Снаружи почти вся кость перекрыта соседними костями: anterior- и posterior dorso-laterale, anterior laterale и posterior ventro-laterale, туберкулированная поверхность сохраняется только у свободного заднего края.

в) Описание костей брюшного панциря

Anterior ventro-laterale (AVL, передняя вентрально-боковая кость) (табл. IX, фиг. 8; рис. 15, в; 22, в, г; 27) — плоская, с несколько отогнутой наружу переднелатеральной частью, широкая кость, с полукруглым медиальным и вогнутым латеральным краем, шире в передней части. Граничит с пятью костями: spinale, interlaterale, anterior- и posterior medio-ventrale и posterior ventro-laterale.

Все шовные поверхности расположены на внутренней поверхности кости. На переднем, почти прямом крае, расположена шовная поверхность для interlaterale, она неширокая, имеет полукруглую форму, не доходит до латерального края, а отделяется от него выступом, за которым в утолщенном переднебоковом углу находится шовная поверхность для spinale, глубоко вдающаяся в кость. На дугообразно изогнутом медиальном крае находятся шовные поверхности для anterior- и posterior medio-ventrale. Последние три шовные поверхности неглубокие, края их не резкие, расплывчатые. Утолщенный латеральный край свободен от соединения с соседними костями. Над ним находится место выхода плавника.

В передней половине кости проходит дугообразно изогнутая вентральная борозда, которая отсекает переднемедиальный угол, и не всегда доходит до краев кости.

Внутренняя сторона гладкая, с заметными лучами окостенения. Центр окостенения находится в середине передней части кости.

Posterior ventro-laterale (PVL, задняя вентральнобоковая кость) (табл. IV, фиг. 6, 7; табл. V, фиг. 4; рис. 16, а, б; 22, г, ж, з; рис. 38, г).

Правая и левая кости, образующие заднюю половину брюшного панциря. Кости удлиненные, выпуклые. Правая суживается назад, треугольной формы, с вогнутым медиальным краем. Левая приблизительно одинаковой ширины на всем протяжении, медиальный край ее выпуклый.

Форма заднебоковых углов различна у *Coccosteus* и *Plourdosteus*. У *Coccosteus* заднебоковые углы оттянуты в шипы,

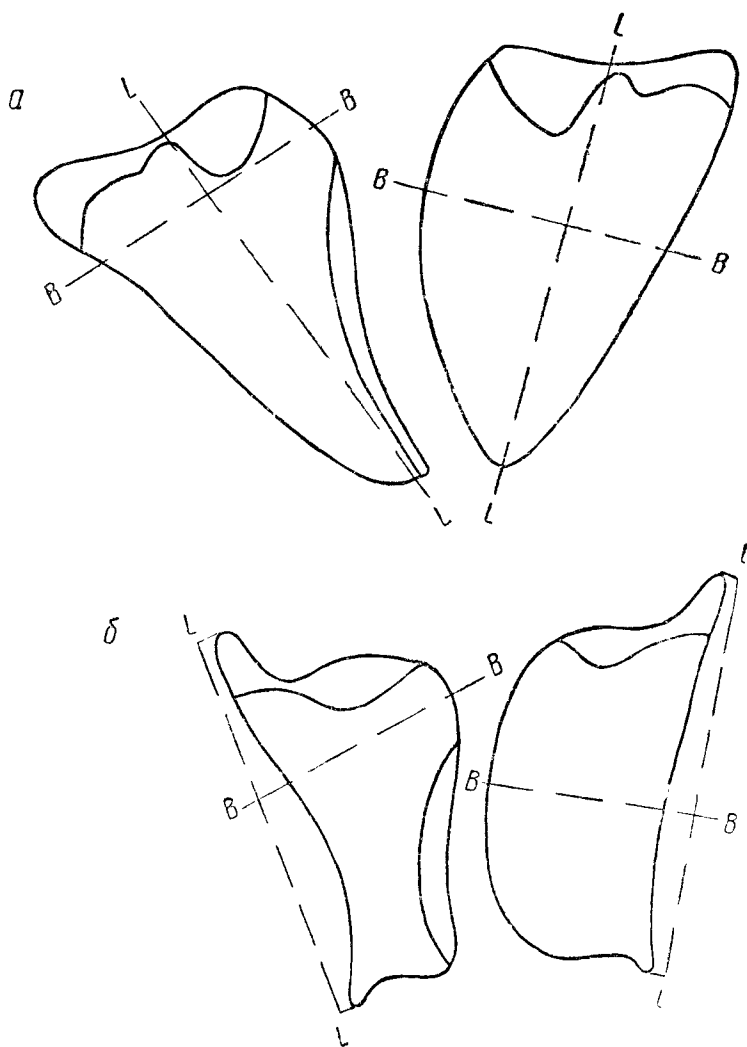


Рис. 16. Схемы измерения костей: а — левого и правого posterior ventro-laterale *Plourdosteus*, б — то же *Coccosteus*. LL — длина, BB — ширина

лишенные бугорков (рис. 24, е, ж, з), у *Plourdosteus*—закруглены (рис. 38 з). Утолщенным отогнутым вверх выступом переднебокового угла кость соединялась с anterior laterale.

У некоторых видов задняя часть костей уплощена.

Кость граничит с anterior ventro-laterale, anterior laterale, posterior laterale (?), posterior medio-ventrale и другой posterior ventro-laterale.

На наружной стороне кости в середине переднего края находится широкая полукруглая шовная поверхность для anterior ventro-laterale, передний латеральный утолщенный отросток несет шовную поверхность для anterior laterale, характер соединения кости с posterior laterale не выяснен из-за недостаточной сохранности. По наружной стороне медиального края правой кости протягивается шовная поверхность, по которой он перекрывается левой костью.

Скульптурированная поверхность образует зубообразный выступ между шовными поверхностями для anterior ventro-laterale и anterior laterale.

На внутренней поверхности кости в переднемедиальной краевой части расположена неясно выраженная шовная поверхность для posterior medio-ventrale.

Центр окостенения находится на половине длины кости близ латерального края. На внутренней стороне кость гладкая, с заметными лучами окостенения.

Anterior medio-ventrale (AMV, передняя средневентральная кость) (табл. VII, фиг. 4; табл. X, фиг. 8, 9; рис. 15, з; 22, д) занимает переднюю центральную часть брюшного панциря. Плоская, продолговатая кость, расширенная впереди, постепенно суживающаяся к заднему закругленному краю. Две передние стороны образуют между собой тупой угол, переднебоковые углы острые.

Кость утолщена у переднего края и вдоль центральной осевой части (эти утолщения на внутренней стороне имеют Т-образную форму), к боковым и заднему краям утончается. Бугорки распределены беспорядочно или рядами, у некоторых форм уменьшаются в размерах над центром окостенения, находящимся в передней части кости в месте пересечения продольной и поперечной осей. Борозды чувствительных каналов отсутствуют.

Кость граничит с пятью костями: правыми и левыми inter-lateralia и anterior ventro-lateralia и с posterior medio-ventrale. Шовные поверхности для interlateralia и anterior ventro-laterale расположены на наружной поверхности. Шовные поверхности для interlateralia глубоко врезаются в наружную по-

верхность у переднего края, образуя карманообразные углубления. Шовные поверхности для *anterior ventro-laterale* расположены по бокам кости и имеют прямой или несколько выпуклый контур боковых краев, на внутренней стороне у заднего края имеется шероховатая поверхность, перекрывающая *posterior medio-ventrale*.

Posterior medio-ventrale (PMV, задняя средне-вентральная кость) (табл. IV, фиг. 3; табл. V, фиг. 5; табл. VII, фиг. 7; табл. X, фиг. 10, рис. 15, б) занимает центральное положение в брюшном панцире. Кость плоская или слабовыпуклая, в форме ромба со срезанным передним краем и удлиненной передней частью.

Скульптурированная поверхность также ромбической формы с вогнутыми краями. Бугорки располагаются беспорядочно или правильными концентрическими рядами, самые мелкие бугорки находятся в центре кости.

Половину площади наружной стороны занимают четыре широкие симметричные шовные поверхности для *anterior-* и *posterior ventro-laterale*. На тупом переднем конце находится шовная поверхность для *anterior medio-ventrale*, более глубоко врезанная и сильнее исштрихованная, чем остальные.

Внутренняя сторона гладкая. Центр окостенения расположен в месте пересечения продольной и поперечной осей.

Interlaterale (IL, межбоковая кость) (табл. II, фиг. 3; табл. III, фиг. 1, б; табл. VI, фиг. 4; табл. X, фиг. 3; рис. 15, д) связывает спинную и брюшную часть туловищного панциря, образуя передний край последней.

Кость продолговатой треугольной формы, состоит из наружной горизонтальной утолщенной пластинки и внутренней вертикальной (обычно разрушенной). Передний край горизонтальной пластинки вогнут в латеральной части, выпуклый в медиальной. Вертикальная пластинка очень высокая латерально, где она примыкает к гребню *anterior laterale*, а к медиальному концу сходит на нет.

Наружная поверхность горизонтальной пластинки несет скульптуру, обычную для остальных костей.

На переднем крае кости бугорки с горизонтальной пластинки переходят на вертикальную. Вертикальная пластинка образует заднюю стенку жаберной полости и несет своеобразную скульптуру, что позволяет определять кость даже по небольшому обломку (табл. II, рис. 3; табл. III, рис. 1, а).

Кость граничит с *spinale*, *anterior laterale*, *anterior ventro-laterale* и *anterior medio-ventrale*. Характер соединения с *spinale* и *anterior laterale* не вполне ясен, так как на всех

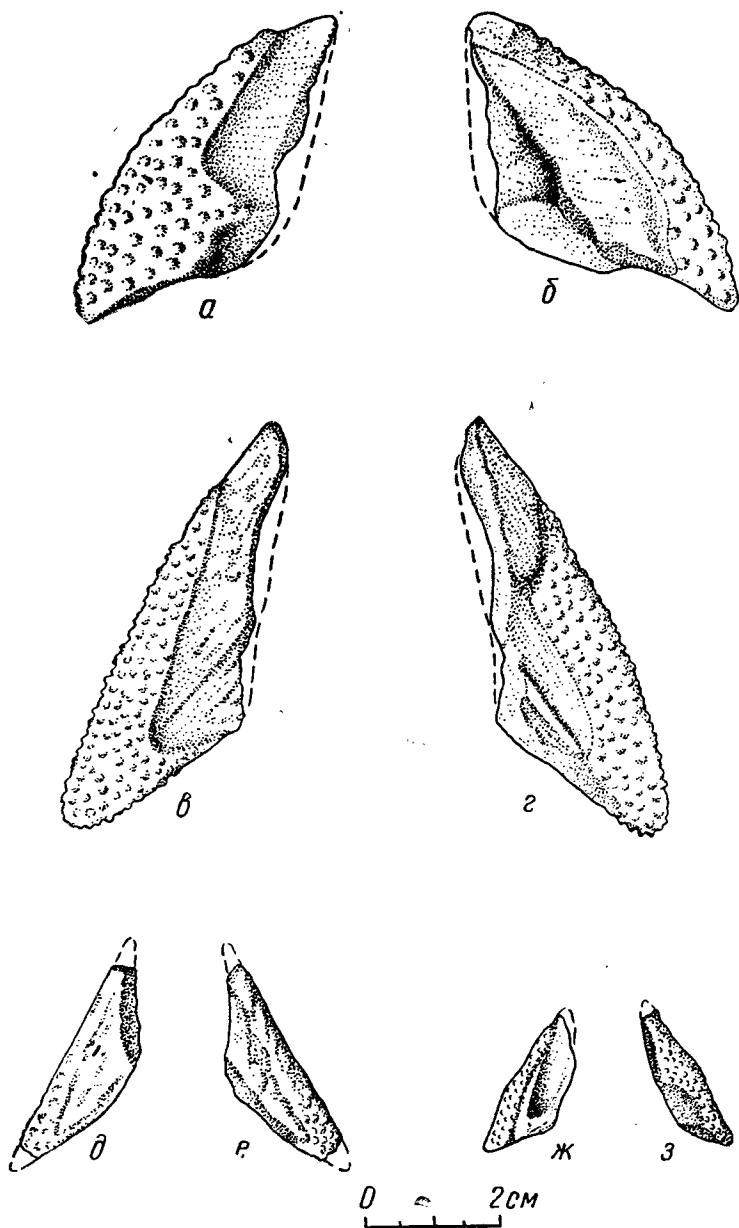


Рис. 17. Форма костей spinale: а — б — *Livosteus grandis*. Обр. 802-І. Латвия, хут. Раксти; в — г — *Plourdosteus trautscholdi*. Обр. 330-21. Ленинград. обл., дер. Столбово; д — е — *P. livonicus*. Обр. 328-5. Ленинград. обл., р. Оредеж, дер. Ям — Тесово; ж — з — *Coccosteus markae* s p. n. Обр. Рі 0077. Эстония, г. Каркск

имеющихся образцах шовные поверхности для них обломаны. На внутренней стороне кости, у ее медиального конца находится шовная поверхность для *anterior medio-ventrale*. На заднем крае наружной поверхности, в латеральной половине кости, находится шовная поверхность для *anterior ventro-laterale*.

По наружной стороне горизонтальной пластинки проходит ротовая борозда.

Spinale (Sp, боковой шип) (табл. VI, фиг. 1; табл. X, фиг. 4; рис. 15, с; 17) соединяет брюшную и боковую части туловищного панциря. За *spinale* находится отверстие для выхода грудного плавника.

Кость удлиненной формы, шипообразным отростком направлена назад и под некоторым углом отходит от тела. Форма варьирует от длинной и тонкой до укороченной и толстой (рис. 22). Возможно, что разная форма *spinale* является признаком половой изменчивости. Контур свободного бокового края у разных форм также меняется от прямого до изогнутого. Дистальный конец и свободный латеральный край покрыты бугорками, остальная часть кости их лишена.

Кость граничит с *anterior laterale*, *anterior ventro-laterale* и *interlaterale*. Шовные поверхности могут быть мелкими или глубоко врезанными. Шовная поверхность для *anterior laterale* расположена на верхней стороне. Она имеет удлиненную треугольную форму и обычно глубоко врезана. На нижней стороне расположены две шовные поверхности: проксимальная для *interlaterale* и дистальная для *anterior ventro-laterale*. Форма их и относительные размеры меняются. Шовные поверхности гладкие, иногда несут бороздки, радиально расходящиеся от заднего конца.

Медиально от шовных поверхностей лежат продольные желобообразные углубления, отделенные гребнем, скошенным вниз от медиального края кости. Гребень может быть высокий и острый или плоский и низкий. Внутри кости имеется конической формы полость, открывающаяся вперед.

Тазовый пояс *Plourdosteus trautscholdi* (табл. X, фиг. 2; рис. 38, в) представлен длинной тонкой костью S-образной формы с расширенным нижним концом, к которому прикреплялись хрящевые лучи. Верхняя часть кости, которая подходила к гемальным дугам, тонкая, овальная в поперечном сечении.

Угол между дистальной и проксимальной частью 130° . Длина расширенной части кости 170 мм. Наибольшая ширина расширенной части 8 мм. Длина тонкой части кости 38 мм.

5. МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОСТЕЙ ПАНЦИРЯ И ЧЕЛЮСТЕЙ

Кости панциря коккостеид изучались в шлифах неоднократно. Впервые микроскопические исследования шлифов костей провел В. Гросс (Gross, 1930, 1933) по *Plourdosteus livonicus*, затем А. Е. Гейнц (Heintz, 1929, 1933) по *C. decipiens* и у *P. trautscholdi* шлифы костей изучались Д. В. Обручевым (1931). Эти авторы различают в костях панциря 3 слоя, постепенно переходящие друг в друга снизу вверх¹: первый базальный слой, состоящий из параллельных пластинок, с редкими каналами сосудов, второй толстый губчатый слой, в котором в свою очередь различаются два слоя: нижний слой, богатый сосудами, проходящими почти параллельно нижней поверхности кости и с концентрически расположенными кругом них костными пластинками и второй слой — сетевидный, в котором сосуды образуют неправильную сеть. Этот слой постепенно переходит в третий скульптурный верхний слой с небольшим количеством сосудов, с костными пластинками, идущими параллельно верхней поверхности и повторяющими ее рельеф. Наружные слои кости легко sluшчиваются.

Челюстные кости имеют то же строение, что и кости панциря, но содержат очень небольшое количество узких сосудистых каналов, которые проходят вдоль костей. Следствием этого является большая твердость челюстных костей.

Зубообразные отростки, представляющие, по-видимому, гомологи бугорков кожных костей, построены из остеодонтина с неправильной сетью каналов, приобретающих на периферии радиальное расположение. От каналов во все стороны расходятся дентиновые каналы.

6. РЕКОНСТРУКЦИЯ ПАНЦИРЯ КОККОСТЕИД

Имеющийся в распоряжении автора материал позволил дать реконструкции панцирей нескольких представителей коккостеид.

Наиболее полная реконструкция панциря дана для *Plourdosteus trautscholdi* (рис. 3), неполная реконструкция головного и туловищного панциря для *Coccosteus markae* (рис. 25) и реконструкция головного и спинного панциря для *P. mironovi* (рис. 32).

В реконструкции панциря *P. trautscholdi* по сравнению с данной Д. В. Обручевым (1931) сделаны следующие допол-

¹ Сделанные шлифы по динихтидам не добавили новых сведений

нения: впервые описаны *centrale*, *rostrale*, *interlaterale*, *anterior ventro-laterale* и тазовый пояс; наличие шовной поверхности на заднем крае *marginal* свидетельствует о присутствии *postmarginal*. Остальные кости головного и туловищного панциря переописаны с учетом нового материала, что дало возможность уточнить контуры отдельных костей (*nuchale*, *marginal*) и в результате дать новые реконструкции головного и туловищного панцирей. Составление реконструкции головного панциря облегчила находка почти целой крыши черепа, сделанная Р. Ф. Геккером на р. Великой в 1930 г. (Д. В. Обручев, 1947).

Наибольшей трудностью при реконструкции туловищного и головного панцирей явилось нахождение их правильного изгиба, т. е. восстановление формы поперечного сечения панциря. При этом решающее значение имеет положение сочленовных ямок и мыщелков в туловищно-головном сочленении, так как движения головы возможны только при условии нахождения мыщелков на одной горизонтальной оси, оси движения головы. Угол наклона этих сочленений по отношению к поверхности костей определяет угол наклона последних в панцире (рис. 9) и тем самым общую форму туловища рыбы.

При реконструкции костей бралась наиболее часто встречающаяся форма кости с учетом ее деформации при захоронении. В случае неполной сохранности кости, контуры ее восстанавливались по форме шовных поверхностей на смежных костях.

Реконструкция панциря рода *Plourdosteus* дает представление о структуре панциря коккостеид в целом, так как всем панцирям коккостеид свойствен постоянный план строения.

При описании коккостеид составленные схемы (рис. 4—8) помогают определить общую форму отдельной кости при ее неполной сохранности и место кости в панцире. На схемах с левой стороны показаны кости с шовными поверхностями с наружной стороны, на правой — с внутренней с указанием направления лучей окостенения, расходящихся от центра окостенения (центра роста) костей.

ГЛАВА IV

К ВОПРОСУ О ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ, ЭВОЛЮЦИИ И ОБРАЗЕ ЖИЗНИ КОККОСТЕИД И ДИНИХТИИД

Вопрос о родственных соотношениях внутри семейств коккостеид и динихтиид является очень сложным, определенных данных по этому вопросу нет. Изученный материал позволяет установить отдельные этапы в развитии коккостеид и динихтиид, которые могут рассматриваться только как морфологические ряды. Для установления истинных филогенетических отношений нужно иметь значительно более полные фактические данные.

Род *Coccosteus* из семейства Coccosteidae, распространенный в живецких отложениях среднего девона, вероятно, является исходной формой для более молодых ниже- и среднефранских коккостеид (*Livosteus*, *Plourdosteus* и *Timanosteus*).

Остатки рода *Coccosteus* приурочены к нижней континентальной пестроцветной толще среднего девона. Отдельные его представители встречаются в континентально-дельтовых отложениях, в глинах и песках, в которых кроме остатков рыб найдены филлоподы, остракоды, лингулы и трохилиски.

Самым древним представителем коккостеид на территории СССР является *C. orvikui* из наровских слоев Главного девонского поля. *C. orvikui* отличается очень небольшими размерами (длина панциря до 5 см), мелкими бугорками, длинное medio-dorsale постепенно суживается в заднем направлении. Бугорки на заднем острие medio-dorsale крупные, высокие,

торчат по бокам острия. Параллельное расположение бугорков на костях не всегда выдерживается.

Более поздние коккостеиды представлены видами *C. grossi* из нижнетартуских слоев и *C. markae* из верхнетартуских. Обе формы имеют ряд общих признаков и вели, вероятно, одинаковый образ жизни. *C. grossi* и *C. markae* были рыбами средней величины, приблизительно в четыре раза более крупными, чем *C. orvikui*, с орнаментом из незвездчатых бугорков. На заднем острие medio-dorsale бугорки заходили на внутреннюю поверхность (бугорки на внутренней стороне острия наблюдались только у рода *Coccosteus*). Форма medio-dorsale у *C. grossi* и *C. markae* сходна с формой его у *C. orvikui*: оно постепенно суживается назад и кончается длинным задним острием, что отличает *Coccosteus* от более поздних коккостеид. По обе стороны спинного киля и килевого отростка у обоих видов расположены глубокие ниши, обращенные вперед. На боковых краях наружной стороны puchale имеются узенькие шовные поверхности для paranuchale.

C. grossi и *C. markae* отличаются друг от друга контурами отдельных костей. *C. orvikui*, *C. grossi* и *C. markae* образуют тесно связанную между собой группу видов, в которой одна форма последовательно сменяет другую во времени.

После перерыва в отложениях на границе тартуских и гауйских слоев меняется родовой состав коккостеид, в гауйских слоях остатки рода *Coccosteus* уже не найдены. Из гауйских слоев известны наиболее крупные формы коккостеид: роды *Livosteus* и *Plourdosteus*, достигавшие длины до 2 м. *Livosteus grandis* из нижнегауйских слоев имел сильно уплощенный панцирь с типичным для него треугольным, коротким, клювообразно изогнутым spinale и плоским puchale. Кости *L. grandis* отличаются большими размерами и массивностью (длина anterior dorso-laterale могла достигать 23 см). Кости орнаментированы крупными, плоскими, беспорядочно расположенными бугорками.

Вместе с *L. grandis* появляются первые представители рода *Plourdosteus*, возможно происшедшего от рода *Coccosteus*, но отличающегося от него иным расположением костей в крыше черепа, относительно более коротким medio-dorsale, закругленными задненаружными углами posterior ventro-laterale и большими размерами (длина панциря у представителей рода *Plourdosteus* достигала 125 см в то время как у *Coccosteus* она была не больше 70 см).

Первым представителем рода *Plourdosteus* является *Plourdosteus* (?) *panderi* из нижнегауйских слоев франского яру-

са Центрального девонского поля. Недостаточная сохранность остатков *Plourdosteus* (?) *panderi* не позволяет определенно отнести его к роду *Plourdosteus*. От *L. grandis* и от других видов рода *Plourdosteus* он отличается очень выпуклой формой пучала, боковые крылья которого наклонены под углом в 50—55° к горизонтальной поверхности. Кости ornamentированы мелкими и крупными бугорками, расположенными беспорядочно. Возможно, он является представителем боковой ветви коккостеид.

В пределах рода *Plourdosteus* эволюция происходила, вероятно, следующим путем. Первым достоверным представителем этого рода является *P. livonicus* из верхнегаульских слоев. Хотя соотношение средних костей в крыше черепа у него неизвестно, размеры животного, орнамент, форма marginale, medio-dorsale и posterior ventro-laterale характерны для рода *Plourdosteus*.

По размерам к *P. livonicus* близок *P. mironovi*, живший в мелком псковском море. Он был лучшим пловцом, чем другие коккостеиды с уплощенным панцирем, обитатели континентально-дельтовых водоемов. *P. mironovi* имел высокую форму тела, судя по углу, образуемому боковыми сторонами medio-dorsale. От *P. livonicus* и *P. trautscholdi* он отличается характером скульптуры: бугорки на всех костях панциря мельче в центральных частях костей, чем на краевых.

Из-за недостаточности материала трудно установить родственные связи *Plourdosteus timanicus* из среднефранских отложений Южного Тимана с видами из Главного девонского поля, но принадлежность его к роду *Plourdosteus*, исходя из размеров крыши черепа, характера орнамента и соотношения костей в крыше черепа, очевидна.

Наиболее изученный представитель коккостеид, *P. trautscholdi* из континентально-дельтовых отложений шелонских, свинордских и ильменских слоев Главного девонского поля, редко встречающийся и в семилукских слоях Воронежского девона, значительно крупнее *P. mironovi* и *P. livonicus* и имеет более уплощенный панцирь.

Несмотря на разницу в контурах костей, характере скульптуры и форме панциря, *P. livonicus*, *P. mironovi* и *P. trautscholdi* близкие по строению формы, образуют единый эволюционный ряд.

Несколько отличны от типичных коккостеид представители рода *Timanosteus* — морские формы из доманиковых слоев франского яруса Южного Тимана. Они достигали до 2 м длины, имели высокую форму тела, размеры бугорков от 0,5 до

2 мм. Панцирь *T. tchernychevi* имеет очень своеобразное строение: боковые стороны medio-dorsale круто наклонены друг к другу под прямым углом, массивный, суживающийся в заднем направлении килевой отросток выдается позади заднего края, как у *Dinichthys*, брюшной панцирь несколько выпуклый.

В верхах среднефранского подъяруса исчезают последние представители семейства коккостеид и появляются первые динихтииды.

Строение динихтиид значительно отличается от строения коккостеид, поэтому прямой связи между родом *Plourdosteus* и родом *Dinichthys*, сменяющим его во времени, намстить нельзя. Предположение, что динихтииды произошли от представителей рода *Coccosteus* в настоящее время оспаривается (см. E. Stensiö, 1959).

Имеющийся материал по динихтиидам Союза еще недостаточен, чтобы говорить об определенных этапах развития семейства, но все же последовательность остатков динихтиид в разрезе и их изучение позволяет сделать некоторые выводы о направлении эволюционного развития.

Первый представитель динихтиид — *D. egloni* из шелонских слоев Главного девонского поля характеризуется уже типичными для динихтиид чертами строения: сильно оттянутыми заднебоковыми углами puchale, что связано с более высокой формой тела, укороченным medio-dorsale и наклонным килевым отростком, выдающимся позади заднего края medio-dorsale, suborbitale имеет язычок, а на его внутренней стороне выделяются три ребра, однако для динихтиид, обычно достигающих размеров 2—6 м, он является небольшой формой, а его кости еще покрыты плоскими, тесно расположенными бугорками.

Более поздние динихтииды: *Dinichthys* sp. 1 из евлановских слоев Воронежского девона и синхроничный ему *D. licharevi* из ухтинских слоев Южного Тимана — более крупные формы. *D. licharevi* имел, вероятно, высокую форму тела, о чем свидетельствуют сильно оттянутые в стороны и назад боковые крылья puchale. Бугорки значительно мельче, чем у *D. egloni*, и теснее расположены. Толстое, массивное puchale *Dinichthys* sp. 2 из задонских слоев Воронежского девона свидетельствует о еще больших размерах, чем у *D. licharevi*. Остатки *Dinichthys* sp. 3 и *Dinichthys* sp. 4 известны из морских отложений иопишских и жагарских слоев Литвы, где они встречены вместе с брахиоподами. Угол наклона боковых крыльев medio-dorsale *Dinichthys* sp. 4 свидетельствует о до-

вольно высокой форме тела. Остатки челюстных костей *D. machlaevi* из данково-лебедянских слоев Центрального девонского поля принадлежали животному, достигавшему 3 м длины.

В верхах фаменского яруса вымирают последние представители динихтиид.

На основании вышесказанного можно сделать некоторые выводы о направлении развития коккостеид и динихтиид.

1. В развитии от более древних форм к молодым происходит увеличение размеров.

2. С увеличением размеров у коккостеид пропорционально увеличивались размеры бугорков, покрывающих кости, у динихтиид бугорки с увеличением размеров тела становятся мельче и исчезают совсем у поздних форм.

3. Наблюдается развитие в сторону большей подвижности — укорачивается туловищный панцирь, в особенности его боковые части, в результате чего облегчаются боковые движения туловища при плавании. Тело становится более высоким, увеличивается расстояние между мышелками и головно-туловищная щель; развивается киль на medio-dorsale, связанный с развитием мускулатуры, поднимающей голову. Развиваются мощные челюсти с клыковидными отростками. Укорачивается *spinale*. В процессе эволюции вырабатывается тип подвижного, сильного хищника.

4. С этим развитием связан и переход некоторых представителей коккостеид из пресных вод в морские. У пресноводных форм коккостеид панцирь имел более низкое поперечное сечение, чем у морских, которые имели более высокий панцирь и являлись лучшими пловцами.

Нужды геологической практики предъявляют все растущие требования к палеоихтиологии, так как определение остатков ископаемых рыб в некоторых случаях является единственной возможностью выяснения возраста отложений, лишенных остатков морских беспозвоночных.

Задачей будущего являются поиски и раскопки местонахождений коккостеид и динихтиид с целью получения более полного материала для их изучения. Совершенно недостаточный материал имеется в настоящее время по динихтиидам, впервые описанным с территории СССР.

МАТЕРИАЛ

Исследуемый материал представляет фрагменты костей головного и туловищного панциря (числом до 400), от которых сохраняются преимущественно утолщенные части, совпадающие с центром окостенения. Таблица описанных костей панциря (рис. 18) хорошо это иллюстрирует: наиболее часты находки костей головы — *nuchale*, *paranuchale* и *suborbitale*, а в туловищном панцире *medio-dorsale*, *anterior dorso-laterale* и *posterior ventro-laterale*, т. е. костей, отдельные части которых наиболее массивны. Тонкие (обычно краевые) части костей почти всегда обломаны, так что при реконструкции общие контуры костей приходится восстанавливать по контурам шовных поверхностей смежных костей. Целые кости сохраняются редко.

Кости, как правило, находятся в разрозненном, часто окатанном и переотложенном виде. В континентальных фациях Главного девонского поля наблюдаются костные брекчии — результат размыва временными потоками первоначальных мест захоронения.

Целиком может захороняться крыша черепа, кости которой прочно соединены друг с другом по широким шовным поверхностям. Кости, расположенные под глазами и позади глаз, а также над областью жабр, были рыхло связаны с крышей черепа и встречаются отдельно от нее. Кости крыши черепа соединяются друг с другом по волнистым или зигзагообразным сутурным линиям, которые не всегда хорошо заметны. Крыша головы сводчатая, но при захоронении обычно прогибается, уплощается, при этом разрушается центральная, более тонкая ее часть.

Семейства, роды и виды	Кости										
	голов										
	ASG	C	PtNuch	IG	M	N	P	P/G	PN	PO	P/M
Сем. COCCOSTEIDAE TRAQUAIR											
Род <i>Coccosteus</i> Agassiz											
<i>C. orvikui</i> Gross				+							
<i>C. grossi</i> sp. n.						+			+		
<i>C. markae</i> sp. n.		+				+					
<i>C. (?)</i> sp. (Новая Земля)										+	
<i>C. sp.</i> (Ср. Урал)											
<i>C. sp.</i> (Минусинская котловина)						+					
Род <i>Livosteus</i> gen. n.											
<i>L. grandis</i> (Gross)				+		+					
Род <i>Plourdosteus</i> Orvig											
<i>P. (?) panderi</i> sp. n.		+				+			+		
<i>P. livonicus</i> (Eastman)					+	+			+	+	
<i>P. mironovi</i> (Obrutchev)		+			+	+			+	+	
<i>P. trautscholdi</i> (Eastman)	+	+		+	+	+	+	+	+	+	
<i>P. timanicus</i> sp. n.		+				+	+		+	+	
<i>P. sp.</i> (Тиман)											
<i>P. (?)</i> sp. (Тиман)						+					
Род <i>Timanosteus</i> gen. n.											
<i>T. tchernychevi</i> (Rohon)						+			+		
Сем. DINICHTHYIDAE NEWBERRY											
Род <i>Dinichthys</i> Newberry											
<i>D. egloni</i> O. Obrutsheva						+			+		
<i>D. sp. 1</i>											
<i>D. licharevi</i> O. Obrutsheva				+		+					
<i>D. sp. 2</i>						+					
<i>D. sp. 3</i>											
<i>D. sp. 1</i>						+					
<i>D. machlaevi</i> O. Obrutsheva				+							
<i>D. (?)</i> sp. (Тиман)						+					

Рис. 18. Таблица описанных костей головного и туловищного

Иногда встречаются фрагменты крыши черепа из нескольких плотно соединенных друг с другом костей, с трудно различимыми границами между костями. На таких образцах контуры костей на наружной стороне не совпадают с контурами на внутренней стороне, что зависит от формы и ширины шовных поверхностей.

Для разных местонахождений сохранность и количество материала различны. Наиболее богаты остатками ихтиофауны местонахождения у хут. Каркси (Эстония) и у дер. Столбово на р. Сясь (Ленинградская область).

Отряд *Coccosteiformes* (*Brachythoraci*)

Туловищный панцирь укорочен, задние вырезки на боках более или менее глубокие. Бугорки не образуют концентрических гребешков, у позднейших форм редуцируются. Система борозд органов боковой линии расположена по единому плану. Кости головы граничат друг с другом по извилистым чешуйчатым и карманообразным швам. Челюстные кости с многочисленными зубообразными отростками, представляющими собой видоизмененные бугорки. Pineale и rostrale — отдельные кости. Хрящевой череп слабоокостеневший. Вместо парной циркумкапсулярной кости (как у *Arctolepidiformes*) имеется непарная этмо-орбитальная. Скапуло-коракоид удлинённый. Тазовый пояс окостеневший. Нижний — верхний девон.

Семейство *Coccosteidae* Traquair, 1890

Небольшие и средней величины рыбы. Панцирь покрыт круглыми бугорками, расположенными беспорядочно или собранными по несколько штук в ряды. У некоторых форм бугорки мельче в центре кости, чем на краевых частях. На передней поверхности interlaterale и медиальной пластинке anterior laterale бугорки плоские, треугольные или ромбические. Спинной панцирь хорошо развит, соединяется с брюшным посредством anterior laterale, posterior laterale и spinale. Marginalale граничит с centrale или отделяется от него посредством parapnuchale. Челюсти с зубообразными отростками, стирающимися с возрастом, и превращенные в лезвия у старых экземпляров.

Medio-dorsale оканчивается назад более или менее развитым острием, на внутренней стороне несет хорошо развитый срединный киль, оканчивающийся вертикальным кари-

нальным отростком. Заднебоковые углы posterior ventro-laterale закруглены или вытянуты в небольшие отростки.

Семейство содержит морские и пресноводные формы и включает 4 рода: *Coccosteus*, *Livosteus*, *Plourdosteus*, *Timanosteus*. Представители семейства Coccosteidae известны из среднедевонских и верхнедевонских отложений.

Род COCCOSTEUS Agassiz, 1844

Тип рода: *Coccosteus decipiens* Agassiz, 1844. Средний девон, Шотландия.

Д и а г н о з. Некрупные рыбы, от 15 до 70 см длиной. Панцирь покрыт звездчатыми или незвездчатыми, иногда высокими, бугорками. Заднебоковые углы puchale не оттянуты, на наружной стороне puchale имеются узенькие шовные поверхности для раganuchale. Centrale относительно большое, граничит с marginale. Medio-dorsale постепенно суживается в заднее острие. Заднелатеральный угол posterior ventro-laterale вытянут в отросток, лишенный бугорков.

Видовой состав. Род включает следующие виды: *C. orvikui* Gross, *C. grossi* sp. n., *C. markae* sp. n., *C. terraenovae* Obr., *C. decipiens* Ag., *C. minor* H. Miller¹.

Распространение. Остатки рода *Coccosteus* известны из живетского яруса среднего девона северо-западных областей Русской платформы: из наровских слоев Ленинградской области и Эстонской ССР, нижнетартуских и верхнетартуских слоев Эстонии, Латвии и Ленинградской области, из отложений живетского яруса Новой Земли, Большеземельской тундры, Донецкого бассейна, Минусинской котловины и Центрального Казахстана.

За пределами Союза род распространен в Англии, Рейнской области.

COCCOSTEUS ORVIKUI Gross, 1940

Табл. 1, фиг. 1. Рис. 10, а, 19, а, б

Coccosteus cf. *decipiens*: Д. Обручев, 1930, стр. 94.

Coccosteus cf. *minor*: W. Gross, 1933, p. 27, Taf. III, Fig. 14; Д. Обручев, 1947, стр. 198, табл. VII, фиг. 3.

Coccosteus orvikui: Gross, 1940, pp. 65—68, Abb. 17A, Taf. IX, Fig. 3; Gross, 1942, p. 377.

¹ Э. Стеньше (Stensiö. 1959) выделяет этот вид в особый род *Milleosteus*.

Голотип. Nuchale. Наровские слои живетского яруса г. Тарту (колл. Геологического музея г. Тарту).

Диагноз. Мелкие рыбы, длина панциря до 50 мм. Орнамент в виде очень мелких, круглых, относительно высоких бугорков, расположенных рядами или беспорядочно, более мелких в центральных частях костей, крупных и высоких на заднем острие medio-dorsale, где они торчат по его краям. Правильные, параллельные ряды бугорков хорошо выражены у заднего конца posterior ventro-laterale. Задний край nuchale почти прямой, с маленьким зубчиком в середине. Длина medio-dorsale (до 25 мм) в два раза больше ширины; кость очень постепенно суживается в заднее острие. Каринальный отросток расположен на расстоянии $\frac{1}{3}$ длины от конца острия, сзади и по бокам имеет ниши. Спинная борозда выражена неясно. Posterior ventro-laterale выпуклое.

Материал. Два medio-dorsale (с внутренней и наружной стороны), левое posterior ventro-laterale с обломанными краями.

Описание и сравнение. Medio-dorsale¹ (табл. 1, фиг. 1; рис. 14,а; 19; обр. 1636/135, 1897/7).

На образце 1636/135 кость представлена с наружной стороны, разрушены передний и левый края. Образец 1897/7 представляет кость с внутренней стороны с сохранившимся основанием каринального отростка. Передняя половина кости обломана и сохранилась в виде отпечатка наружной стороны с ясно выраженным орнаментом. Форма кости напоминает форму medio-dorsale *C. markae*, но значительно меньших размеров. Кость удлиненная, длина ее в два раза больше ширины, впереди уплощенная, сзади сводчатая, назад постепенно суживается в длинное острие. Переход широкой части кости в заднее острие более постепенный, чем у *C. minor* (A. Heintz, 1938, Fig. 1), или *C. decipiens* (Rapder, 1857, табл. 3, фиг. 11а, 11в). Передний край несколько вогнут. Килевой отросток расположен на расстоянии $\frac{1}{3}$ длины от конца острия. Он утолщен у основания, сзади и по бокам имеет ниши.

Кость покрыта очень мелкими бугорками, расположенными рядами (на боках) или беспорядочно, в центре они мельче, чем на боковых частях, а на заднем острие значительно круп-

¹ Все образцы имеют двойной номер, где первая цифра обозначает номер коллекции, а следующая — номер образца. Образцы из коллекций Геологического музея АН ЭССР имеют номера, начинающиеся с букв «Рi»; остальные образцы взяты из разных коллекций Палеонтологического института АН СССР, за исключением образцов, относящихся к коллекции № 10, принадлежащих кафедре палеонтологии МГУ.

нее и выше и торчат по краям острия, как у *C. minor* (А. Нейнтц, 1933, Fig. 1)). У переднего края бугорки отсутствуют. Спинная борозда заметна только на отпечатке, она выражена неясно, имеет прямые боковые ветви. На внутренней поверхности хорошо заметны лучи окостенения, расходящиеся от центра окостенения кости.

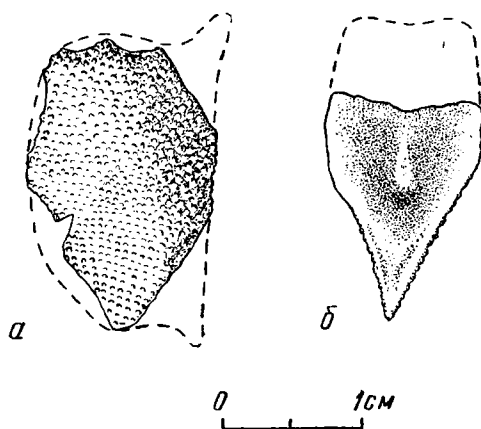


Рис. 19. *Coccosteus orvikui* Gross.
a — posterior ventro-laterale (вид
 снаружи). Обр. 54-62 Ленинград. обл.
 р. Луга, дер. Кленна; *б* — medio-
 dorsale (вид изнутри). Обр. 1897/7.
 Ленинград. обл., р. Славянка, дер.
 Марьино

Размеры¹

Образец	Длина	Ширина
1897/7	21	10
1636/135	18	9

Posterior ventro-laterale (рис. 19; обр. 54-62). Левая кость с обломанными краями. Сохранность ее затрудняет сравнение с костями других представителей коккостеид. Кость выпуклая, с отогнутым вверх латеральным краем, суживается в заднем направлении. Форма заднего края неизвестна.

¹ Все измерения костей, приводимые в работе, даны в миллиметрах.

Скульптура напоминает орнамент изображенного В. Гроссом правого posterior ventro-laterale *C. orvikui* (W. Gross, 1940, Abb. 17 A, Taf. IX, Fig. 3). Круглые, довольно высокие бугорки расположены рядами. Правильные параллельные ряды бугорков особенно хорошо выражены у заднего края кости. У переднего края и на отогнутом латеральном крае бугорки крупнее и реже расположены.

Кость несколько меньше правого posterior ventro-laterale, изображенного В. Гроссом (возможно, это возрастное различие). Размеры: длина 20, наибольшая ширина (по прямой) 15.

Общие замечания. Впервые находки *Coccosteus orvikui* упоминаются Д. В. Обручевым (1930) в списке ихтиофауны северо-западного девона под названием *C. cf. decipiens* из слоев среднего девона. В 1932 г. он же приводит из наровских слоев р. Славянки этот вид под именем *Coccosteus* sp. n., отмечая его незначительную величину. В. Гросс (W. Gross, 1933, S. 27) упоминает под именем *C. cf. minor* Miller остатки puchale и medio-dorsale очень маленького *Coccosteus* из наровских и тартуских слоев Эстонии. В. Гросс не считает возможным отнести найденные остатки к молодым индивидам *C. livonicus* или к *C. decipiens* и *C. minor* и полагает, что этот вид имеет значение руководящего ископаемого для нижней половины балтийского красного песчаника.

В. Гросс (W. Gross, 1940, SS. 65—68; Abb. 17 A, B, C, Taf. IX, Fig. 3) под названием *C. orvikui* sp. n. описывает остатки puchale, medio-dorsale и posterior ventro-laterale из тартуских слоев и отмечает их незначительную величину, сравнивая изучаемую форму с известными видами родов *Coccosteus* и *Plourdosteus*.

Исследование нового материала по medio-dorsale и posterior ventro-laterale дают дополнительные данные по строению этих костей и подтверждают стратиграфическое распространение вида. Medio-dorsale, описанное В. Гроссом (W. Gross, 1940, Abb. 17 B, C), принадлежит, вероятно, к *C. grossi* из нижнетартуских слоев.

Возраст и местонахождение. Средний девон, наровские слои живетского яруса. Ленинградская область: р. Славянка, дер. Марьино, колл. Фольборта, обр. 1636/135, 1897/7, р. Луга, правый берег у дер. Кленны, обн. 189, колл. Д. В. Обручева, 1931, обр. 54-62. По данным В. Гросса (W. Gross, 1933), слои с *Pterichthys* (наровские слои) у руч. Горденка и отвалы р. Эмайоги в Эстонии. Указанные В. Гроссом (W. Gross, 1940) находки из слоев с *Heterostius* (тартуские слои) относятся к *C. grossi* sp. n.

COCCOSTEUS GROSSI¹ sp. n.

Табл. 1, фиг. 2, табл. IV, фиг. 2—7. Рис. 20, а,б; 21,а,б

Coccosteus sp. indet: W. Gross, 1940, SS. 68—69, Abb. 17—D, Taf. IX, Fig. 2; Gross, 1942, S. 379.

Coccosteus orvikui (partim): Gross, 1940, SS. 66—68; Abb. 17 B—C, Taf. IX, Fig. 4—10; Gross, 1942, S. 379.

Голотип: Nuchale (табл. IV, фиг. 2а, 2б; обр. Pi 0070). Нижнетартуские слои живетского яруса (колл. Геологического ин-та АН ЭССР, Таллин).

Д и а г н о з. Рыбы средней величины, головной панцирь до 10 см в длину. Орнамент в виде круглых, незвездчатых, мелких и крупных бугорков, расположенных на костях рядами параллельно краям или беспорядочно. В центральных частях костей бугорки мельче и расположены плотнее, чем более крупные бугорки краевых зон (табл. I, фиг. 2). Nuchale плоское, его заднебоковые углы не вытянуты, задний край слабовыпуклый и менее чем в два раза шире переднего. На внутренней стороне у середины заднего края выделяется продольный гребешок. Для соединения с paranuchale кроме шовных поверхностей на внутренней стороне имеются узенькие шовные поверхности на латеральных краях внешней стороны, по которым paranuchale перекрывало nuchale. По paranuchale проходит надвисочная борозда. Rostrale имеет двураздельный задний край, бугорки на передней половине кости высокие, конические, редко расположенные, на заднем конце — мелкие. Medio-dorsale с длинным задним острием, на конце туберкулированным со всех сторон. Ветви борозды спинного чувствительного канала прямые, соединяются друг с другом под углом в 100°. На внутренней стороне по обе стороны киля образуются глубокие ниши, обращенные к переднему краю кости. На anterior dorso-laterale спинная борозда полукруглая. Posterior ventro-lateralia относительно короткие и широкие, с выпуклым контуром латеральных краев. Для posterior medio-ventrale характерны относительно крупные бугорки, расположенные параллельно краям кости.

М а т е р и а л. Фрагменты и отпечатки nuchale, paranuchale, anterior и posterior dorso-laterale.

О п и с а н и е и с р а в н е н и е. Nuchale (табл. IV, фиг. 2а, 2б; рис. 20; обр. Pi 0061-62, 69, 70, 54-60).

Шесть костей разных размеров и разной сохранности. Образцы Pi 0061-62 представляют обломки задней половины

¹ Название по имени В. Гросса (W. Gross, Берлин).

кости, у образца Рі 0070 разрушены передний и правый латеральный края. Образец 54-60 хорошей сохранности с несколько разрушенным передним краем. Кость более плоская, чем у *C. markae*, лишь немного сводчатая у заднего края. Задний

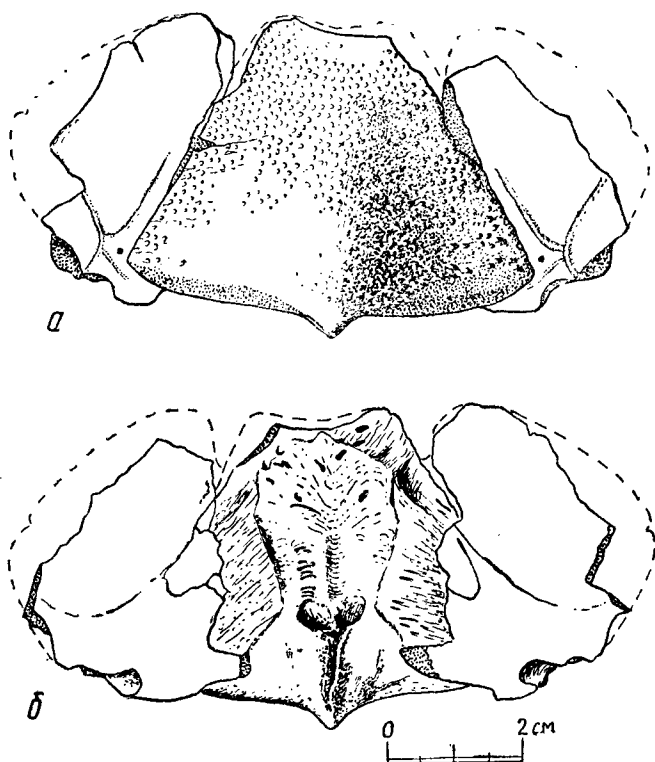


Рис. 20. *Coccosteus grossi* sp. n. Nuchale и paranuchalia: а — вид снаружи, б — вид изнутри. Обр. 54-60. Ленинград. обл., рч. Овнова (приток р. Луги)

край слабовыпуклый, с зубцом на середине, почти в два раза шире переднего. Заднебоковые углы острее, чем у *C. minor* (A. Heintz, 1938, фиг. 2) и *C. decipiens* (Heintz, 1931, Fig. 3), они похожи на углы nuchale *C. orvikui* (W. Gross, 1933, Taf. III, Fig. 14). Передний край был, вероятно, прямой или очень немного вогнутый.

Орнамент в виде круглых, незвездчатых, довольно крупных бугорков, расположенных рядами или беспорядочно.

В центре кости бугорки мельче и теснее расположены, в крайних частях они крупнее и более редки. На образце Pi 0070 бугорки не образуют параллельных рядов, все приблизительно одинаковой величины и расположены беспорядочно.

На наружной стороне у заднего края кости имеются хорошо выраженные шовные поверхности, на которые, вероятно, налегали, как и у *C. minor* (A. Heintz, 1938, Fig. 2), *postnuchalia*, а на латеральных краях узенькие шовные поверхности, по которым кость перекрывали *raganuchalia*. Подобное налегание *raganuchale* и *nuchale* наблюдается у *C. markae* и у рода *Dinichthys*.

Строение внутренней поверхности *nuchale* можно наблюдать на образце 54-60 и Pi 0070 (рис. 20,б): у заднего края между вырезками для *raganuchale* выделяется продольный гребешок, более низкий, чем у *C. markae*. Шовные поверхности для *raganuchale* глубокие, особенно в средней части кости, до переднего края они не доходят, оконтуривают эллипсовидную поверхность с углублением посередине. Срединное углубление находится на расстоянии четверти длины кости от заднего края.

№ образца	Ширина у заднего края	Измерения		Длина
		у заднего края	Толщина у переднего края	
Pi 0061	33			
Pi 0062	24			
Pi 0069	26			17
Pi 0070	40	5	2	30

Raganuchale (рис. 20; обр. 54-60, 54-61). На образце 54-60 левая и правая кости с обломанными краями вместе с *nuchale* относящиеся к одной крыше черепа. На образце 54-61 правая кость с обломком заднего края *nuchale*.

Строение кости такое же, как у *P. trautscholdi*, но с относительно более широкой и короткой сочленовной ямкой. Бугорки довольно высокие, незвездчатые, увеличиваются в размерах к переднему краю кости. Наибольшая ширина шовной поверхности для *nuchale* 20 мм.

По наружной стороне кости проходят борозды собственно боковая, задняя ямочная линия, которая идет параллельно боковому краю *nuchale*, и надвисочная. Борозды боковой и задней ямочной линии соединяются друг с другом под острым углом. Надвисочная борозда у своего основания изгибается менее круто, чем у *P. trautscholdi*.

Размеры

№ образца	Длина	Толщина у заднего края	Длина сочленовной ямки	Ширина сочленов- ной ямки
54-60	41	8	8	5
54-61	51	9	12	7

Rostrale (табл. IV, фиг. 4, рис. 21, обр. 54-39). Одна целая и половина передней части кости. Контурами (за исключением заднего края) и характером орнамента напоминает rostrale *Coccosteus minor* (A. Heintz, 1938, Pl. 1, Fig. 1, p. 5, Fig. 2). Задний

край двураздельный (такой контур у коккостеид наблюдается впервые). Передний край загибается вниз, имеет полукруглую форму. Кость утолщена в передней и центральной части, утончается в заднем направлении и в боковые стороны.

Как и у *C. minor* бугорки на передней половине кости высокие, конические, в форме шипиков, редко и беспорядочно расположенные, в то время как в задней части они мелкие, расположенные не всегда четко выраженными рядами.

На наружной стороне шовные поверхности для праеорбитале гладкие, полукруглые. На внутренней шероховатой поверхности у заднего края расположена шовная поверхность, по которой кость перекрывает пиитеале, а на боковых частях переднего края глубоко вдающиеся в кость шовные поверхности для пост-пасале.

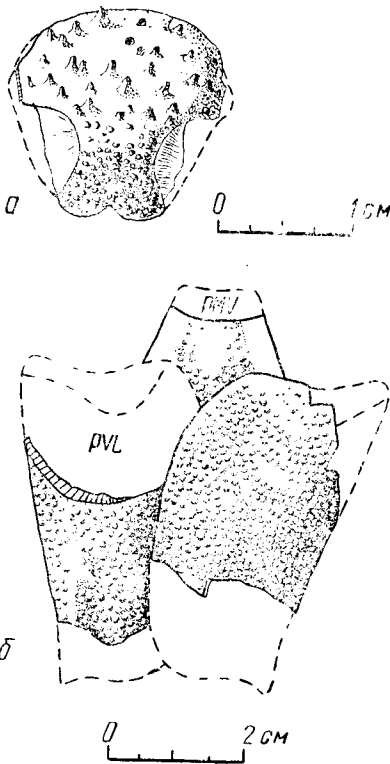


Рис. 21. *Coccosteus grossi* s.p. n.: а — rostrale. Обр. 54-39 Ленинград. обл., руч. Рудна (приток р. Плюссы); б — реконструкция части брюшного панциря. PMV—posterior medio-ventrale; PVL—posterior ventro-laterale

Размеры: длина 9; ширина 10.

Medio-dorsale (обр. Pi 0065; Pi 0068; Pi 0093). Несколько фрагментов, относящихся к экземплярам разной величины. В заднем направлении кость постепенно вытягивается в острое, более длинное, чем у *Coccosteus decipiens* (A. Heintz, 1938, Pl. 3, Fig. 2) и *C. orvikui* (табл. 1, фиг. 1). Переход широкой части кости в острое менее резкий, чем у *C. minor* (A. Heintz, 1938, Fig. 1).

На всех образцах задний конец острия обломан, вероятно, он был туберкулирован со всех сторон, как это показано у В. Гросса (W. Gross, 1940, Taf. IX, Fig. 8—9). Бугорки расположены беспорядочно, в центре они мельче, чем на периферии. На наружной стороне кости ясно заметны прямые боковые ветви спинной борозды, которые соединяются друг с другом в центре окостенения под тупым углом в 100° .

На внутренней стороне килевой отросток относительно длинный, менее широкий у основания, чем у *C. orvikui* (W. Gross, 1940, Taf. IX, Fig. 4), в профиль немного выпуклый. Вниз килевой отросток расширяется и раздваивается, образуя вогнутую ложковидную поверхность, над которой выделяется срединное ребрышко. По обе стороны киля расположены глубокие ниши, как у *C. orvikui* (W. Gross, 1940, Taf. IX, Fig. 7) и *C. markae* (табл. V, фиг. 1 б).

Размеры: длина до 60—65; высота каринального отростка на обр. Pi0068 — 14, на образце Pi 0093—17.

Medio-dorsalia, описанные В. Гроссом из нижнетартуских слоев Тамме, Хааслава и Арукюля (Gross, 1940, Taf. IX, Fig. 4—10), относимые им к *C. orvikui*, своей формой, размерами, характером орнамента близки к *C. grossi*. Вероятно, все они относятся к этому виду.

Anterior dorso-laterale (табл. IV, фиг. 5; обр. Pi 0060, Pi 0063). Две передние половины левой и одна половина правой кости с сочленовными мышелками и подсочленовными отростками.

Форма кости близка к anterior dorso-laterale *P. trautscholdi* (табл. X, фиг. 7) и *P. livonicus* (табл. VII, фиг. 6), но значительно меньших размеров и с относительно более коротким сочленовным мышелком, чем у *P. livonicus*. От anterior dorso-laterale *C. minor* (A. Heintz, 1938, pl. 1, fig. 1) отличается более длинной надсочленовной частью. Спинная борозда не доходит до переднего края (на обр. Pi 0060 на расстоянии 7 мм) и у своего начала образует дугу.

Сочленовные отростки средней длины с широким основанием, подсочленовные отростки плоские, хорошо выраженные. Бугорки на кости расположены концентрическими рядами во-

Бугорки на кости расположены концентрическими рядами вокруг центра окостенения. На образце Pi 0060 частично сохранились шовные поверхности для medio-dorsale и anterior laterale.

№ образца	Размеры	
	Длина переднего края	Длина сочленовного отростка
Pi 0060	15	4
Pi 0063		3

Posterior ventro-laterale (табл. IV, фиг. 6, 7; рис. 21; обр. Pi 0066). Левая и правая кости неполной сохранности. От правой сохранились средняя часть и отпечаток внутренней стороны передней половины кости. Орнамент представлен крупными бугорками одинаковой величины, расположенными рядами или беспорядочно. На сгибе бокового края бугорки отсутствуют. На левой кости в центре расположены бугорки мелкие, к переднему и медиальному краю (как это видно на сохранившейся части кости) они увеличиваются в размерах и расположены рядами параллельно краям кости и границе шовной поверхности для anterior ventro-laterale. Передняя часть правой кости более выпуклая, чем задняя. В заднем направлении кость суживается. Кость напоминает posterior ventro-laterale *C. minor* (A. Heintz, 1938, pl. 2, fig. 2), но была, вероятно, относительно короче и шире, и, в отличие от всех видов *Coccosteus*, ее латеральный край не вогнутый, а несколько выпуклый.

Размеры: вероятная длина кости 45; ширина переднего края (по отпечатку) 25.

На образце Pi 0066 левой кости не сохранились боковая часть переднего края и весь задний край. Как и у правого posterior ventro-laterale, боковой край кости несколько выпуклый. Судя по отпечатку, кость немного суживается к заднему концу.

Размеры: вероятная длина 45; ширина в средней части кости 23.

Posterior medio-ventrale (табл. IV, фиг. 3, рис. 21; обр. Pi 0064). Один экземпляр с наружной стороны. Обломаны передний край и частично шовные поверхности. Форма кости обычная — ромбовидно-прямоугольная с широкими шовными поверхностями. Боковые углы расположены за серединой кости. В центре кости расположены мелкие бугорки, по периферии — более крупные, особенно у заднебоковых краев.

Размеры: длина обломка 15 (вероятная длина всей кости до 20) ширина 18.

Возраст и местонахождение. Нижнетартуские слои живетского яруса. Ленинградская область: р. Ордеж у Новосиверской (колл. И. Ф. Геккер, 1929); руч. Овнова (приток р. Луги), дер. Хилок, руч. Вруда (приток р. Луги), дер. Редькино, руч. Рудна (приток р. Плюсы) (колл. Д. Обручева, 1931, обр. 54-60, 54-61). Эстония: г. Тарту (Тяхтвере), хутора: Арукюла, Тамме, Вапрамяэ, Кавильда; г. Калласте на берегу Чудского озера (колл. Э. Ю. Марк 1951—1954 гг., обр. ГМ АН ЭССР Рі 0060—0070).

Общие замечания. Из нижнетартуских слоев В. Гросс (W. Gross, 1940, S. 68, Abb. 17D, Taf. IX, Fig. 2) дает описание *nuchale*, которое отличается своей формой от *nuchalia P. livonicus* и *C. orvikui*. В. Гросс называет эту форму *C. sp. indet.* В этой же работе (W. Gross, 1940, SS. 67—68, Taf. IX, Fig. 4—10, Abb. 17 B—C) из нижнетартуских слоев указаны *medio-dorsalia*, относимые к *C. orvikui*, которые по форме и размерам близки к *C. grossi* и, вероятно, относятся к этому виду. В 1942 г. В. Гросс (1942) упоминает этот вид в списке ихтиофауны тартуских слоев, как *C. sp. indet.*

Возможно, что *C. grossi* является промежуточной формой между маленьким *C. orvikui* из наровских слоев и более крупным *C. markae* из верхнетартуских.

COCCOSTEUS MARKAE¹ sp. n.

Табл. I, фиг. 3; табл. IV, фиг. 8—10; табл. V, фиг. 1—6; рис. 10, б; 14, б; 17, ж, з; 22, а—з; 23, а—в; 24, а—в; 25, а—в.

Голотип: *Nuchale* (табл. IV, фиг. 10 а, 10 б; обр. Рі 0082). Эстония, г. Каркси. Верхнетартуские слои живетского яруса.

Диагноз. Рыба средней величины. Головной панцирь до 10 см, длина всего панциря до 20 см. Орнамент в виде круглых, высоких, незвездчатых бугорков, которые расположены беспорядочно или собраны по нескольку штук в ряд, на некоторых костях мельче в центральных частях, чем на краевых. На заднем острие *medio-dorsale* бугорки заходят на внутреннюю поверхность. Задний край *nuchale* приблизительно в два с половиной раза длиннее переднего, с хорошо выраженным срединным шипом, по узким шовным поверхностям на латеральных краях наружной стороны кость перекрывали ра-

¹ Название по имени Э. Марк (Геологический институт АН ЭССР).

rapunchalia. На внутренней стороне nuchale, между карманообразными вырезками для rapanuchale, имеется продольный гребень, переходящий на срединный шип. По rapanuchale проходит надвисочная борозда. По centrale проходят три борозды: центральная, подглазничная и среднеямочная линия. Первые две пересекаются между собой под углом $70-75^\circ$ и продолжают после пересечения. На medio-dorsale спинная борозда прерывается в центре окостенения, ветви ее образуют угол в $100-110^\circ$. По обе стороны кия и килевого отростка расположены глубокие ниши, обращенные к переднему краю кости. На posterior dorso-laterale спинная борозда короткая, идет от переднего края и не доходит до центра кости. У posterior ventro-laterale заднебоковые углы оттянуты в отростки, лишённые бугорков, латеральный выступ переднего края длинный. Крупные бугорки расположены только в пределах широкой полосы, параллельной краям кости. Передние края anterior ventro-laterale образуют угол в 130° . Posterior medio-ventrale правильной ромбической формы, боковые углы находятся на середине длины.

Материал. Кости и фрагменты nuchale, centrale, suborbitale, medio-dorsale, spinale, posterior dorso-laterale.

Описание и сравнение. Nuchale (табл. IV, фиг. 10а, 10б; рис. 10,б; обр. Pi 0082, Pi 0207). Имеются три экземпляра хорошей сохранности. Кость трапециеобразной формы, сводчатая у заднего края, уплощается впереди. Передний край немного вогнут. Задний край приблизительно в два с половиной раза длиннее переднего. На заднем крае хорошо выражен срединный шип, как у *P. livonicus* (табл. VII, фиг. 3), но он менее острый. Заднебоковые углы несколько оттянуты в стороны.

Бугорки расположены беспорядочно. На наружной стороне у заднего края четко отделяются по полукруглой линии шовные поверхности для postnuchale и на боковых краях шовные поверхности, по которым кость перекрывали rapanuchalia. Шовные поверхности для rapanuchalia имеют вид узких полос, не достигающих до переднего края, с наибольшей шириной по середине. Такие полосы, но более узкие, имеются на nuchale *S. grossi*, у других видов не наблюдаются. Налегание rapanuchale на nuchale характерно для рода *Dinichthys*.

Для внутренней поверхности характерны глубокие, ступенчатые (особенно в передней половине кости) шовные поверхности для rapanuchale, которые придают ей «длиннохвостный» облик. Среднее овальное углубление находится на расстоянии $\frac{1}{3}$ длины от заднего края, как у *Plourdosteus*. Между

карманообразными вырезками для *para-nuchale* находится продольный гребень, более длинный и высокий, чем у *C. grossi*. Он не доходит до срединного овального углубления и у своего переднего конца раздваивается. Задний конец гребешка расположен на срединном шипе заднего края кости.

Размеры

№ образца	Длина	Ширина переднего края	Ширина заднего края	Отношение ширины к длине
Pi 0082	44	25	62	1,4
Pi 0083	25	15	34	1,3
Pi 0084	41	22	60	1,46

Para-nuchale (табл. V, фиг. 2; обр. Pi 0220). Одна кость с обломанными латеральными краями. Отклонений от обычного строения кости не наблюдалось.

Бугорки несколько мельче в центральной части кости, чем на остальной поверхности. Сочленовная ямка продолговатая, овальная, надсочленовный отросток хорошо выражен.

По кости проходят три борозды системы боковой линии: задняя ямочная линия, собственно боковая, от которой позади отверстия эндолимфатического канала в виде небольшого отрезка прямой линии (2,5 мм) отходит борозда надвисочная.

Размеры: длина (приблизительная) 43.

Centrale (табл. IV, фиг. 9, рис. 22,а; обр. Pi 0079). Левое *centrale* с наружной стороны. Бугорки расположены беспорядочно или рядами. В центральной части бугорки мельче, чем в краевых частях. Форма кости, как у *C. decipiens*, но с иным расположением центральной и надглазничной борозд, которые пересекаются под углом 70—75°. Центральная борозда продолжается и после пересечения в медиальном направлении. Кроме этих двух борозд по кости проходят борозды средней и задней ямочных линий, которые также имеются у *C. decipiens* и *C. minor*. Борозда средней ямочной линии отходит от медиального края кости, идет параллельно центральной борозде и доходит до середины кости. Борозда задней ямочной линии является как бы продолжением борозды надглазничной, доходит до шовной поверхности для *para-nuchale*.

На наружной поверхности кости частично сохранились шовные поверхности для *nuchale*, *para-nuchale*, *praeorbitale* и правого *centrale*.

Размеры: длина 30; ширина 28.

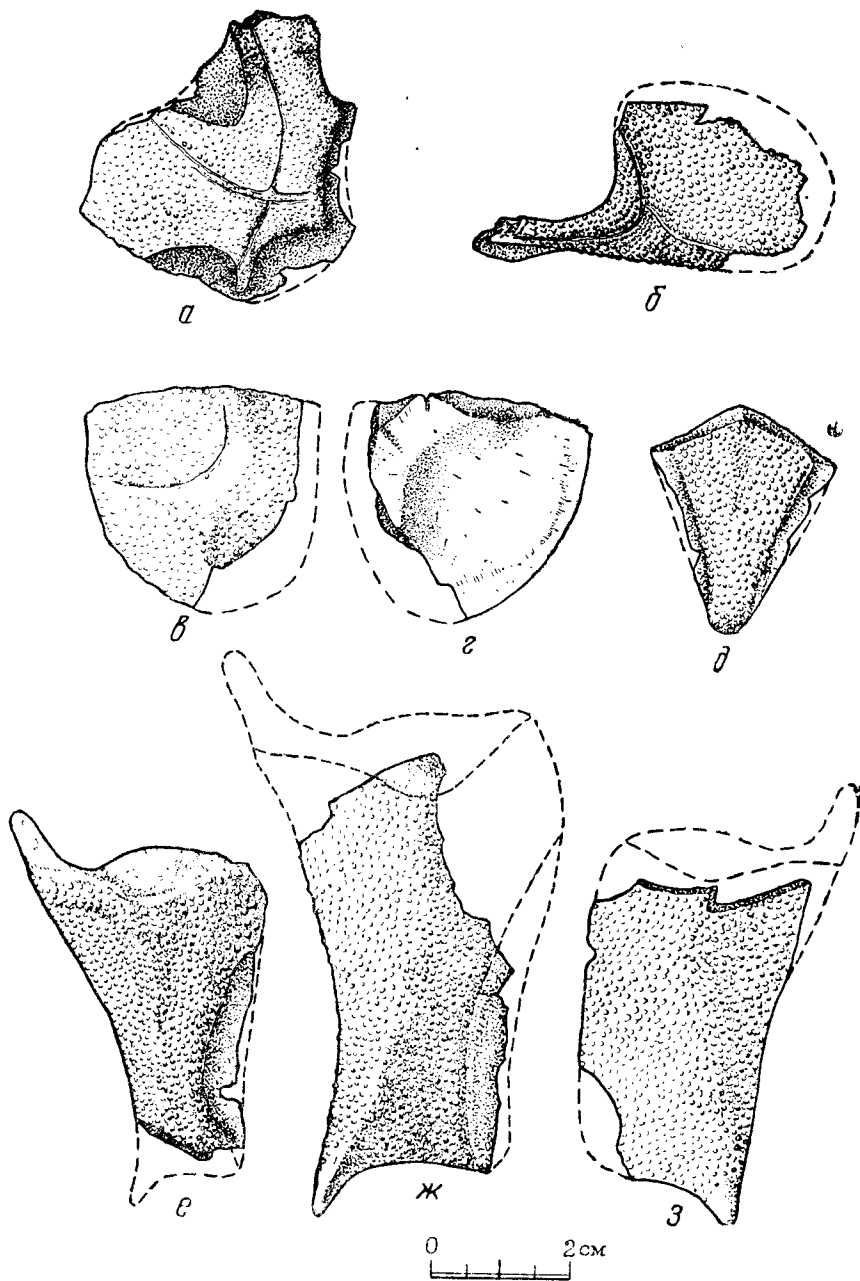


Рис. 22. *Coccosteus markae* sp. n.: а — centrale. Обр. Pi 0079; б — suborbitale. Обр. Pi 0080; в — г — anterior ventro-laterale (в — вид снаружи, г — вид изнутри). Обр. Pi 0088; д — anterior medio-ventrale. Обр. Pi 008; е, ж, з — posterior ventro-laterale (е — ж — правые кости, з — левая кость). Обр. Pi 0092. Эстония, г. Каркси

Suborbitale (рис. 22,б; обр. Pi 0080). Одна кость с обломанными тонкими краями лопасти. Форма, как у *P. trautscholdi*, но более выпуклая. Строение ее соответствует описанию, данному в общей части. Бугорки расположены беспорядочно, над центром окостенения они мельче, чем на остальной поверхности. На переднем конце наружной стороны подглаз-

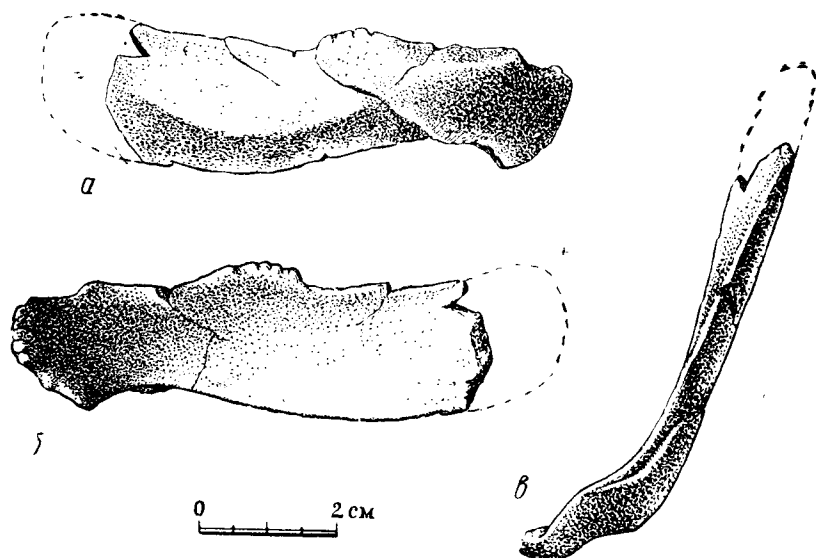


Рис. 23. *Coccosteus markae* sp. n. Infragnathale. а — вид снаружи; б — вид изнутри; в — вид сбоку. Обр. 802-2, Псковская обл., р. Ег-
линка, с. Безьева

ничного отростка сохранились шовные поверхности для прае-orbitale. На нижней стороне горизонтальной пластинки хорошо выражена удлиненная шероховатая площадка, под которой располагались верхнечелюстные кости. Шовная поверхность для раgnathale выражена неясно. Внутренняя поверхность гладкая, с хорошо выраженными лучами окостенения.

Размеры: длина 48; ширина 25.

Infragnathale (табл. IV, фиг. 8; рис. 23,а,б,в; обр. 802-2). Кость хорошей сохранности с обломанным задним краем. От известных infragnathalia коккостейд отличается некоторыми особенностями строения: в рельефе наружной стороны хорошо выражено деление на рабочую и лопастную части (что характерно для динихтиид), нижний край лопастной части отогнут от верхней (более плоской и тонкой) по-

полукруглой линии, загибающейся вверх в направлении к заднему краю. По верхнему режущему краю рабочей части хорошо развиты рабочие грани, клыковидные выступы тупые (может быть вследствие окатанности). «Задние» зубообразные отростки представлены в количестве трех-четырех. Симфизных зубов пять (снизу вверх они постепенно уменьшаются в размерах).

Размеры: длина около 70; наименьшая ширина 14.

Medio-dorsale (табл. V, фиг. 1а, 1б; рис. 14,б, 24; обр. Рі 0071-76). Две кости с обломанным передним и задним краями и до 10 фрагментов разной величины.

Форма обычная для спинной кости *Coccosteus*: сводчатая, спереди уплощенная, сзади более выпуклая, длина в два раза больше ширины, как у *C. orvikui* и *P. trautscholdi*. Передний край несколько вогнут, задний вытянут в длинное острие, похожее на острие *C. grossi* (табл. 1, фиг. 1). По изменению контуров туберкулированной поверхности на posterior dorso-laterale разных размеров можно проследить возрастные изменения очертаний латеральных сторон medio-dorsale. На posterior dorso-laterale молодых экземпляров граница туберкулированной поверхности более угловата, чем на костях большего размера. Угол наклона боковых крыльев в задней части кости приблизительно 110° .

Бугорки круглые, высокие, плотно и беспорядочно расположенные, покрывают кость с наружной стороны, а на некоторых образцах на заднем острие заходят на внутреннюю сторону, как у *C. orvikui* (W. Gross, 1940, Taf. IX, Fig. 2) и *C. grossi*. В осевой части кости бугорки несколько мельче, чем на остальной поверхности.

На наружной стороне у переднего края расположены шовные поверхности, вероятно, для postnasale, как у *C. minor* (A. Heintz, 1938, Fig. 1).

Спинная борозда прерывается в центре окостенения, как у *P. trautscholdi*. Ветви ее не доходят до краев кости и образуют угол в $100-110^{\circ}$.

Поверхность внутренней стороны шероховата, на ней хорошо выражены лучи окостенения. Внутренняя поверхность заднего острия гладкая, отделяется овальной ступенькой. Наличие бугорков на ней свидетельствует, что под острием располагался кожный карман. Килевой отросток относительно короткий. Строение килевого отростка и продольного кия такое же, как у *P. trautscholdi*, за исключением глубоких ниш, которые отсутствуют у этого вида. Ниши расположены по обе стороны кия, как у *C. orvikui* (Gross, 1940, Taf. IX, Fig. 7).

№ образца	Длина	Размеры		
		Наибольшая ширина по прямой	Отношение длины к ши- рине	Длина кариналь- ного отростка
Pi 0071	115	60	2	22
Pi 0072		40		16
Pi 0074		47		
Pi 0076		75		25

Форма medio-dorsale Pi 0072 искажена, вероятно, вследствие болезненного разрастания (рис. 24): левая сторона шире правой, килевой отросток смещен влево. Конц заднего острия лишен бугорков и загибается внутрь. Поверхность его шероховата.

Anterior dorso-laterale (табл. V, фиг. 6, обр. Pi 0215). Одна правая кость с наружной стороны. Форма как у *P. trautscholdi* (табл. X, фиг. 7), но относительно шире. Строение соответствует описанию, приведенному в общей морфологии.

Размеры: длина 27; ширина 50.

Posterior dorso-laterale (табл. V, фиг. 3а, 3б; обр. Pi 0085 — Pi 0087). Три левые кости хорошей сохранности от экземпляров разных размеров. Кости выпуклые, треугольной формы такой же, как у *C. minor* (A. Heintz, 1938, pl. 2, fig. 1) и *P. trautscholdi* (табл. X, фиг. 6). Бугорки расположены тесно, беспорядочно, в центральной части кости они немного мельче.

Шовные поверхности для anterior dorso-laterale и medio-dorsale и углубление в переднелатеральном углу для posterior laterale выражены четко. Граница шовной поверхности для medio-dorsale образует несколько более пологий, чем у *P. trautscholdi*, угол, входящий в туберкулированную поверхность. Форма угла дает представление об очертании края medio-dorsale. На маленьком posterior dorso-laterale (обр. Pi 0086), этот угол выражен резче, чем на двух остальных больших образцах. Возможно, что с возрастом угол выполаживался. Шовная поверхность для posterior laterale глубоко вдается в шовную поверхность для anterior dorso-laterale. Передняя граница туберкулированной поверхности выпуклая, от середины ее отходит короткая, не доходящая до середины кости, спинная борозда. С внутренней стороны кость гладкая.

№ образца	Размеры	
	Длина	Ширина
Pi 0085	50 ¹	50
Pi 0086	27 ¹	35
Pi 0087	38	40 (обломки)

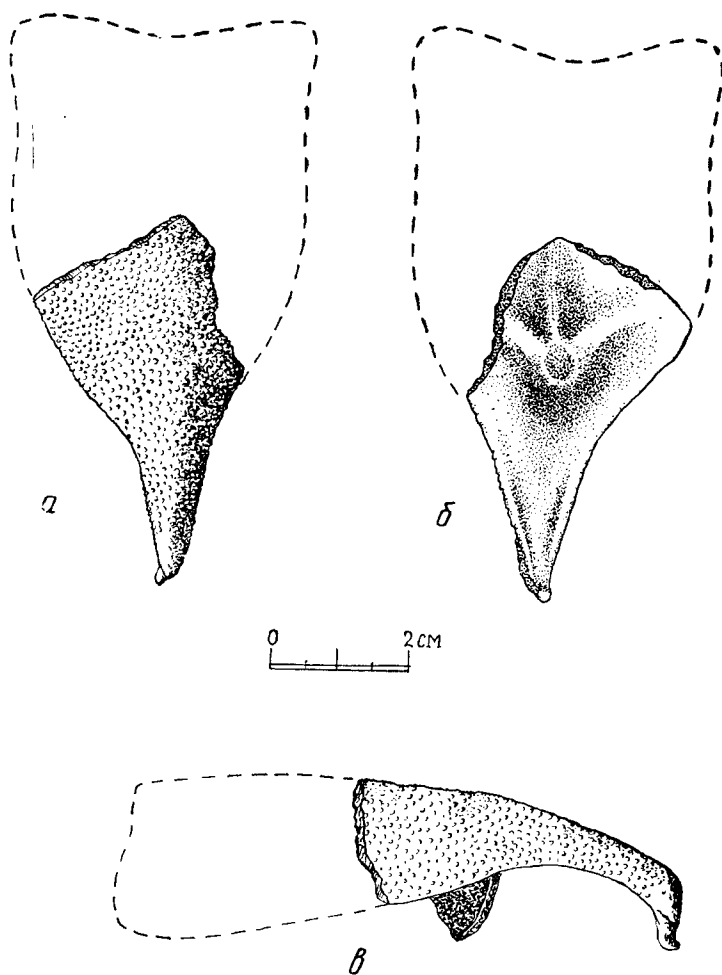


Рис. 24. *Coccosteus markae* sp. n. Болезненное разрастание заднего острия medio-dorsale: а — вид снаружи; б — вид изнутри; в — вид сбоку. Обр. Pi 0072. Эстония, г. Каркси

Anterior ventro-laterale (рис. 22, в, г; обр. Pi 0088). Одна левая кость с обломанными латеральным и задним краями. Форма и строение такие же, как у *P. mironovi* и *P. trautscholdi*. Кость слабовыпуклая, с несколько отогнутым наружу утолщенным переднебоковым краем, вдоль бокового края немного вогнутая. Бугорки расположены беспорядочно у переднего края, у медиального они собраны по несколько в ряды, параллельные краю. В центре они мельче, чем в краевых частях. Брюшная борозда, как у *P. mironovi*, образует полукруг, который отсекает переднемедиальный угол и немного не доходит до краев кости.

Внутренняя сторона гладкая. На медиальном крае находится шероховатая поверхность, которой кость перекрывала *anterior* и *posterior medio-ventrale*. На переднем крае находится глубоко врезанная в кость шовная поверхность для *interlaterale*, сбоку от нее — глубокая шовная поверхность для *spinale* (на образце обломана).

Размеры: длина 35, ширина (обломка) 30 (общая ширина достигала, вероятно, 36—37).

Posterior ventro-laterale (табл. V, фиг. 4, рис. 22, е, ж, з; обр. Pi 0089 — Pi 0092). Две правые кости с обломанными задними краями и несколько фрагментов костей разной величины.

Кость выпуклая, боковой край отогнут вверх, к заднему краю кость суживается. Характерны заднебоковые углы, оттянутые в отростки, лишённые бугорков. Этот признак типичен для *Coccosteus* и отсутствует у *Plourdosteus*, у которого заднебоковые углы закруглены.

Передние боковые углы вытянуты в отростки для соединения *anterior* и *posterior laterale*, они лишены бугорков. Шовная поверхность для *anterior ventro-laterale* полукруглым широким вырезом заходит в туберкулированную поверхность кости и суживается к переднебоковому углу. Граница туберкулированной поверхности с шовной поверхностью для левого *posterior ventro-laterale* меняет свою форму от несколько вогнутой (обр. Pi 0089) до прямой (обр. Pi 0092).

Орнамент подразделен на две зоны: периферическую зону крупных бугорков до 5 мм шириной и центральную зону мелких бугорков. В периферической зоне бугорки расположены беспорядочно или собираются по несколько в ряд.

Размеры (обр. Pi 0089); длина (обломан задний край) 57; наибольшая ширина у переднего края 35. Обр. Pi 0090; длина обломка с отростком 65; длина отростка 5; ширина у заднего края 23.

Anterior medio-ventrale (рис. 22, д, обр. Pi 0081). Одна кость с наружной стороны. Кость удлиненная, расширяющаяся в переднем направлении, задний край закруглен. Форма кости очень близкая к форме anterior medio-ventrale *P. livonicus* (табл. VII, фиг. 4) и *C. minor* (A. Heintz, 1938, p. 3, fig. 1).

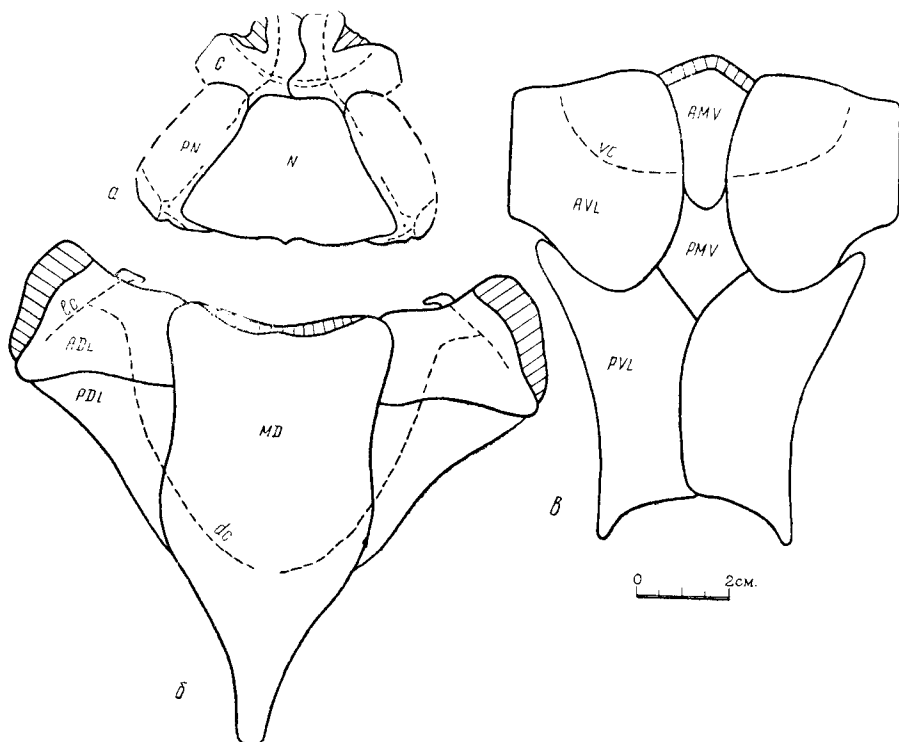


Рис. 25. *Coccosteus markae* sp. n. Реконструкция панцирей: а — головного; б — спинного; в — брюшного. (Обозначения костей и борозд органов боковой линии см. на рис. 4, 5 и 8)

В центре окостенения расположены более мелкие бугорки, чем на остальной поверхности. Бугорки расположены беспорядочно или рядами.

Шовная поверхность для interlaterale имеет такой же характер, как у *P. livonicus*: глубоко врезана на наружной поверхности по переднему краю кости. Шовная поверхность для anterior ventro-laterale уже, чем у *P. livonicus*. Передние стороны кости образуют угол в 130° (как у *P. trautscholdi*).

Размеры: длина 33; ширина 27.

Posterior medio-ventrale (табл. V, фиг. 5; обр. Pi 0078, Pi 0209). Две кости неполной сохранности. Кость имеет правильную ромбическую форму со срезанным передним концом, плоская, шовные поверхности широкие. Стороны скульптурированной поверхности прямые (в отличие от *P. livonicus*), повторяют контуры латеральных сторон кости. Бугорки расположены беспорядочно. Внутренняя сторона гладкая, с заметными лучами окостенения.

Размеры (обр. Pi 0209): длина 35; ширина 35.

Spinale (рис. 17, ж, з; обр. Pi 0077). Левая кость с обломанным передним концом. Кость относительно короткая и широкая, похожа на *spinale P. trautscholdi* (табл. X, фиг. 4) и *P. livonicus* (W. Gross, 1938, Taf. XIII A—D), но значительно меньших размеров.

Высокие, круглые, одинакового размера, беспорядочно расположенные бугорки покрывают всю кость, за исключением медиальной стороны дистального конца и шовных поверхностей.

Шовная поверхность для *anterior laterale* S-образной формы, расширяется к заднему концу. На нижней стороне кости передняя узкая шовная поверхность для *interlaterale*, расширяющаяся в заднем направлении, и задняя ромбической формы для *anterior ventro-laterale* разделены друг от друга ребром. Внутрь кости идет глубокая коническая полость, открывающаяся впереди.

Размеры: длина 23, ширина 7; отношение длины к ширине приблизительно 3.

Возраст и местонахождение. Низы верхнетартуских слоев живецкого яруса. Эстония, г. Каркси (Karksi). Сборы Э. Ю. Марк, 1954, колл. ГМ АН ЭССР. Номера образцов см. в тексте. Псковская область, с. Бездва, реч. Еглинка. Сборы Л. В. Обручева, 1956, обр. 802-2.

COCCOSTEUS sp. 1

Табл. 1, фиг. 4

Материал. *Medio-dorsale* с обломанными передним и задним краями.

Описание. Удлиненная форма *medio-dorsale* и его постепенное сужение в заднем направлении характерны для *Coccosteus*. Кость более сводчата у заднего конца и уплощается впереди. Наклон боковых крыльев крутой, такой же, как у *P. mironovi*.

Своеобразен орнамент кости. Круглые, незвездчатые бугорки почти все лишены верхушек (подобная форма бугорков у *Coccosteus* и *Plourdosteus* не наблюдалась), образуют поперечные ряды в осевой части кости и продольные в боковых. Бугорки мельче в средней части кости и крупнее и реже расположены по краям.

Спинная борозда на кости незаметна (может быть вследствие неполной сохранности образца). Длина обломка 60, ширина 48.

Возраст и местонахождение. Живетский ярус (низ) среднего девона. Средний Урал, западный склон: р. Усьва, обн. 205, против серного источника. Колл. Н. В. Дорофеева, 1945 г. Обр. 1355-1.

COCCOSTEUS (?) sp. 2

Табл. VII, фиг. 1

Материал. Праеорбитале неполной сохранности с наружной стороны. Кость черного цвета.

Описание. Правое праеорбитале с наружной стороны. Кость похожа по форме на праеорбитале *P. trautscholdi* и *P. migonovi*, но отличается более вытянутой передней частью, так что изгиб надглазничной борозды приходится напротив расширенных передних краев rostrale. На медиальном крае кости в передней половине сохранилась шовная поверхность, для rostrale на боковом — край орбитальной вырезки. Надглазничная борозда резко выделяется, она широкая и глубокая.

Бугорки похожи на бугорки medio-dorsale *C. terraenovae* Обр. (Д. В. Обручев, 1934), но значительно крупнее последних, возможно, поэтому кость принадлежит большему по размеру животному. Бугорки незвездчатые, беспорядочно расположенные.

Размеры: длина 31; ширина (наибольшая) 24; ширина переднего края 11.

Возраст и местонахождение. Девонские отложения Новой Земли, Русская Гавань. Колл. М. М. Ермолаева. Обр. 56-3.

COCCOSTEUS sp. 3

Рис. 26

Материал. Отпечаток пучале с внутренней поверхности и неопределимые отпечатки обломков костей панциря с внут-

ренной и наружной поверхности на кварцевом среднезернистом сером песчанике.

Описание. Кости средней величины. Рыбы могли достигать размеров *Plourdosteus trautscholdi*. Орнамент коккостеидного облика, в виде звездчатых, невысоких бугорков с круглыми вершинками.

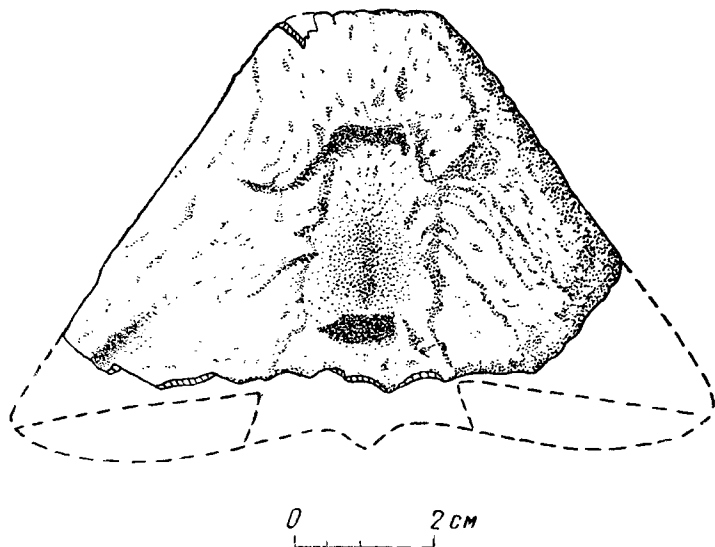


Рис. 26. *Coccosteus* sp. 3. Nuchale (вид изнутри). Обр. 10-18. Минусинская котловина, сев. склон Уйбатского отрога, р. Нени, дер. Камышта

Nuchale трапециеобразной формы с почти прямым передним краем. Две трети внутренней поверхности заняты шовными плоскостями для parapuchale и centrale, следовательно, пучале перекрывало centrale, как у родов *Coccosteus* и *Plourdosteus*.

Возраст и местонахождение. Илеморовские слои живетского яруса среднего девона Минусинской котловины¹. Северный склон Уйбатского отрога, правый берег р. Нени, в 1,8 км севернее дер. Камышта. Обр. 10-18.

¹ До настоящего времени из Минусинской котловины были известны проблематические остатки *Anthrodira* из основания илеморовских слоев (Д. В. Обручев, 1954).

Род LIVOSTEUS gen. n.

Coccosteus (partim): W. Gross, 1930, 1933, 1942.

Тип рода: *Coccosteus grandis* Gross, 1933. Нижнегау-ские слои франского яруса. Латвия.

Диагноз. Рыбы крупные, с уплощенным панцирем. Длина панциря достигала, возможно, 80 см. Кости отличаются массивностью. Орнамент в виде крупных (до 3 мм в диаметре) плоских, часто редких бугорков, расположенных беспорядочно, *spinale* короткое, изогнутое.

Сравнение. Представители рода *Livosteus* значительно крупнее представителей рода *Coccosteus* и некоторых представителей рода *Plourdosteus*. Кости панциря представителей рода *Livosteus* отличаются большими размерами, массивностью и орнаментированы наиболее крупными бугорками из всех известных коккостеид. Форма *spinale* (треугольная, короткая, клювообразная) характерна только для данного рода, у других родов семейства коккостеид *spinale* удлиненное и более тонкое.

Видовой состав. Род *Livosteus* содержит один вид — *L. grandis* (Gross, 1933).

Распространение. Латвия, Цесиский р-н; р. Абавя; р. Рауна, франский ярус, нижнегау-ские слои.

LIVOSTEUS GRANDIS (Gross, 1933)

Табл. II, фиг. 1; табл. VI, фиг. 1—5. Рис. 17, а, б; 27, а, б

Coccosteus: W. Gross, 1930, Taf. 11, Fig. 6, S. 135.

Coccosteus grandis: W. Gross, 1933, Taf. III, Fig. 13, S. 27; W. Gross, 1942, S. 382.

Голотип: Posterior laterale (W. Gross, 1933, Taf. III, Fig. 13). Латвия, Ленчупе (приток р. Гауи), район г. Цесиса. Гау-ские слои (?).

Диагноз. Infragnathale, suborbitale, anterior laterale, posterior laterale и posterior medio-ventrale имеют коккостеидный облик, но отличаются большими размерами и массивностью (например, ширина заднего края nuchale 21 см). Система органов боковой линии в виде широких и глубоких открытых борозд. Nuchale плоское, в рельефе внутренней стороны овальное углубление не выделяется. Spinale треугольное, клювообразно изогнутое и короткое. У interlaterale горизонтальная пластинка широкая, вертикальная пластинка

несет мелкие, высокие бугорки. На anterior ventro-laterale борозда брюшного чувствительного канала отсекает передний медиальный угол.

Материал. Два образца spinale и фрагменты puchale, paranuchale, suborbitale, infragnathale, 2 medio-dorsalia, 3 interlateralia, anterior laterale, posterior laterale, anterior ventro-laterale, posterior medio-ventrale и несколько неопределимых обломков.

Nuchale (табл. VI, фиг. 2; обр. Pi 0100). Левая часть задней половины puchale, входящая в paranuchale. Бугорки на наружной поверхности стерты. Nuchale большое, наиболее плоское из всех известных puchale коккостеид. Заднебоковой угол немного оттянут в сторону, боковая сторона кости в пределах обломка имеет небольшой наклон. Внутренняя сторона гладкая. Наибольшая толщина у заднего края, по отношению к размерам кости толщина небольшая (17 мм). Ширина заднего края равна приблизительно 210 мм.

Parapuchale (табл. VI, фиг. 2; обр. Pi 0100). Задняя половина кости с обломанными передним и боковыми краями. Кость массивная, покрыта крупными, круглыми, плоскими бугорками, расположенными редко и беспорядочно. Видимая на наружной стороне шовная поверхность для puchale глубокая, двухступенчатая.

Собственно боковая борозда и задняя ямочная линия образуют между собой тупой угол. Первая доходит до заднего края кости, вторая кончается у бокового края puchale. Отверстие эндолимфатического канала большое. На заднем крае кости расположен широкий, плоский, шероховатый подсочленовный отросток. Сочленовная ямка с очень небольшим наклоном, что свидетельствует об уплощенной форме панциря. Внутренняя поверхность гладкая, с лучами окостенения. Длина сочленовной ямки равна приблизительно 22 мм.

Infragnathale (табл. VI, фиг. 5; обр. 802-3, 802-4, 802-5). Три фрагмента.

Форма кости обычная для *Coccosteus* (*C. decipiens* A. Heintz, 1931, s. 297. *C. minor*, A. Heintz, 1938, p. 5) и *Plourdosteus* (табл. IX, фиг. 2), но значительно больших размеров.

Образец 802-5 — обломок передней, рабочей части кости с двумя клыковидными выступами на верхнем крае, на котором слабо намечаются рабочие грани. Симфизный край несет 5 зубообразных отростков, заметных только на внутренней стороне. Ширина обломка 20 мм.

Образцы 802-3 и 802-4 представлены почти целиком сохра-

нившимися лопастными частями с задними зубообразными отростками.

На образце 802-3 задние зубы сильно стерты (кость принадлежала старому экземпляру), с внутренней стороны сохранились основания четырех задних зубов, наклонных вперед, разделенных друг от друга желобками и сросшихся с костью. Образец 802-4 более плоский, чем предыдущий, задние зубообразные отростки в количестве 5. На наружной стороне функционирующая часть кости полукруглым выступом налегает на лопастную часть. Кости суживаются в переднем направлении, утолщены в средней части.

Размеры фрагментов лопастной части: длина 80; ширина у основания задних зубов 35.

Suborbitale (обр. Pi 0095). Массивный обломок левого подглазничного отростка большого экземпляра в форме совочка, образующего дно глазницы. Ширина 32.

Anterior laterale (обр. Pi 0096). Обломок верхней части переднего края кости с ребром на внутренней поверхности, которое вниз постепенно расширяется и повышается. Наружная поверхность плоская, покрыта беспорядочно расположенными крупными (до 33 мм в диаметре) и более мелкими бугорками. Длина ребра 80 мм.

Anterior ventro-laterale (рис. 27; обр. Pi 0094, Pi 0073). Передняя половина правой кости с обломанным медиальным краем (обр. Pi 0094) и обломок переднебокового края правой кости (обр. Pi 0073). Образец Pi 0094 представляет большую, массивную, выпуклую кость, с вогнутым боковым краем. С наружной стороны кость покрыта беспорядочно расположенными бугорками разных размеров (диаметром до 3 мм). Широкой полукруглой дугой по кости проходит брюшная борозда, которая так же, как на *anterior ventro-laterale C. markae*, *P. mironovi* и *P. trautscholdi* отсекает переднемедиальный угол.

На внутренней стороне у переднего края сохранилась часть шовной поверхности для *interlaterale*. Она шероховатая, суживается в латеральном направлении (наибольшая ширина 15 мм). Шовная поверхность для *spinale* обломана, сохранилось только рельефное утолщение у ее основания. Медиальная часть кости отделяется плоским полукруглым ребром.

Размеры обломка: длина 141; ширина 95.

На образце Pi 0073 сохранилась скульптура из крупных бугорков. Боковой край обломка вогнут, утолщен и на внутренней стороне несет выступ для прикрепления *spinale*.

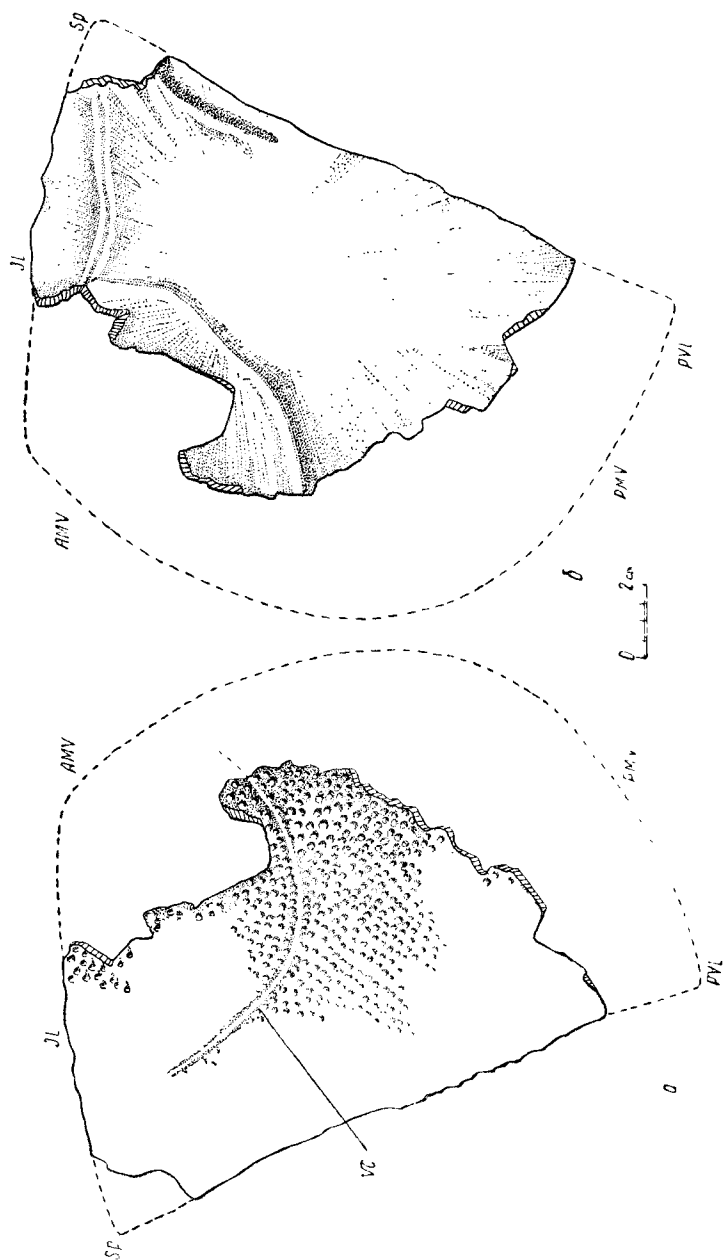


Рис. 27. *Livosteus grandis* (Gross). Anterior ventro-laterale; *a* — вид снаружи; *б* — вид изнутри. Обр. Рг 0094, Латвия, р. Абавя, хвт. Леей. AMV — anterior medio-ventrale; IL — interlaterale; PMV — posterior medio-ventrale; PVL — canalis ventralis; SP — spinale; sc — canalis ventralis

Interlaterale (табл. VI, фиг. 3, 4; обр. Pi 0098, Pi 0223). Два обломка и правая кость с обломанными медиальным и верхним краями. Удлиненная кость с широкой массивной нижней горизонтальной пластинкой, вогнутой на середине переднего края (у *P. trautscholdi* — близ бокового края). Гребневидная вертикальная пластинка ограничивает эту вогнутость. Вероятно, кость была относительно короче и шире, чем у *P. trautscholdi* и *P. mironovi*, и имела большую ширину горизонтальной пластинки. На наружной поверхности последней шовная поверхность для *anterior ventro-laterale* суживается в боковом направлении. Боковой край окаймляет шовная поверхность для *spinale*.

Скульптура в виде крупных и мелких высоких бугорков, на горизонтальной пластинке (обр. Pi 0098) редко и беспорядочно расположенных, не доходящих до медиальной части кости, на вертикальной — (обр. Pi 0223) бугорки разных размеров, треугольные, высокие, расположенные рядами.

Размеры (обр. Pi 0098): длина приблизительно 65; наибольшая ширина горизонтальной пластинки 28.

Posterior medio-ventrale (обр. 802-7). Передняя половина кости ромбической формы с передним срезанным концом. Наружная поверхность стерта, орнамент сохранился частично в виде крупных, плоских бугорков, расположенных рядами параллельно шовным поверхностям.

Половину площади наружной стороны занимают широкие симметричные шовные поверхности для *anterior ventro-laterale* и на переднем крае шовная поверхность для *anterior medio-ventrale*. Кость плоская, внутренняя сторона гладкая.

Размер: длина обломка 55 (длина кости достигала, вероятно, 110—120); ширина у переднего края 25 (наибольшая ширина кости достигала, вероятно, 100—110); толщина до 6.

Posterior laterale? (обр. 802-10). На обломке сохранился кусочек туберкулированной поверхности с крупными бугорками и двумя перекрывающимися друг друга широкими шовными поверхностями.

Spinale (табл. VI, фиг. 1; рис. 17, а, б; обр. Pi 0099, 802-1). Две кости разной величины. Кость треугольной формы, короткая: отношение длины к ширине 0,5 (у *C. markae*—3, у *P. trautscholdi*—4). Боковой край имеет изогнутый профиль, в отличие от *C. markae*, *P. trautscholdi*, *P. mironovi* и *P. panderi*, у которых он прямой.

Бугорки крупные (до 2 мм в диаметре), редкие, расположенные рядами. На осевой части бокового края бугорки сливаются в гребешок.

Шовная поверхность для anterior laterale широкая, суживается назад, полукругом глубоко врезана в туберкулированную поверхность. На нижней стороне кости передняя шовная поверхность для interlaterale широкая и так же, как шовная поверхность для anterior laterale, глубоко врезана в туберкулированную поверхность.

Шовную поверхность для interlaterale перекрывает небольшая шовная поверхность для anterior ventro-laterale, которая на образце 802-1 продолговатая, мелкая, постепенно переходящая в туберкулированную поверхность кости, на образце Pi 0099 она почти незаметна. Следовательно, соединение кости с костью anterior ventro-laterale было менее прочно, чем у *C. markae* и *P. trautscholdi*, у которых шовные поверхности для anterior ventro-laterale больше, чем для interlaterale и несколько иное соединение spinale с соседними костями, чем у *C. markae* и *P. trautscholdi*.

Медиальная сторона spinale уплощенная, с заходящими на нее с верхней и нижней стороны шовными поверхностями. Внутри кости имеется глубокая полость, открывающаяся вперед.

Размеры

№ образца	Длина	Ширина	Длина : ширина	Высота (наибольшая)
Pi 802-1	55	27	0,5	24
Pi 0099	30	16	0,5	17

Общие замечания. В. Гроссом в 1930 г. был найден в нижнегауйских слоях франского яруса большой килевой отросток одного крупного *Coccosteus* (W. Gross, 1930, Taf. II, Fig. 6). Через три года В. Гросс (W. Gross, 1933, s. 27, Taf. III, Fig. B) описывает еще несколько фрагментов костей medio-dorsale, posterior laterale и posterior ventro-laterale больших размеров с крупными бугорками. Все эти остатки В. Гросс выделяет в новый вид *Coccosteus grandis*. Позднее тот же автор (W. Gross, 1942, S. 382) упоминает этот вид в списке ихтиофауны нижнегауйских слоев.

Возраст и местонахождение. Франский ярус, нижнегауйские слои. Латвия: к ю. з. от г. Цесиса, хут. Раксти (Raksti), колл. Д. Обручева, 1951, обр. 802-1; левый берег, р. Абава, хут. Леей (Lejej), колл. Э. Марк, 1954, обр. Геологического музея АН ЭССР № Pi 0073, Pi 0094-96, Pi 0098-100; Цесиский р-н, руч. Синтупе, колл. П. П. Лиепиньша, 1954, обр. АН ЛССР № 802-10; р. Рауна, правый берег, колл. П. П. Лиепиньша, 1954, обр. АН ЛССР 802-5.

Род *PLOURDOSTEUS* Orvig, 1951

Coccosteus auctorum (partim).

Megalopteryx (partim): H. Trautschold, 1889; 1890.

Pelecyporus: H. Trautschold, 1890; C. Eastman, 1896.

Dinichthys (partim): C. Eastman, 1897.

Plourdosteus: T. Orvig, 1951, O. П. Обручева, 1954; J. Kulczycki, 1957; O. П. Обручева, 1959a, T. Orvig, 1960.

Тип рода. *Coccosteus canadensis* Woodward, 1892. Верхний девон. Канада, Квебек.

Диагноз. Рыбы значительной величины, длиной до 1,25 м и больше. Панцирь покрыт звездчатыми бугорками, иногда с concentричным расположением вокруг центра окостенения. Скульптура *interlaterale* различна у разных видов. Головной панцирь шестиугольной формы. Заднебоковые углы пучале более или менее плоские, у старых форм оттянуты в стороны, его задний край в 2—4 раза шире переднего. Парапучале отделяет *centrale* от *marginale*. *Praeorbitale* разделяются *pineale*, вклинивающимися в *centrale* или соединяются под ним по медиальной линии. *Medio-dorsale* с укороченным или удлинённым задним острием. Задненаружный угол *posterior ventro-laterale* закруглен. Тазовый пояс представлен длинной, тонкой S-образной костью с расширенным нижним концом.

Сравнение. Представители рода *Plourdosteus* приблизительно в два раза больше представителей рода *Coccosteus*, но меньше по размерам представителей родов *Livosteus* и *Timanosteus*. Орнамент костей разных видов рода *Plourdosteus* различен, как и у представителей рода *Coccosteus*. В отличие от рода *Coccosteus*, у которого на головном панцире *centrale* относительно большое и граничит с *marginale*, у рода *Plourdosteus* *centrale* отделяется от *marginale* костью *parapuchale*, и на брюшном отделе панциря задненаружные углы *posterior ventro-laterale* закруглены (у представителей рода *Coccosteus* они вытянуты в отростки, лишённые бугорков).

Т. Орвиг (Orvig, 1951, стр. 326) указывает также на разницу в форме кожных челюстных костей и в некоторых деталях формы наружного скелета плечевого пояса у представителей рода *Plourdosteus* в отличие от представителей рода *Coccosteus*.

Видовой состав. Род *Plourdosteus* охватывает следующие виды: *P. trautscholdi* (Eastm.), *P. mironovi* (Obr.), *P. canadensis* (Woodw.), *P. livonicus* (Eastm.), *P. timanicus* sp. n., *P. panderi* sp. n.

Распространение. Содержит морские и пресновод-

ные формы. Остатки рода *Plourdosteus* известны из отложений франского яруса верхнего девона Русской платформы, Тимана, за пределами Союза распространен в Канаде.

PLOURDOSTEUS (?) PANDERI¹ sp. n.

(Табл. VII, фиг. 2. Рис. 28, а, б)

Голотип. Nuchale (рис. 28, обр. 802-6). Латвия, к ю. з. от г. Цесис, хут. Раксги. Нижнегауйские слои франского яруса.

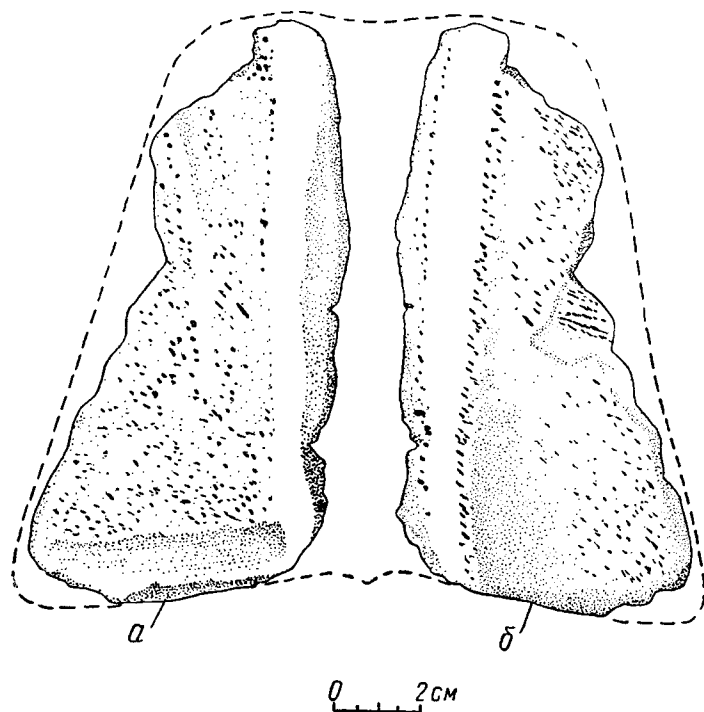


Рис. 28. *Plourdosteus panderi* sp. n. Nuchale: а — вид изнутри; б — вид снаружи. Обр. 802-6. Латвия, ю. з. г. Цесис, хут. Раксти

Диагноз. Крупные рыбы с высоким панцирем. Длина панциря могла достигать 60 см. Орнамент в виде мелких и крупных, беспорядочно и относительно редко расположенных бугорков. Боковые крылья нучале наклонены к горизонталь-

¹ Название по имени Х. И. Пандера (1794—1865).

ной поверхности под углом 50—55°. Сочленовный отросток на anterior dorso-laterale имеет массивное высокое основание.

Материал. Обломки nuchale, parannuchale, centrale, postorbitale и anterior dorso-laterale. Образцы из местонахождения Раксти темно-коричневого цвета со стертым орнаментом, из местонахождения Леей — светло-серые с сохранившимся орнаментом.

Описание и сравнение. Nuchale (рис. 28; обр. 802-6). Правая половина кости с разрушенным боковым краем. Крупная и тонкая для своих размеров кость трапещеобразной формы. Задний край в 2 раза шире переднего. Передний край в середине был несколько вогнут.

Особенностью кости является ее сильная сводчатость. Боковые крылья кости наклонены под углом 50—55° к горизонтальной поверхности, в то время как у других изученных форм *Plourdosteus* и *Coccosteus* наклон боковых крыльев не превышает 40°. Задняя половина бокового крыла на сохранившемся обломке несколько прогибается внутрь (возможно, это результат деформации). В переднем направлении кость уплощается. Форма кости свидетельствует о высокой форме головы. Орнамент не сохранился. Рельеф внутренней стороны нерезкий, сглаженный как у *P. mironovi*: отсутствуют ступенчатые вырезки на боковых краях для parannuchale, вся шовная поверхность для parannuchale постепенно сливается с поверхностью кости. Срединное овальное углубление расположено у заднего края, как у *P. trautscholdi*.

Размеры обломка: длина 133; ширина 78. Возможная ширина заднего края целой кости 165. Наибольшая толщина в центре кости, у заднего и переднего края уменьшается.

Parannuchale (обр. Pi 0218). Окатанный обломок утолщенного заднего края правой кости с сочленовной ямкой и подсочленовным отростком. Орнамент в виде мелких, беспорядочно и относительно редко расположенных бугорков.

На наружной стороне сохранились развилки борозд собственно боковой и задней ямочной линии и отверстие эндолимфатического канала.

Centrale (табл. VII, фиг. 2; обр. Pi 0219). Левое centrale с обломанным заднебоковым краем. Возможно, заднебоковые края кости были оттянуты так же, как у *P. trautscholdi*. На наружной стороне сохранились шовная поверхность для praeorbitale, доходящая почти до центральной борозды, ступенчатая шовная поверхность на медиальном крае для правого centrale и у заднего края — широкая, большая шовная поверхность для nuchale.

Центральная борозда доходит до медиального края кости и пересекается надглазничной бороздой почти под прямым углом. Кость покрыта крупными для данного вида звездчатыми бугорками.

На внутренней стороне кости расположены три шовные поверхности для *parapuchale*, *postorbitale* и *praeorbitale*. Следовательно, расположение костей в крыше черепа типичное для *Plourdosteus*, т. е. *centrale* не граничит с *marginale*.

Размеры: длина 45; ширина 60.

Postorbitale (?) (обр. Pi 0221). Массивная кость с сильно утолщенным боковым и обломанным (вероятно, задним) краем. Орнамент в виде мелких и крупных бугорков, таких же, как на обр. Pi 0219-220. Борозды системы боковой линии не сохранились. Сохранность кости не позволяет дать ее точное определение.

Anterior dorso-laterale (обр. Pi 0220, 802-8). Передняя половина и обломок переднего края кости с сочленовными отростками.

Сочленовные мышелки на обоих образцах одинаковой овальной формы, значительно короче и шире, чем у *P. livonicus* и *P. trautscholdi*. Кость более плоская и с менее вогнутым передним краем, чем у *P. livonicus* и *P. trautscholdi*. Верхняя часть кости наклонена к горизонтальной плоскости под углом 60°, нижняя под углом 70°. Подсочленовный отросток намечается небольшим утолщением с шероховатой поверхностью под сочленовным отростком.

На наружной стороне кости широкими, сильно стертыми бороздами проходят спинная и собственно боковая борозды, расположенные так же, как у *P. trautscholdi* и *P. mironovi*.

У медиального края кости сохранилась шовная поверхность для *medio-dorsale* и у бокового — часть сильно стертой поверхности для *anterior laterale*.

На внутренней стороне основание сочленовного отростка имеет вид симметричного широкого крутого возвышения (более массивное и крутое, чем у *P. livonicus* и *P. trautscholdi*), которое суживается впереди в шейку сочленовного отростка.

Размеры

№ образца	Ширина переднего края	Длина сочленовного отростка	Ширина сочленовного отростка
Pi 0220		17	11
802-8	55	16	10

Возраст и местонахождение. Нижнегауйские слои франского яруса. Латвия: к ю. з. от г. Цесиса, хут. Раксти, колл. Д. Обручева 1951, обр. 802-6, 802-8; левый берег р. Абава, хут. Леей, колл. Э. Ю. Марк, обр. Геологического музея АН ЭССР Рi 0218, 219, 220, 221.

PLOURDOSTEUS LIVONICUS (Eastman, 1896)

Табл. II, фиг. 4; табл. VII, фиг. 3—8; рис. 10, в; 17, д—с; 29, а—е; 30, а—е; 31, а, б

Coccosteus aus Livland (partim): Pander, 1857, SS. 67, 105—106, Tab. B. Fig. 1—5.

Coccosteus (partim): Grewingk, 1861, p. 533.

Dinichthys livonicus: Eastman, 1896, p. 222; Eastman, 1897, p. 34.

Coccosteus livonicus: W. Gross, 1930, SS. 14—17, Taf. 11, Fig. 5, 7, 10, 12, 13; Д. В. Обручев, 1931, 94; W. Gross, 1933, SS. 22—25, Taf. II, Fig. 7, 11, 12, 19, 10, 24—26; W. Gross, 1938, SS. 383—384.

Plourdosteus livonicus: T. Orvig, 1951, p. 326; О. П. Обручева, 1954, стр. 1055, 1056; О. П. Обручева, 1959а, стр. 79.

Голотип: Medio-dorsale (Pander, 1857, Tab. B, Fig. 4). Латвия, р. Гауя. Гауйские слои.

Диагноз. Рыбы средней величины. Головной панцирь до 15—20 см в длину. Туловищный панцирь уплощенный. Бугорки звездчатые, довольно высокие, расположены беспорядочно. Борозды чувствительных каналов глубокие. Nuchale сводчатое, с неширокими шовными поверхностями, его задний край в 4 раза длиннее переднего, имеет резко выраженный срединный шип. На внутренней стороне овальное углубление находится на середине кости. Боковые крылья medio-dorsale наклонены приблизительно под углом 150°. Надсочленовная часть anterior dorso-laterale расположена под углом 35—40° к горизонтальной плоскости, наклон нижней части 60°. Задняя половина posterior ventro-laterale сглажена с образованием полукруглого ребра близ бокового края. Борозда задней ямочной линии не переходит с paranuchale на centrale, а кончается у середины боковой стороны nuchale. На anterior ventro-laterale вентральная борозда в середине прерывается.

Материал. Кости и фрагменты nuchale (2), paranuchale, marginale (?), posterior supragnathale, medio-dorsale (2), interlaterale, anterior dorso-laterale (6), suborbitale, spinale (2), posterior ventro-laterale (5), anterior medio-ventrale (2), posterior medio-ventrale (3).

Nuchale (табл. VII, фиг. 3; рис. 10, в, 29, а, б; обр. Рi 0205, 54-66). Кости неполной сохранности разных размеров. Форма кости отлична от nuchale *P. trautscholdi* и *P. mironovi*:

Рис. 29. *Pleurodosteus ticonicus* (East m): *a*—*b*—пучале (*a*—вид снаружи, *b*—вид изнутри). Обр. Рі 0205. Латвия, р. Га́уя хут. Иыксп; *в*—*д*—interlaterale (*в*—вид снаружи, *д*—вид изнутри). Обр. 54-67 Ленинград. обл., р. Оредеж, дер. Ям-Тесово; *2*—*е*—posterior supragnathale, *2*—вид снаружи, *е*—вид изнутри. Обр. Рі 0203. Латвия, р. Га́уя, хут. Иыксп. *AL*—anterior laterale; *AMV*—anterior medio-ventrale; *AVL*—anterior ventro-laterale; *PPN*—paranuchale; *Sp*—spinale; *oc*—canalis oralis

она удлиненная, равномерно утолщенная, сильно сводчатая, значительно расширена в задней части, ее задний край приблизительно в 4 раза шире переднего (у *P. trautscholdi* и *P. mironovi* в 2 раза). Задний край слабовыпуклый, с резко выделяющимся острым шипом посередине. Орнамент не сохранился. К особенностям внутренней стороны относятся очень неширокие шовные поверхности для *ragapuchale*, наименее широкие из всех изученных форм, при относительно нормальных размерах карманообразных вырезок у заднего края.

Вероятно, с большей сводчатостью кости связано более переднее положение срединного овального углубления. Оно находится на образце Pi 0205 почти на середине длины, в то время как у *P. trautscholdi* и *P. mironovi* на большинстве костей оно находится на расстоянии $\frac{1}{3}$ длины от заднего края.

На образце Pi 0205 у переднего края сохранилась часть шовной поверхности, по которой кость перекрывала *centrale*.

№ образца	Длина	Размеры	
		Ширина заднего края	Ширина переднего края
55-66	39 (обломан передний край)	46	13 (приблизительно)
Pi 0205	65	70	17

Ragapuchale (обр. Pi 0206). Два небольших окатанных обломка утолщенного заднего края кости. На наружной стороне сохранилась треугольная шовная поверхность для заднебокового угла *puchale*, на внутренней — сочленовная ямка для *anterior dorso-laterale*.

Posterior supragathale (рис. 29, *г, е*; обр. Pi 0203). Левая кость. Продолговатая, утолщенная спереди. Верхний край дугообразно изогнут, несет загнутый внутрь отросток, которым кость присоединялась к *suborbitale*. Строение кости полностью соответствует описанию, данному в общей части.

В целом кость напоминает *posterior supragathale P. trautscholdi* (отличаясь количеством зубообразных отростков на заднем крае кости: 3, а не 4) и *supragathale P. livonicus* (A. Heintz, 1938, p. 12).

Размеры: длина 25; высота (с верхним отростком) 19; толщина 7,5.

Suborbitale (обр. 54-69). Обломок наиболее толстой части левой кости в центре окостенения. На наружной поверхности разветвляются скуловая и подглазничная широкие

борозды. Сохранился край орбиты. Сохранность кости не позволяет провести сравнений.

Medio-dorsale (табл. VII, фиг. 5; обр. 328-3, 328-4). Три обломка разных размеров и сохранности. Бугорки напоминают бугорки *P. trautscholdi*, расположены равномерно и беспорядочно и до переднего края кости не изменяют своей плотности в отличие от последнего вида, у которого плотность бугорков уменьшается к переднему краю.

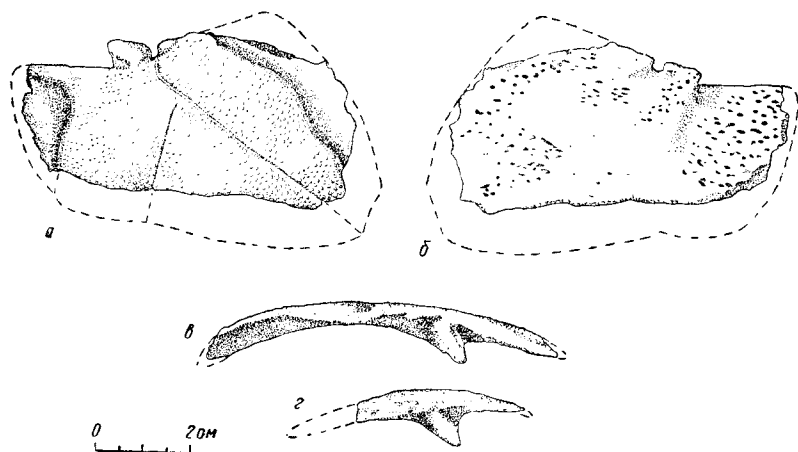


Рис. 30. *Plourdosteus livonicus* (Eastm.). Anterior dorso-laterale: а — вид снаружи, б — вид изнутри, в — г — вид спереди. Обр. Pi 0204. Латвия, р. Гауя, хут. Ийкес, г — обр. 54-72

Передний край снабжен выемкой. Задний край сильно сводчатый, с килевым отростком и задним острием, более узким, чем у *C. markae* (табл. V, фиг. 1). Основание килевого отростка с верхним срединным ребрышком в виде очень узкой полоски и глубокими нишами по бокам кия. Расстояние конца заднего острия от основания килевого отростка 28.

Anterior dorso-laterale (табл. VII, фиг. 6; рис. 30; обр. Pi 0204, 54-71, 54-72). Одна кость с отломанным задним краем и пять обломков передней половины кости с сочленовными мышцелками. На образцах 54-71 и 54-72 обломаны боковые и задний края, но сохранившиеся сочленовные мышцелки имеют типичную для *P. livonicus* тонкую и удлиненную форму. Лучшей сохранности больший по размерам образец Pi 0204. По форме кость похожа на anterior dorso-laterale, *P. trautscholdi* и *C. grossi*, но более выпукла. Передний край несколько вогнут, на нем выделяется относительно неболь-

шой подсочленовный отросток. Надсочленовная часть наклонена под углом 35—40° к горизонтальной плоскости, наклон нижней равен 60°. На наружной стороне целиком сохранился орнамент, типичный для *P. livonicus*, и проходят глубокие спинная и собственно боковая борозды, расположенные под углом в 60° друг к другу. Шовные поверхности широкие, гладкие. На внутренней стороне выделяется утолщение в основании сочленовного отростка, более резко выраженное, чем у *P. trautscholdi* и *P. mironovi*, которое постепенно сливается с поверхностью кости. Сочленовный мыщелок грушеобразной формы, узкий и длинный, относительно наибольшей длины из всех изученных.

Размеры (обр. Pi 0204): длина переднего края 43; длина сочленовного мыщелка 13.

Posterior ventro-laterale (обр. Pi 0220, 54—63, 64, 65). 4 кости: две левые и две правые. По форме кости близки к posterior ventro-laterale, *P. trautscholdi* и *P. mironovi*. Орнамент частично стерт или плохо сохранился. Кости удлинённые. Правые кости треугольной формы суживаются к заднему краю, левые кости широкие, к заднему краю суживаются очень незначительно.

Передние боковые углы вытянуты в утолщенные отростки для соединения с anterior- и posterior laterale. На переднем крае наружной стороны лежит полукруглая шовная поверхность для anterior ventro-laterale, на боковых отростках — для anterior laterale. Скульптурированная поверхность образует зубообразный выступ между этими двумя шовными поверхностями. Задненаружные углы костей закруглены, как у *P. trautscholdi* и *P. mironovi*.

Передняя половина костей равномерно выпуклая, задняя несколько уплощена в поперечном направлении с образованием полукруглого ребра близ бокового края. Подобное уплощение и ребра у *P. trautscholdi* и *P. mironovi* не наблюдались. Форма костей свидетельствует о более уплощенной задней части брюшного панциря, чем у *P. trautscholdi* и *P. mironovi*.

Размеры

№ образца	Длина	Ширина	
		у переднего края	у заднего края
Pi 0220	115	64	35
54-63	80	44	40
54-64	88	45	4
54-65	90	45	обломан

Anterior medio-ventrale (табл. VII, фиг. 4; обр. 328-2). Целая кость с несколько стертой наружной поверхностью. По форме кость похожа на *anterior medio-ventrale C. markae* (рис. 24, *д*) и *P. trautscholdi* (табл. X, фиг. 8, 9). Бугорки расположены беспорядочно или рядами (у заднего края). На наружной стороне кости сохранились глубокие карманообразные шовные поверхности у переднего края для *interlaterale*. Передние стороны кости образуют угол в 125°. Шовные поверхности для *anterior ventro-laterale* на обоих образцах широкие, с выпуклыми боковыми краями. На внутренней стороне хорошо выражена у заднего края шовная поверхность для *posterior medio-ventrale* и медиальный продольный гребень. Утолщения внутренней стороны имеют Т-образную форму.

Размеры: длина 34; ширина 28; толщина в центре окостенения 3.

Posterior medio-ventrale (табл. VII, фиг. 7; обр. 328-1, 54-68, 54-70). Три кости обычной формы: ромбовидные со срезанным передним концом, разные по величине, немного выпуклые. На образце 54-70 отломана правая сторона.

На всех образцах орнамент стерт или лишь слабо намечается, но контуры сторон туберкулированной поверхности сохранились. Для них характерна большая вогнутость, которая не встречалась на *posterior medio-ventrale* изученных видов *Plourdosteus* и *Coccosteus*. Необычны контуры кости на обр. 328-1; боковые углы кости оттянуты в стороны, направлены вперед и отогнуты внутрь. Такое развитие боковых крыльев является, вероятно, следствием болезненного разрастания кости.

Внутренняя сторона гладкая, с лучами окостенения.

№ образца	Размеры	
	Длина	Ширина
328-1	52	60
54-68		30 (приблизительно)
54-70	30	35

Interlaterale (рис. 29, *в, д*, обр. 54-67). Одна небольшая кость с отломанным боковым краем, с четкой разницей в орнаменте горизонтальной и вертикальной пластинок. Кость принадлежала, вероятно, молодому экземпляру. Она имеет такую же форму, как у *P. trautscholdi*, но менее массивна.

Орнамент вертикальной пластинки представлен бугорками

с вершинками, оттянутыми вниз, расположенными плотными рядами.

Поперечная борозда доходит до середины горизонтальной пластинки.

Размеры обломка: длина 18; высота 10.

Spinale (рис. 17, *д, е*, обр. 328-5). Три окатанные кости неполной сохранности.

Кость удлиненная, отношение длины к ширине равно 3, как и у *P. trautscholdi*. Форма кости отличается от spinale

P. livonicus, изображенного В. Гроссом (W. Gross, 1938, Taf. XIII, A—D). Она более плоская и имеет иную форму шовных поверхностей — при большой, треугольной формы, шовной поверхности для anterior ventro-laterale, маленькую, неглубокую шовную поверхность для interlaterale.

Строение кости такое же, как у *P. trautscholdi*, но кость более плоская. Свободный боковой край прямой с двумя параллельными рядами бугорков.

Размеры: длина около 35; ширина 10.

Общие замечания. Принадлежность *P. livonicus* к роду *Coccosteus* или роду *Plourdosteus* до настоящего времени не была определена. Пандер (Pander, 1857, Taf. B, Fig. 4) изобразил «*Coccosteus* из Лифляндии», который не идентичен *C. decipiens* и является большим по размерам видом. Ч. Р. Ист-

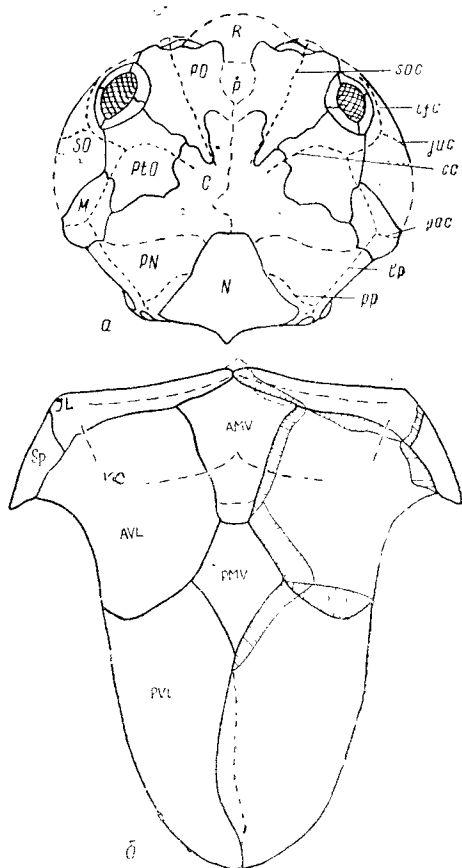


Рис. 31. Реконструкция *Plourdosteus livonicus* по В. Гроссу (Gross, 1938): *а* — крыша черепа; *б* — брюшной панцирь. Обозначения костей и борозд органов боковой линии см. на рис. 6 и 7

мен (Eastman, 1896, p. 222; 1897, p. 34) назвал его *Dinichthys livonicus*. Латвийские находки В. Гросса (W. Gross, 1938) позволили дать реконструкцию крыши черепа, в которой соотношение костей крыши черепа остается сомнительным (рис. 31).

На реконструкции очень сильно вытянуты крылья *centrale*, а *paranuchale* укорочены. Было бы вероятнее предположить соединение костей в крыше черепа, данное В. Гроссом вторым вариантом (W. Gross, 1933, Fig. 8), намеченное точками с вопросом, в котором крылья *centrale* укорочены, а *paranuchale* продолжены до соединения с *postorbitale*. Подобное соединение и форма костей характерны для рода *Plourdosteus* (рис. 7, 9).

Изучение имеющегося материала позволяет сделать вывод о принадлежности *Coccosteus livonicus* к роду *Plourdosteus*, с которым его сближают размеры, характер орнамента, форма *marginale* и закругленные задненаружные углы *posterior ventro-laterale*.

Возраст и местонахождение. Верхний девон, франский ярус, подсиетогорские слои Ленинградской области: р. Оредеж, дер. Ям-Тесово, колл. Д. Обручева, 1928—1929 гг., обр. 54-64, 54-67, 54-69, 328-2; колл. Б. П. Асаткина, 1928 г., обр. 328—328-4, дер. Милодеж, колл. А. А. Успенской, 1928 г., обр. 54-63, 54-65, 54-70, 328-1; гауйские слои Латвии и Эстонии: р. Гауя, мыза Янчукалне, колл. Е. Вольф, 1901 г., обр. 2443/6; хут. Ныкси, колл. Э. Марк, 1954 г., обр. P1 0203-206.

PLOURDOSTEUS MIRONOVI (Obrutchev, 1933)

Табл. III, фиг. 3; табл. VIII. 1—10; табл. IX, фиг. 8; Рис. 9, б; 10, г; 14, г; 32; 33

Coccosteus mironovi: Д. В. Обручев, 1930, стр. 1140; 1933, стр. 12—13, табл. I, фиг. 4—5; W. Gross, 1933, S. 28. Д. В. Обручев, 1947, стр. 199, табл. VII, фиг. 4—8; О. П. Обручева, 1954, стр. 1055, 1056; 1959а, стр. S1.

Голотип: Medio-dorsale (Д. В. Обручев, 1933, стр. 13, табл. I, фиг. 4, обр. музея ЦНИГРИ 4014-4). Ленинградская область, р. Оредеж. Псковские слои.

Диагноз. Форма приблизительно в два раза меньших размеров, чем *P. trautscholdi*. Головной панцирь до 15 см длины. Бугорки мельче в центральных частях костей, чем на краевых. На некоторых костях они расположены концентрическими рядами вокруг центра окостенения. На передней сто-

роне interlaterale бугорки имеют ромбовидную форму. Контур-
ры костей несколько варьируют у разных экземпляров. Пе-

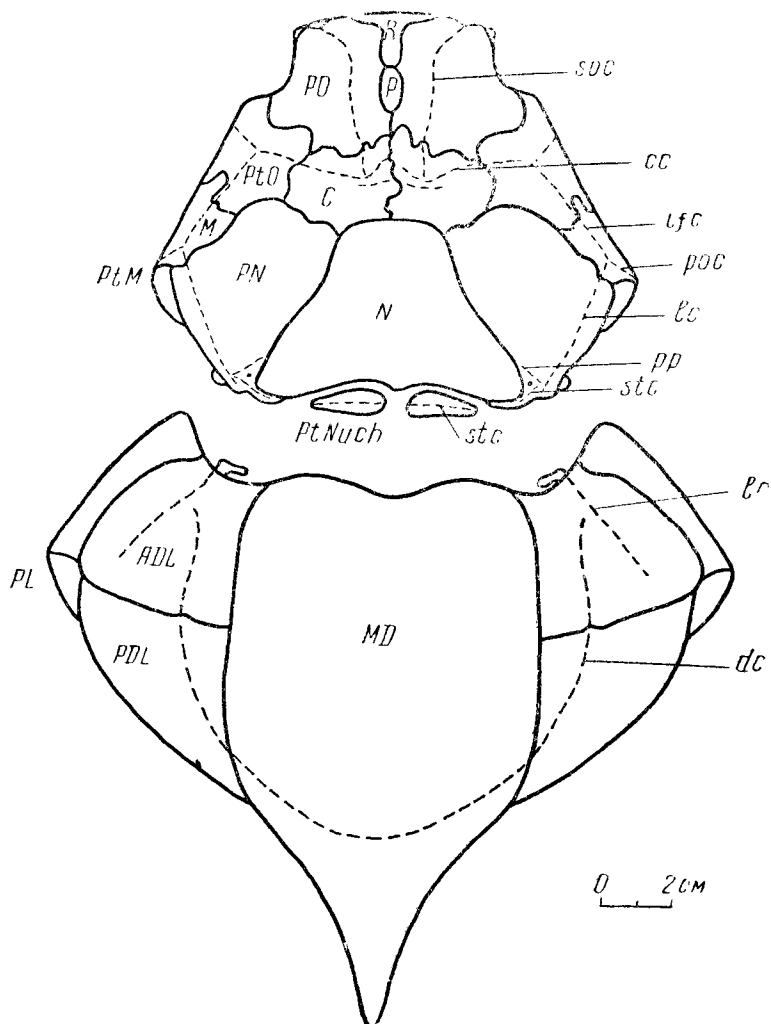


Рис. 32. *Plourdosteus mironovi* (Obr.). Реконструкция головного
и спинного панцирей. (Обозначения см. на рис. 4 и 5)

редний край nuchale округлен, задний вогнут у молодых и
старых форм. На centrale кроме борозд надглазничной и цен-
тральной намечается еще борозда средней ямочной линии.

На *paranuchale* имеется надвисочная борозда. *Medio-dorsale* относительно короче, чем у *P. trautscholdi*. Углы наклона боковых крыльев его в передней части 85° , в задней 70° . Спинальная борозда не прерывается в середине кости, ее ветви образуют угол в 80° . У *anterior dorso-laterale* передний край вогнутый, надсочленовная часть кости расположена под углом 40° к горизонтальной плоскости. У *posterior dorso-laterale* отсутствует изгиб в контуре шовной поверхности для *medio-dorsale*. Угол между передними сторонами *anterior medio-ventrale* тупой (145°). На *anterior ventro-laterale* брюшная борозда отсекает передний медиальный угол.

Материал. В коллекции имеются почти все кости головного и туловищного панцирей (за исключением костей, не отмеченных на рис. 18). Обычно кости сильно окатаны.

Описание и сравнение. *Nuchale* (табл. VIII, фиг. 1, 2, рис. 10, г, 33; обр. 54-24, 54-31, 54-73, 54-74, 54-75). Три окатанные целые кости и несколько фрагментов. Заднебоковые углы кости оттянуты в стороны, передний край округлый или слегка вогнут, задний — вогнут. У старых и молодых форм образование «горба», у заднего края кости, характерного для *P. trautscholdi*, не наблюдалось. С возрастом изменяется контур кости и отношение ширины к длине: *nuchale* взрослых форм менее вытянуто в ширину, чем у молодых форм (у маленьких экземпляров отношение ширины к длине 2,2, у больших — 1,3, рис. 33).

Бугорки орнамента мельче над центром окостенения и крупнее на остальной поверхности. На наружной поверхности, у заднего края на образце 54-74 сохранились шовные поверхности для *postnuchale*. Строение внутренней стороны такое же, как у *P. trautscholdi*.

Размеры: длина 15-46; ширина 33-60; толщина до 10; угол между боковыми крыльями 130° .

Paranuchale (табл. VIII, фиг. 3; обр. 54-25). Целая кость с наружной стороны имеет такое же строение, как у *P. trautscholdi*. Краевые части лишены бугорков, над центром окостенения бугорки более мелкие и плотнее расположены, чем более крупные бугорки краевых частей. Борозды собственно боковая и задняя ямочная линия образуют между собой угол в 80° . Надвисочная борозда имеет вид прямой линии.

Размеры: длина 50; ширина 47.

Centrale (табл. VIII, фиг. 6; обр. 54-22). Один образец хорошей сохранности с наружной стороны, и несколько фрагментов. Кость короче и шире, чем у *C. markae* (табл. IV, фиг. IX) и *C. decipiens* (Heintz, 1932, Fig. 19); заднебоковая

часть, в отличие от *P. trautscholdi* и *P. timanicus*, не развита.

Кость покрыта мелкими, тесно расположенными бугорками, которые резко увеличиваются в размерах в боковых краях кости. Туберкулированная поверхность имеет ломаный зигзагообразный передний край; нижний и боковые края плавно изгибаются. Сохранились шовные поверхности для

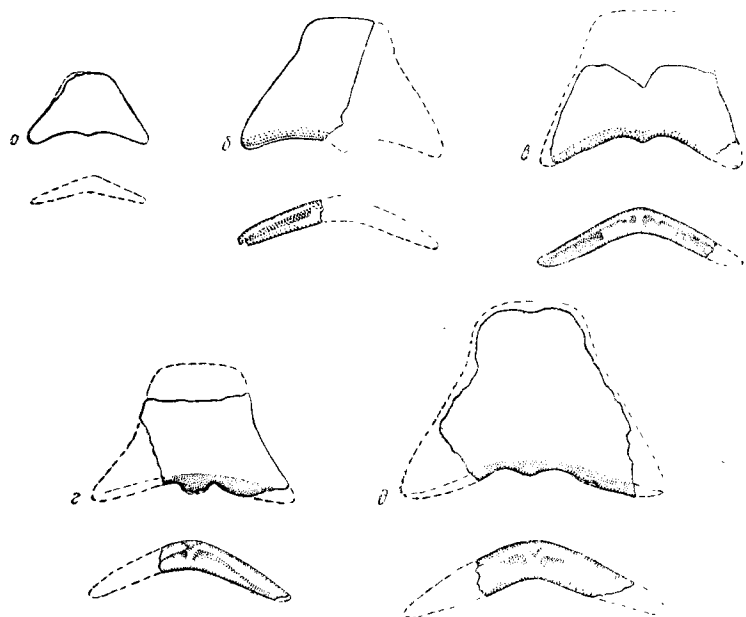


Рис. 33. *Plourdosteus mironovi* (Obr.). Возрастная изменчивость костей nuchale: а - обр. 54-76. Ленинград. обл., Батецкий р-н дер. Ушаковкица; б - обр. 54-75. Ленинград. обл., р. Оредеж, дер. Горынь; в - обр. 54-24. Ленинград. обл., р. Сясь, дер. Хвалово; г - обр. 54-74. Ленинград. обл., р. Сясь, мыза Хвалово; д - обр. 54-73. Ленинград. обл., р. Сясь, дер. Хвалово

nuchale, parannuchale и praeorbitale. Центральная и надглазничная борозды образуют угол приблизительно в 60° . Кроме этих борозд на расстоянии 3 мм от границы с nuchale слабо намечается борозда средней ямочной линии, как у *P. trautscholdi*.

Marginale (обр. 54-23). Одна левая кость с наружной стороны. Она относительно короче, чем у *P. trautscholdi*. Передний отросток, на котором находится шовная поверхность для postorbitale, более короткий. Бугорки расположены

беспорядочно. Впереди собственно боковой борозды контур шовной поверхности для *paranuchale* имеет изогнутую форму. На медиальном крае сохранилась гладкая, широкая, врезанная в туберкулированную поверхность кости шовная поверхность для *paranuchale* и у заднего края шероховатая поверхность для *postmarginale*.

Размеры: длина 31; ширина 19.

Praeorbitale (табл. VIII, фиг. 4; обр. 54-21 — одна окатанная кость, обр. 54-26 — кость в обломке крыши черепа).

Строение и форма кости, как у *P. trautscholdi*, с небольшими отличиями: надглазничная борозда над центром окостенения делает небольшой плавный изгиб, менее резкий, чем у *P. trautscholdi* (табл. IX, фиг. 6, а) и *P. timanicus* (табл. XI, фиг. 1); на внутренней стороне карманообразная выемка для *postorbitale* короче, чем у *P. trautscholdi*, так как короче передний отросток последнего; желобообразная шовная поверхность для *suborbitale* расположена на наружной стороне кости, поэтому надглазничная борозда берет начало не от края кости, а от вершины этой наружной шовной поверхности, которая имеет форму треугольника и расположена между *rostrale* и орбитой; рельеф внутренней поверхности выражен менее резко, чем у *P. trautscholdi*.

Размеры (обр. 54-21): длина (приблизительно) 35; ширина 30; толщина у переднего края 6.

Suborbitale (табл. VIII, фиг. 5; обр. 1353-1). Одна окатанная кость с обломанным передним краем и один отпечаток с наружной стороны. Лопатообразная часть имеет полукруглую форму. Строение кости соответствует описанию, данному в главе «Морфология коккостенд».

Размеры: длина 48; ширина 26.

Medio-dorsale (табл. VIII, фиг. 8; рис. 14, г, обр. 54-33, 54-78). Несколько костей неполной сохранности. Кость относительно короче и шире, чем у *C. orvikui* и *P. trautscholdi*, отношение длины к ширине равно 1,4, в то время как у вышеприведенных форм оно равно двум. Заднее острие относительно длиннее, чем у *P. trautscholdi*, но короче, чем у *P. livonicus*. Как у *P. trautscholdi*, срединный гребешок на ложкообразной задней стороне кия не доходит до его конца. В поперечном сечении кость более высокая и сводчатая, чем у *P. trautscholdi*. Угол наклона боковых крыльев друг относительно друга в передней части 85° , в задней 70° .

Бугорки покрывают только наружную сторону, в центре окостенения они мельче, чем на остальной поверхности.

Спинная борозда на большинстве образцов не прерывается в центре окостенения. Угол, образованный ее ветвями, равен 100—120°.

Anterior dorso-laterale (табл. VIII, фиг. 9; обр. 790-2). Имеющиеся кости сильно окатаны. Орнамент выражен неясно, бугорки мельче и расположены теснее, чем у *P. trautscholdi*. Передний край более вогнут, чем у *P. trautscholdi*. Верхняя часть кости наклонена к горизонтальной плоскости под углом 40°, нижняя — под углом 60°. Длина сочленовного отростка до 6 мм, подсочленовный отросток отсутствует вследствие окатанности образцов. Спинная борозда начинается значительно дальше от борозды боковой и представлена неглубокой, сильно стертой, бороздкой.

Размеры: длина 30—35; ширина 35—50.

Posterior dorso-laterale. Имеется отпечаток наружной поверхности с обломанными краями. В контуре шовной поверхности для *medio-dorsale* отсутствует входящий в туберкулированную поверхность угол, имеющийся у *P. trautscholdi*. Бугорки наружной поверхности мелкие и тесно расположены.

Anterior laterale (табл. VIII, фиг. 7; обр. 54-32). Две кости с обломанными тонкими верхними краями. Форма и строение такие же, как у *P. trautscholdi* (рис. 38, а, б). Сохранность материала не позволяет более подробного сравнения. В центре кости бугорки мельче, к периферии увеличиваются в размерах. На некоторых образцах бугорки образуют концентрические ряды вокруг центра окостенения.

Posterior laterale (табл. VIII, фиг. 10; обр. 54-12). Одна почти целая кость. Скульптурированная поверхность имеет форму треугольника. Бугорки крупнее у заднего свободного утолщенного края и мельче на середине кости.

Размеры: длина скульптурированной части 8; ширина 15.

Anterior ventro-laterale (табл. IX, фиг. 8; обр. 54-17, 54-18, 54-77, 289/3403). Несколько окатанных костей и одна хорошо сохранившаяся, с наружной стороны, очень небольших размеров. Бугорки покрывают всю кость, за исключением узенькой шероховатой поверхности у переднего края, по которой кость касалась *interlaterale*. В центре бугорки мельче, чем на периферии. Дугообразно изогнутая вентральная борозда «отсекает» передний медиальный угол и не доходит до краев кости (как и у *P. trautscholdi*).

Размеры и форма маленькой кости (обр. 289/3403) похожи на *anterior ventro-laterale* *C. minor* Miller (A. Heintz, 1938, p. 3, fig. 1).

Размеры: длина крупных костей до 77, маленькой 23; ширина крупных костей до 70, маленькой 19.

Posterior ventro-laterale (обр. 54-13). Одна неполная правая кость и несколько обломков. Строение такое же, как у *P. trautscholdi*. В центре кости расположены мелкие бугорки, которые увеличиваются к периферии.

Anterior medio-ventrale (обр. 328-6). Одна сильно окатанная кость, сохранившаяся в средней части и разрушенная в боковых. Скульптура не сохранилась. Шовная поверхность для *interlaterale* неглубоко врезана в кость и сильно скошена.

Размеры: длина 38; ширина 30; толщина 3.

Posterior medio-ventrale (обр. 54-16). Одна кость с наружной стороны более выпуклая, чем у *P. trautscholdi* (табл. X, фиг. 10). Строение соответствует описанию, данному в главе «О морфологии коккостеид». Бугорки располагаются правильными рядами, параллельными краям кости, в центре расположены мелкие бугорки. Переход от крупных бугорков к мелким довольно резкий.

Размеры: длина 55; ширина 50.

Interlaterale (табл. VII, фиг. 8; обр. 54-11) неполной сохранности, с характерной для *P. mironovi* скульптурой вертикальной пластинки (табл. II, фиг. 3). Форма и строение кости такие же, как у *P. trautscholdi*. Скульптура вертикальной пластинки состоит из ромбовидных бугорков, образующих ясно выраженные гребни, разделенные глубокими бороздками. Гребни идут косо вниз и параллельно верхнему краю вертикальной пластинки, оставляя боковой нижний угол свободным от скульптуры.

Размеры: длина 60; высота (предполагаемая) 28.

Spinale (обр. 54-14) неполной сохранности. Строение похоже на строение *spinale* *P. trautscholdi* (табл. X, фиг. 4). Плохая сохранность не позволяет провести более полное сравнение. Бугорки относительно мельче, чем у *P. trautscholdi*.

Размеры: длина 70; высота 18.

Общие замечания. Д. В. Обручев (1931, стр. 1140) в списке ихтиофауны северо-западного девона упоминает *C. mironovi* sp. n. и в 1933 г. (1933, стр. 12—13) дает краткое описание *medio-dorsale*, отмечая высокую форму тела нового вида.

В. Гросс (W. Gross, 1933, 28) упоминает *medio-dorsale* из снетогорских слоев, которое не относит к *Coccosteus livonicus*, а считает возможным отнести его к *C. mironovi*.

Имеющийся в коллекциях материал хорошей сохранности

позволил дать полное описание почти всех костей панциря и реконструкцию головного и спинного панцирей (рис. 32).

Возраст и место нахождения. Франский ярус, исковые слои Главного девонского поля. Реки: Оредеж (дер. Милодеж, Горынь, руч. Тесовка у дер. Савлово), Волхов (дер. Вельсы), Сясь (дер. Хвалово, Андреевщина, Кулаково, Яхново, Монцево, мыза Холм); Андомская гора. Коллекции В. А. Миронова, 1926 г., Д. Обручева, 1927—1929 гг., И. И. Дикаревского, 1928—1929 гг., М. Э. Янишевского, 1924 г., Р. Ф. Геккера, 1934 г., номера образцов см. в тексте.

PLOURDOSTEUS TRAUTSCHOLDI (Eastman, 1897)

Табл. III, фиг. 1 а, 1 б; табл. IV, фиг. 1; табл. IX, фиг. 1—7; табл. X, фиг. 1—10. Рис. 3—8, 9, а, 10, д, 14, д, 17, в, з, 34, а, б, 35, а—д, 36, а—в, 37, а, б, 38, а—д

Coccosteus megalopteryx (partim): Н. Trautschold, 1880, SS. 12—13, Taf. 8, Fig. 7—9; 1889, SS. 38—45, Taf. 5, Fig. 1—6.

Megalopteryx (partim): Н. Trautschold, 1889, SS. 42—44, Taf. 5, Fig. 1—6.

Coccosteus (?) *megalopteryx* (partim): О. Jaekel, 1890, S. 145.

Pelecyporus: Н. Trautschold, 1890, S. 576; G. Gürich, 1891, S. 906; C. Eastman, 1896, p. 222.

Megalopteryx securigera (partim); Н. Trautschold, 1890, S. 576.

Coccosteus: А. S. Woodward, 1891, p. 293.

Coccosteus trautscholdi: А. Heintz, 1929, Taf. 24, Fig. 1; D. Obrutschew,

Dinichthys trautscholdi: C. Eastman, 1897, p. 35
1931, SS. 285—310, Taf. 1—5, Fig. 1—4; W. Gross, 1933, S. 28; Д. В. Обручев, 1947, стр. 199, табл. VI, фиг. 5—7, рис. 58.

Plourdosteus trautscholdi: T. Orvig, 1951, p. 326; О. П. Обручева, 1954, стр. 1055—1056, рис. 1; J. Kylezycki, 1957, p. 289; О. П. Обручева, 1959а, стр. 79.

Неотип: Nuchale (рис. 34; обр. 330—10). Ленинградская область, р. Сясь, с. Столбово. Шелонские слои франского яруса.

Диагноз. Длина головного панциря до 25 см. Все кости покрыты круглыми звездчатыми беспорядочно расположенными бугорками. На передней стороне interlaterale бугорки сильно уплощены и располагаются рядами или беспорядочно. Nuchale с возрастом уплощается, задний край кости, выпуклый у молодых форм, делается вогнутым у старых. На rapanuchale надвисочная борозда круто изгибается у своего основания. По centrale проходят борозды средней и задней ямочных линий. Угол наклона боковых крыльев medio-dorsale в передней части 120°, а в задней 110°. Спинная борозда на medio-dorsale в средней части прерывается. Надсочленовная часть anterior

dorso-laterale располагается под углом 30° к горизонтальной плоскости.

Материал. Имеются почти все кости головного и туловищного панциря (за исключением костей, не отмеченных на рис. 18).

Описание и сравнения. *Nuchale* (табл. IX, фиг. 4, рис. 10, *д*, 34, 35; обр. 330/10-17, 45/52, 2436/1, 2, 19-21, 48; 54-1). Всего свыше 20 образцов разных размеров и сохранности.

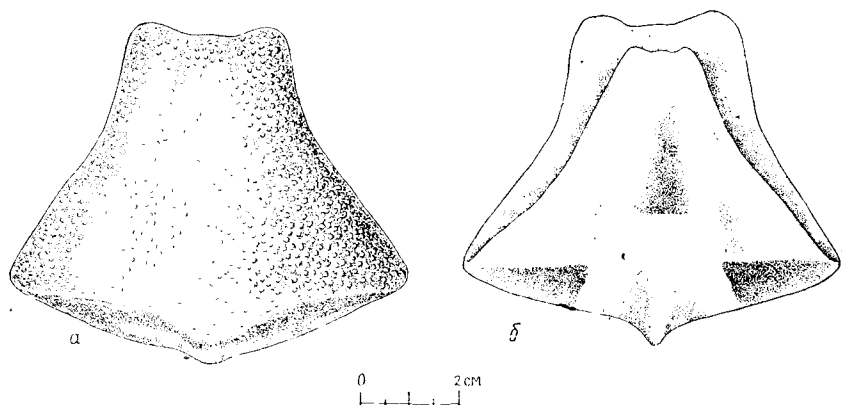


Рис. 34. *Plourdosteus trautscholdi* (Eastm.). Nuchale молодого экземпляра: *а* — вид снаружи, *б* — вид изнутри. Обр. 330-10. Ленинград. обл., р. Сясь, дер. Столбово

Передний край кости слегка вогнут и у молодых и у старых форм. У некоторых взрослых на наружной поверхности выделяется медиально расположенная открытая вперед треугольная уплощенная площадка. У молодых форм задний край выпуклый, по мере роста он делается более вогнутым. С увеличением размеров nuchale увеличивается толщина кости, т. е. увеличивается площадь прикрепления поднимающего голову мускула, усиление которого связано с увеличением тяжести головы. Поэтому в середине заднего края кости у взрослых форм образуется «горб», который отсутствует у молодых.

С возрастом меняется общая форма кости. Она делается более выпуклой, вытягиваются боковые крылья, увеличивается отношение ширины к длине (от 1,3 у меньших костей до 2 у больших, см. рис. 35).

Бугорки орнамента расположены равномерно, приблизительно одинаковой величины, и у некоторых крупных экземпляров близ заднего края сливаются в валики, параллельно этому краю.

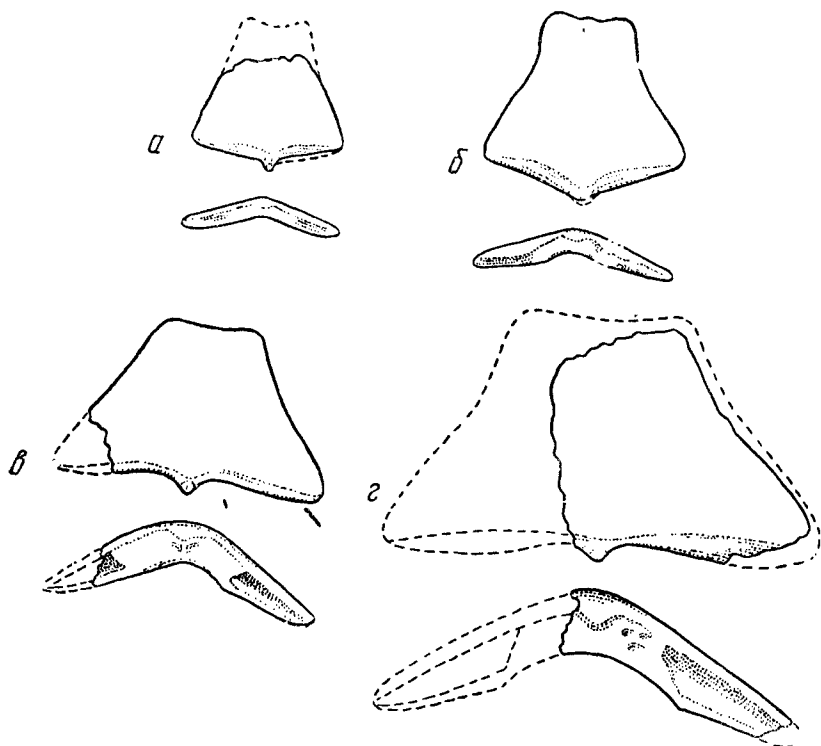


Рис. 35. *Plourdosteus trautscholdi* (Eastm.). Возрастная изменчивость puchale: а — обр. 330-12. Ленинград. обл., р. Сясь, дер. Столбово; б — обр. 330-10 (см. рис. 34); в — обр. 54-1. Ленинград. обл., р. Сясь, дер. Столбово; г — обр. 2-36/2. Ленинград. обл. р. Сясь

На внутренней стороне шовные поверхности для рагapи-чале и centrale широкие, занимают до $\frac{1}{3}$ всей ее поверхности. Между карманообразными вырезками для рагapи-чале, переходя на задний срединный шип, имеется продольный гребешок, который на некоторых образцах принимает разветвленную форму. Срединное овальное углубление резко выражено в рельефе и расположено на расстоянии приблизительно $\frac{1}{3}$ длины кости от заднего края.

Размеры: длина 42—100; ширина 55—200; толщина 8—36.

Ragapichale (табл. IV, фиг. 1; табл. IX, фиг. 7; обр. 330-9, 2436/32, 45-176, 45-228, 54-38). Кости с обломанными боковыми краями и пять фрагментов костей. Строение кости полностью совпадает с описанием *ragapichale*, данным в главе «О морфологии коккостеид» со следующими добавлениями: угол, образованный собственно боковой бороздой и задней ямочной линией равен 90°. Последняя идет параллельно боковому краю *puchale* и оканчивается, не доходя до его середины. Надвисочная борозда круто изгибается у своего основания и имеет вид слабоволнистой линии.

Сочленовная ямка относительно более узкая и длинная, чем у *Coccosteus grossi* и *Livosteus grandis*.

Размеры

№ образца	Длина	Ширина	Длина сочленов- ной ямки	Ширина сочле- новной ямки
330-9	52	55	12	5
2436-3			22	9
45-228	60	64	21	11

Centrale (табл. IX, фиг. 5; обр. 835-2, 54-37, 54-79, 54-80). Несколько обломков разной формы и размеров и целая кость в крыше черепа на образце 835-2. На всех образцах сохранился центр окостенения с пересечением центральной и надглазничной борозд. На образце 54-37 слабо заметны борозды средней и задней ямочных линий.

Бугорки имеют одинаковую величину и равномерно расположены на поверхности кости. На наружной стороне левого *centrale* (обр. 54-37) имеется шовная поверхность с зигзагообразной границей, по которой правое *centrale* перекрывает левое. Угол между центральной и надглазничной бороздами равен приблизительно 50°.

Rostrale (табл. IX, фиг. 1, рис. 36,а; обр. 330-8, 835-2). Одна неполная кость (обр. 330-8) и целая кость в крыше черепа на образце 835-2. Кость утолщена в передней и центральной части. Передний край полукруглый, лишен бугорков. Т-образная форма туберкулированной поверхности хорошо выражена, бугорки одинакового размера, распределены беспорядочно. На наружной стороне образца 330-8 сохранились широкие ступенчатые шовные поверхности, по которым кость перекрывали *praeorbitalia*. Внутренняя сторона шероховатая.

Размеры скульптированной поверхности

№ образца	Длина	Ширина
330-8	23	22
835-2	41	42

Marginale (рис. 36, в; обр. 330/9, 10, 11). Три неполные кости. Кость удлиненная, с вогнутым боковым краем, ее передний отросток с двуступенчатой шовной поверхностью для *postorbitale* длиннее, чем у *P. mironovi*.

Бугорки расположены беспорядочно. Впереди собственно боковой борозды контур туберкулированной поверхности имеет выпуклую форму. Строение кости полностью соответствует описанию, данному в главе о морфологии коккостенд.

Размеры: длина 45; ширина 25; толщина 7.

Prasorbitale (табл. IX, фиг. 6 а, 6 б; обр. 54-27, 54-85, 330-19, 835-2, 1952/32, 2436/46). Шесть обломков разных размеров центральной части кости с сохранившимися передним краем, на образце 54-27 с частично сохранившимися орбитальными краями и полная кость в крыше черепа образца 835-2. Передняя часть кости отогнута вниз, передний край прямой или слабовыпуклый. Кость сильно утолщена по переднему краю и вдоль продольного гребня на внутренней стороне. Орбитальный край имеет полукруглую форму.

На передней части бугорки крупные и реже расположены, чем на остальной поверхности. В отличие от *P. timanicus*, они не меняют своей величины вдоль надглазничной борозды. На орбитальном крае бугорки отсутствуют.

Надглазничная борозда идет от переднего края посредине кости, делает изгиб над центром окостенения, продолжается назад и переходит на *centrale*. Характер изгиба борозды одинаков на всех образцах.

На внутренней стороне переднего края на образце 330-19 имеется продолговатая желобообразная, шероховатая шовная поверхность для *postnasale* и почти на всех образцах близ орбиты находится небольшая шовная поверхность приблизительно треугольной формы для *suborbitale*. Продольный гребень внутренней стороны формы утолщенный и высокий. В боковую сторону от гребня расположена глазная впадина и глубокая треугольная карманообразная выемка для *postorbitale*, к середине — плоская шероховатая поверхность с отломанным на всех образцах медиальным краем с шовными поверхностями для *rostrale*, *pineale* и противоположного *praeorbitale*. Поверхность орбиты гладкая, со следами сосудов. Центр окостенения расположен у переднего края над орбитой.

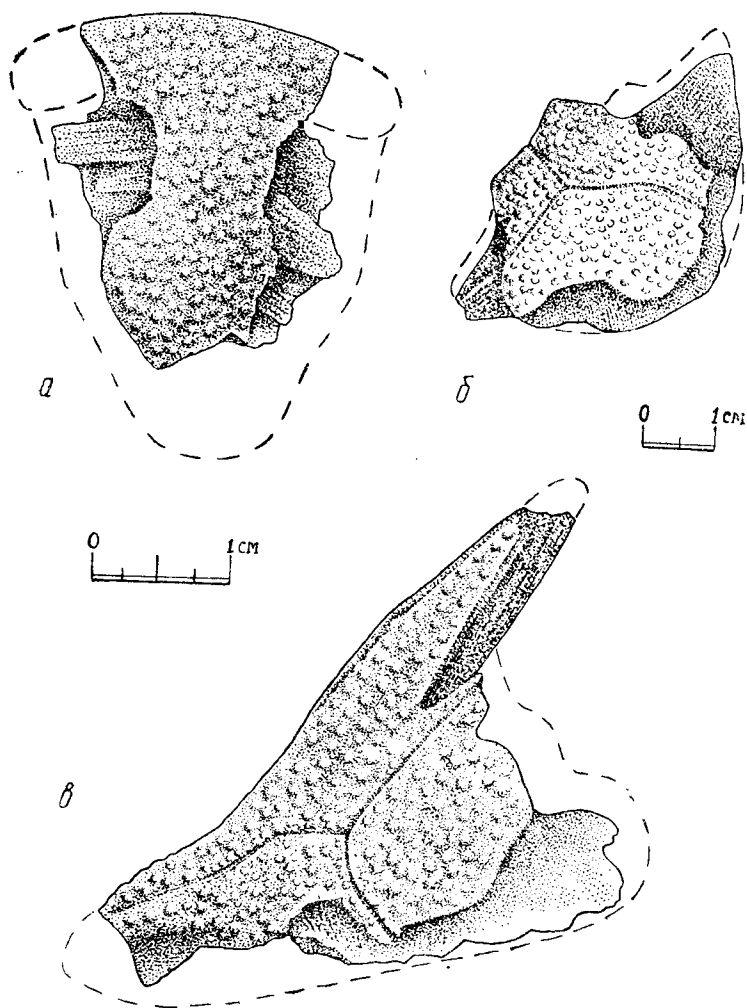


Рис. 36. *Plourdosteus trautscholdi* (E a s t m.): а — rostrale, обр. 330-8; б — postorbitale, обр. 54-105; в — marginale, обр. 330-9. Ленинград. обл., р. Сясь, дер. Столбово

Размеры: длина переднего края 16—36; толщина у переднего края 9—13.

Suborbitale (табл. X, фиг. 1; обр. 330-30, 2436/33, 34). Несколько неполных костей разных размеров. В отличие от *P. mironovi* (табл. VIII, фиг. 5), задний конец лопатообразной части (обр. 330-30) оттянут назад. На кости имеется еще одна короткая бороздка системы органов боковой линии, идущая позади верхней ветви подглазничной борозды по направлению к *postorbitale*.

Размеры: ширина 35—65; толщина до 120.

Postorbitale (рис. 36, 6; обр. 45-203, 1, 2, 3). Кости хорошей сохранности. Строение полностью соответствует описанию, данному в главе «О морфологии коккостенд». Орнамент в виде звездчатых, довольно высоких беспорядочно распределенных бугорков одинакового размера.

№ образца	Размеры		
	Длина	Ширина	Толщина (в центре кости)
45-203(1)	55	35	8
45-203(2)	57	40	9
45-203(3)	64	39	10

Anterior supragnathale (рис. 37; обр. 330-2). Четыре экземпляра неполной сохранности.

Дугообразно изогнутая в вертикальном направлении кость, с резко выраженным верхним отростком, которым кость соединялась с *suborbitale*. Кость имеет такую же форму, как у *P. canadensis* (Heintz, 1931, S. 12, Fig. 3). Нижняя часть утолщена и вытянута в клыковидный выступ, отделенный с наружной стороны от остальной поверхности небольшой ступенькой. Высота клыковидного выступа до 1,5 см. Симфизная часть несет два зуба, отделенных друг от друга желобками. Нижний симфизный зуб крупнее верхнего. Работающая поверхность кости покрыта штрихами и занимает приблизительно половину всей внутренней стороны. Наружная поверхность шероховата, внутренняя — гладкая, за исключением верхней части отростка. Наибольшая высота кости с верхним отростком 3—8 мм.

Posterior supragnathale (табл. IX, фиг. 2; обр. 54-36, 54-81). Несколько обломков костей разной сохранности.

Кость имеет такую же форму, как у *Plourdosteus livonicus*. Верхний край обломан на всех образцах. Внутренняя сторо-

на переднего края несет гладкую поверхность для соединения с anterior supragathale. В нижней части этой поверхности имеется углубление, куда, возможно, заходил клыковидный выступ нижней челюсти. Задний край кости кончается четырьмя острыми коническими зубообразными отростками. Кроме них на наружной стороне имеются три зубообразных отрост-

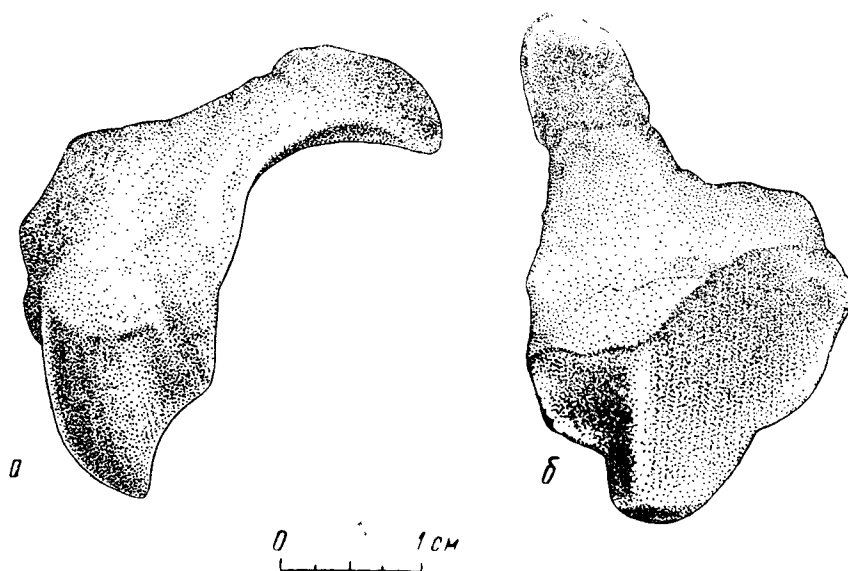


Рис. 37. *Plourdosteus trautscholdi* (Eastm.). Anterior supragathale: а — вид снаружи, б — вид изнутри. Обр. 330-2. Ленинград. обл., р. Сясь, дер. Столбово

стка в середине кости, направленные назад, из которых два верхних значительно крупнее нижнего. Толщина кости до 72 мм.

Infragathale (табл. IX, фиг. 2). Одна почти целая кость (обр. 54-2) и семь обломков рабочей и лопастной частей разной величины и толщины.

Строение кости совпадает с описанием, данным в главе о морфологии коккостеид и с реконструкцией А. Е. Гейнца (Heintz, 1931, S. 297, Fig. 4). Передняя часть кости выпуклая, задняя — плоская, лопатковидная, с наибольшей шириной 55 мм. Верхняя часть симфизного края несет 3—6 зубообразных отростков.

Medio-dorsale (табл. X, фиг. 5; рис. 14, д; обр. 54-3/1-10, 45/214). Три кости с обломанными боковыми тонкими краями и до десяти обломков кости.

Длина вдвое больше ширины, как и у *Coccosteus markae* и *C. orvikui*, в отличие от *P. mironovi*, у которого отношение длины к ширине равно 1,4. Кость более плоская в поперечном сечении, чем у *P. livonicus* и *P. mironovi*. Угол наклона боковых крыльев друг относительно друга в передней части 120° , в задней 110° . Боковые крылья на образце 54-3 несимметричны, килевой отросток смещен вправо. Переход широкой части в острие более резкий, чем у *P. mironovi* и *P. livonicus*, острие относительно короче, чем у этих видов и у *Coccosteus*. Срединный гребешок ложкообразной задней стороны киля продолжается в острие, но не доходит до его конца.

Бугорки плоские, звездчатые, покрывают только наружную сторону. Над основанием килевого отростка они мельче и сидят чаще, чем у переднего края и в боковых частях крыльев, где они крупнее и расположены значительно реже.

Спинная борозда прерывается над центром окостенения, ее ветви образуют угол $80-100^\circ$. Внутренняя поверхность исстрихована лучами окостенения, идущими от основания килевого отростка.

Размеры: длина кости с обломанным задним отростком от 3,5 до 140; длина килевого отростка 7—45.

Anterior dorso-laterale (табл. X, фиг. 7; обр. 835-1, 330-16, 17, 18). Две кости и несколько обломков. Верхняя часть кости наклонена к горизонтальной плоскости под углом 30° . Наклон нижней части равен 60° (как у *P. mironovi*). Длина сочленовного отростка до 1,2 см. Подсочленовный отросток очень плоский и шероховатый. Длина переднего края до 11,5 см. Спинная борозда отходит непосредственно от собственно боковой борозды или вблизи от нее. Хорошо выражен бугорчатый характер поверхности.

Размеры: длина 35—75; ширина у переднего края 45—120.

Posterior dorso-laterale (табл. X, фиг. 6; обр. 330-16-18). Несколько обломков и одна целая кость. Кость относительно более длинная и узкая, чем у *C. markae*.

Шовная поверхность для anterior dorso-laterale расширяется к боковому углу, где расположена глубокая желобообразная шовная поверхность для posterior laterale.

В середине кости шовная поверхность для anterior dorso-laterale делает изгиб, от которого отходит и кончается в середине кости средняя часть борозды спинного чувствительного канала. Контур шовной поверхности для medio-dorsale обра-

зует пологий, входящий в туберкулированную поверхность, угол, который отсутствует у *P. mironovi*.

Размеры: длина 71; ширина 58.

Posterior laterale (обр. 54-82). Небольшой обломок верхней части правой кости. Шовные поверхности для *anterior laterale* и *posterior dorso-laterale* широкие, гладкие, к краям постепенно утончаются. У свободного утолщенного края сохранился небольшой кусочек туберкулированной поверхности. Бугорки крупные, тесно расположенные.

Anterior laterale (рис. 38, а, б; обр. 330-11, 2436/23). Одна целая левая кость и несколько обломков. Строение полностью соответствует описанию, данному в главе «О морфологии коккостеид». Бугорки расположены беспорядочно, на некоторых образцах уменьшаются в размерах над центром окостенения.

Размеры (обр. 330-11): длина 52; ширина у верхнего края 60; ширина нижнего края 45.

Anterior ventro-laterale (обр. 54-83). Одна левая кость с обломанным латеральным краем и несколько фрагментов костей. Форма кости такая же, как у *P. mironovi* и *C. markae*.

На наружной стороне заметна вентральная борозда, на внутренней стороне сохранились неглубокие шовные поверхности для *anterior-* и *posterior medio-ventrale* и у заднего края для *posterior ventro-laterale*. У переднего края расположена более глубокая шовная поверхность для *interlaterale* и частично для *spinale*. Ясно выражен центр кости и лучи окостенения.

Размеры: длина 80; ширина 65.

Posterior ventro-laterale (рис. 38, г, д; обр. 330-7). Целая правая кость и несколько фрагментов кости. Заднебоковой угол кости закруглен, кость равномерно выпуклая на всем своем протяжении.

Бугорки крупные, все приблизительно одинакового размера, расположенные беспорядочно.

Размеры: длина 105, ширина 63.

Anterior medio-ventrale (табл. X, фиг. 8, 9; обр. 54-34, 54-35). Два обломка: передней и задней части. Скульптура, обычная для вида, крупные беспорядочно расположенные бугорки.

На образце 54-35 шовная поверхность для *interlaterale* глубоко врезана в кость так, что скульптурированная поверхность переднего края нависает над ней. Шовные поверхности для *anterior ventro-laterale* шероховатые, круто скошены вниз

(круче, чем у *P. livonicus*). Внутренняя сторона гладкая, с продольным срединным утолщением.

Posterior medio-ventrale (табл. X, фиг. 10; обр.

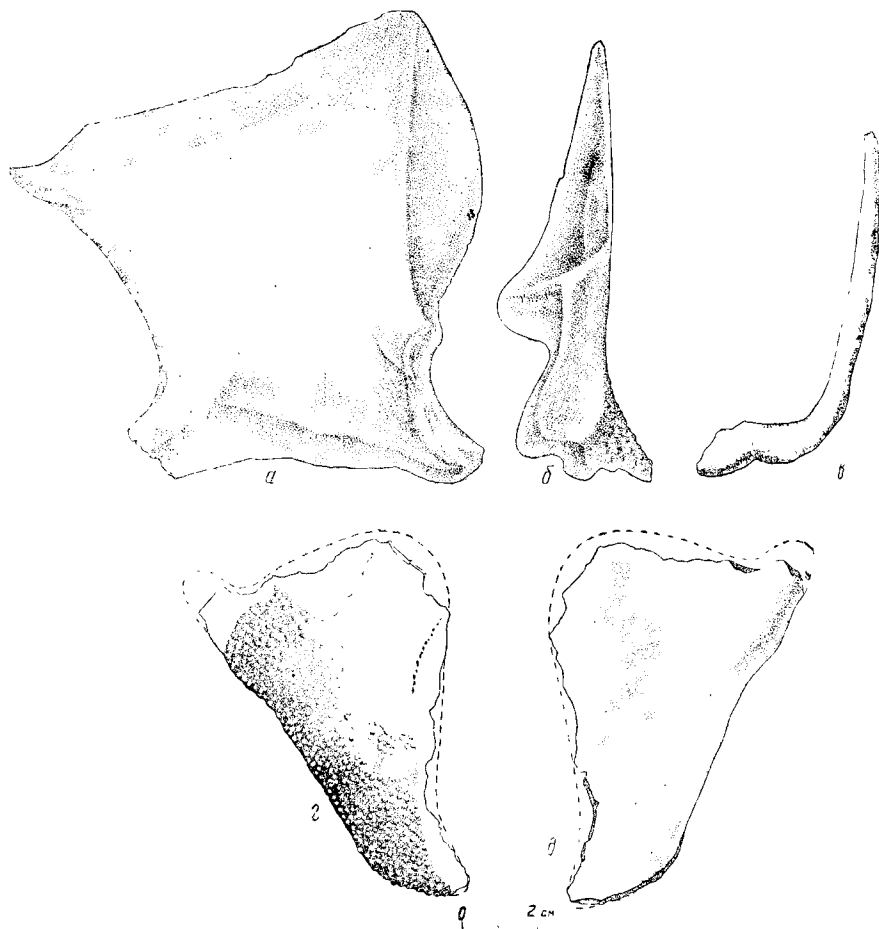


Рис. 38. *Plourdosteus trautscholdi* (Eastm.). *a* — *б* — anterior laterale: *a* — вид изнутри, *б* — вид спереди. Обр. 330-11; *в* — тазовый пояс. Обр. 330-24; *г* — *д* — posterior ventro-laterale; *г* — вид снаружи, *д* — вид изнутри. Обр. 330-7. Ленинград. обл., р. Сясь, дер. Столбово

330-28). Несколько образцов разной сохранности и размеров. Кости плоские или слабовыпуклые. Строение кости соответствует описанию, данному в главе «О морфологии коккостеид». Бугорки одинакового размера расположены беспорядочно.

Размеры: длина 40—78; ширина 34—57.

Interlaterale (табл. X, фиг. 3; обр. 63/1-14, 330-29). Обломки левой и правой кости, с характерной разницей в орнаменте вертикальной и горизонтальной пластинок, принадлежащие и молодым и взрослым экземплярам. Лучшей сохранности образец 63/1 — сравнительно небольшая кость молодого экземпляра с частично отломанной вертикальной пластинкой. Горизонтальная пластинка продолговатая, расширена в медиальной части, латеральный конец свободен от скульптуры и несет шовную поверхность для *anterior ventro-laterale* и частично сохранившиеся шовные поверхности для *spinale* и *anterior laterale*. Характер соединения кости с *spinale* и *anterior laterale* окончательно не выяснен из-за недостаточной сохранности. Вертикальная пластинка вогнута в латеральной части и почти под прямым углом поднимается над горизонтальной, несет скульптуру, характерную только для данного вида (табл. III, фиг. 1 б), состоящую из относительно мелких, уплощенных бугорков, направленных вершинками вверх, расположенных тесно, беспорядочно или рядами.

На наружной стороне горизонтальной пластинки проходит оральная борозда. Внутренняя поверхность кости шероховатая.

Размеры: длина 45; высота 18.

Spinale (табл. X, фиг. 4; рис. 17, в, г; обр. 2436/8, 330-25, 330/20, 21). Четыре почти целых кости (три левые и одна правая) и несколько обломков разных размеров.

Кость удлиненной формы (отношение длины к ширине 3.—4), относительно шире, чем у *P. livonicus*, но уже и длиннее, чем у *L. grandis*. Боковой край прямой или слабовыпуклый. Форма образца 330-25 очень напоминает *spinalia P. livonicus*, изображенные Гроссом (W. Gross, 1938, Taf. XIII, A—D) и *S. markae* (рис. 17, ж, з). Возможно, что это возрастная или половая изменчивость.

Бугорки расположены беспорядочно и относительно крупнее на нижней стороне, чем на верхней. Шовная поверхность для *anterior laterale* треугольная. На нижней стороне шовная поверхность для *interlaterale* менее глубокая, чем для *anterior ventro-laterale* (обратное соотношение у *L. grandis*).

№ образца	Длина	Ширина	Длина : ширина
330-20	56	14	4
330-21	40	13	3
330-25	40	14	3

Тазовый пояс (табл. X, фиг. 2; рис. 38, в; обр. 330-24). Только один образец, представленный длинной тонкой S-образной костью с расширенным нижним концом, к которому прикреплялись хрящевые лучи. Верхняя часть, которая подходила к гемальным дугам, тонкая, овальная в поперечном сечении. Угол между дистальной и проксимальной частью кости 130° .

Размеры: длина расширенной части кости 17; наибольшая ширина 8; длина тонкой части 38.

Общие замечания. *Plourdosteus trautscholdi* — наиболее изученный вид из семейства Coccosteidae. Впервые различные части его панциря (medio-dorsale, nuchale, paranchale) были описаны Г. Траутшольдом (Trautschold, 1889, Taf. 5; Fig. 1—6) под именем *Coccosteus megalopteryx*. Под этим же названием он описал нижнюю челюсть *Holoptychius*, бранхиальную пластинку *Psammosteus* и anterior dorso-late-gale *Holonema*. Сильное развитие каринального отростка Г. Траутшольд связывал с развитием больших плавников, а форму medio-dorsale считал отличной от medio-dorsale *Coccosteus*. О. Иекель (Jaekel, 1890, S. 145) также считал, что medio-dorsale типичного *Coccosteus*. Г. Траутшольд (Trautschold, 1890, S. 576) плавникам дал родовое название *Megalopteryx*, а medio-dorsale — *Pelecyporus*, в случае же если плавники и medio-dorsale относятся к одному роду и виду, последний получал название *Megalopteryx securigera*.

А. Вудворд (A. Woodward, 1891, p. 293) высказался за принадлежность medio-dorsale *C. megalopteryx* к *Coccosteus*, но за выделение «*C. megalopteryx*» из этого рода, если он действительно обладал плавниками, описанными Г. Траутшольдом. Г. Гюрих (G. Gürich, 1891, S. 902) обозначал кость medio-dorsale как «*Pelecyporus*» и правильно ее ориентировал, основываясь на положении спинной борозды, вогнутой спереди, но подчеркнул разницу в строении medio-dorsale *C. megalopteryx* между другими коккостеидами, указывая на сходство в сильном развитии килевого отростка у *Pelecyporus*, *Heterostius* и особенно у *Dinichthys*. Ч. Р. Истмен (Ch. R. Eastman, 1896, p. 222), основывая систематику Coccosteidae на строении спинного панциря, отличал род *Dinichthys* от рода *Coccosteus* по наличию у *Dinichthys* сильно развитого кия на внутренней стороне кости килевого отростка. Л. Гусакوف (L. Hussakof, 1906, p. 137) относил описываемый нами вид к среднему девону, в то время как он встречается только в верхнедевонских отложениях вместе с *Bothriolepis* и *H.*

loptychius. Д. В. Обручев (1931, стр. 289), разбирая ошибки предшествующих авторов, объяснял их тем, что: 1) при описании строения medio-dorsale *Coccosteus* они основывались на рисунках Х. И. Пандера (Pander, 1857, Fig. 3, Fig. 1), у которого был окатанный экземпляр без кия и 2) толкование Г. Траутшольдом строения medio-dorsale *C. megalopteryx* было неправильным, так как Г. Траутшольд, имея неполный экземпляр кости, неправильно ее реконструировал; в действительности кость имеет киль на внутренней стороне с килевым отростком так же, как *Dinichthys*, но с другим характером наклона килевого отростка. Д. В. Обручев считал важным отличием описываемого вида (и *C. canadensis* Woodward из верхнего девона Канады) от типичных видов *Coccosteus* иное расположение костей в крыше черепа, где parapuchale отделяет centrale от контакта с marginale. Т. Орвиг (T. Orvig, 1951, p. 326) выделил группу видов *Coccosteus* (*C. canadensis*, *C. trautscholdi*, *C. mironovi* и *C. livonicus*), с таким расположением костей в крыше черепа, в новый род *Plourdosteus*.

Возраст и местонахождение. Франский ярус, шелонские, свинордские, ильменские слои Главного девонского поля. Реки: Сясь (дер. Столбово, Прокшенцы, Барыгово, Стрельна), Шелонь (дер. Теребуни), Великая (дер. Мочалово), Паша, Псижа (дер. Буреге); южный берег оз. Ильмень; Андомская гора. Франский ярус, Семилукские слои Центрального девонского поля: р. Дон, с. Петино. Коллекции Д. В. Обручева, 1927—1937 гг.; Р. Ф. Геккера, 1931 г.; И. И. Дикаревского, 1928—1929 гг.; Д. В. Наливкина, Н. Вишнякова, И. Бока, И. Фольборта. Номера образцов см. в тексте.

PLOURDOSTEUS sp.

Материал. Левое и правое (неполной сохранности) posterior ventro-lateralia с наружной стороны и одно правое spinale.

Описание. Рыбы средней величины. Длина posterior ventro-laterale свыше 70 мм, заднебоковые углы его закруглены. Латеральный свободный край spinale прямой. Кости покрыты мелкими и крупными бугорками, расположенными беспорядочно или собранными в ряды.

Posterior ventro-laterale (обр. 205/1—368/1). Левая кость (обр. 368/1) узкая и длинная, с отогнутым вверх переднебоковым углом, постепенно суживающаяся в заднем направлении, на заднем конце закругляется (что характерно для рода *Plourdosteus*). Медиальный край выпуклый, боко-

вой несколько вогнут. У переднего края сохранились (не полностью) шовные поверхности для anterior ventro-laterale. Орнамент в виде мелких бугорков, беспорядочно расположенных или собранных по несколько в ряды.

Правая кость (обр. 205/1) имеет необычную форму из-за очень широкой шовной поверхности для левого posterior ventro-laterale, которая по ширине почти равна всей туберкулированной поверхности кости и отделяется от нее продольным рядом бугорков. В заднем направлении кость суживается и на заднем крае несет следы прижизненного повреждения, возможно, следы укуса: вырвана часть кости и содран слой туберкулированной поверхности.

На правой кости бугорки вдоль шовной поверхности для левого posterior ventro-laterale мелкие, такие же, как на левой кости. На боковой части кости бугорки крупнее, чем на медиальной и собраны по несколько в ряды.

№ образца	Длина	Размеры	
		Ширина у переднего края	Ширина шовной поверхности
368/1	61	27	—
205/1	73	60	23

Spinale (обр. 205/2) похоже на spinale *P. trautscholdi*: контур свободного бокового края прямой, размеры и расположение шовных поверхностей такие же, как у *P. trautscholdi*. Бугорки на верхней стороне кости мельче, чем на нижней, расположены беспорядочно. Длина кости 38 мм.

Возраст и местонахождение. Франский ярус. Южный Тиман. Ухта. Нефтяная № 1, обр. 368/1 с глубины 66 м; обр. 205/1 с глубины 30—45 м; обр. 205/2 с глубины 80 м.

PLOURDOSTEUS (?) sp.

Материал. Кости nuchale с наружной стороны на светло-сером известковистом алевролите и medio-dorsale с внутренней стороны с обломанными передним и задним краями в конкреции из голубовато-серой известковистой глины.

Описание. Nuchale (обр. 1351-1). Кость трапециеобразной формы, высокая с неоттянутыми боковыми краями, маловыпуклая, уплощается в переднем направлении. Передний край округлый, задний немного выпуклый, имеет шероховатые поверхности для postnuchalia. Форма кости напоминает nuchale *Plourdosteus*.

Бугорки звездчатые, расположены в беспорядке, мельче в середине и крупнее по периферии. Такое расположение бугорков характерно для *P. mironovi*.

Отношение ширины кости к ее длине 1,25. Приблизительно такое отношение имеется у взрослых экземпляров *P. trautscholdi* и у маленьких экземпляров *P. mironovi*. Утолщение у заднего края («горб», который хорошо выражен у взрослых форм *P. trautscholdi*) здесь отсутствует. В боковых частях кость утолщена. На внутренней стороне овальное углубление глубокое, расположено недалеко от заднего края.

Размеры: длина 80; ширина у заднего края 100.

Medio-dorsale (табл. X, фиг. 11, обр. 1351-2). Небольшая кость светло-серая в центральных частях и темная в периферических. Кость плоская, более сводчатая у заднего края и постепенно уплощающаяся в переднем направлении, с мелкими нишами у основания килевого отростка. Контуры напоминают *medio-dorsale Plourdosteus*. Срединный киль внутренней стороны узкий, не доходящий до переднего края. Площадь прикрепления кила в направлении к килевому отростку расширяется. От центра окостенения по боковым крыльям расходятся к переднему краю лучи окостенения. Вероятно, кость принадлежит молодому экземпляру.

Размеры: длина 35; наибольшая ширина 25.

Возраст и местонахождение. Франский ярус. Южный Тиман, р. Ярега: Колл. В. Н. Вебера, 1898 г., обр. 1351-2 и 1351-1 (Обн. № 344 по карте Тимана Ф. Н. Чернышева).

PLOURDOSTEUS TIMANICUS sp. n.

Табл. II, фиг. 2; табл. XI, фиг. 1; рис. 10, e; 39

Голотип. Крыша черепа (табл. XI, фиг. 1; рис. 39; обр. 1352-1). Южный Тиман, правый берег р. Пижмы. Верхний девон.

Диагноз. Вид средней величины. Длина крыши черепа до 18 см. Кости покрыты круглыми звездчатыми бугорками, расположенными беспорядочно. Как правило, бугорки к краям костей увеличиваются в размерах. Наиболее крупные бугорки расположены в передней части праеорбитале между *rostrale* и орбитой, где они реже расположены и более высокие. Передние края праеорбитале между орбитой и изгибом надглазничной борозды несколько приподняты. Задняя часть крыши черепа более сводчатая, чем передняя. *Pineale*, вклинивающееся в *centralia*, разделяет праеорбиталиа от соприкосновения друг с другом. На нем имеется пинеальное отверстие овальной формы.

На centrale расположены четыре борозды системы органов боковой линии.

Материал. Неполно сохранившаяся крыша черепа с на-

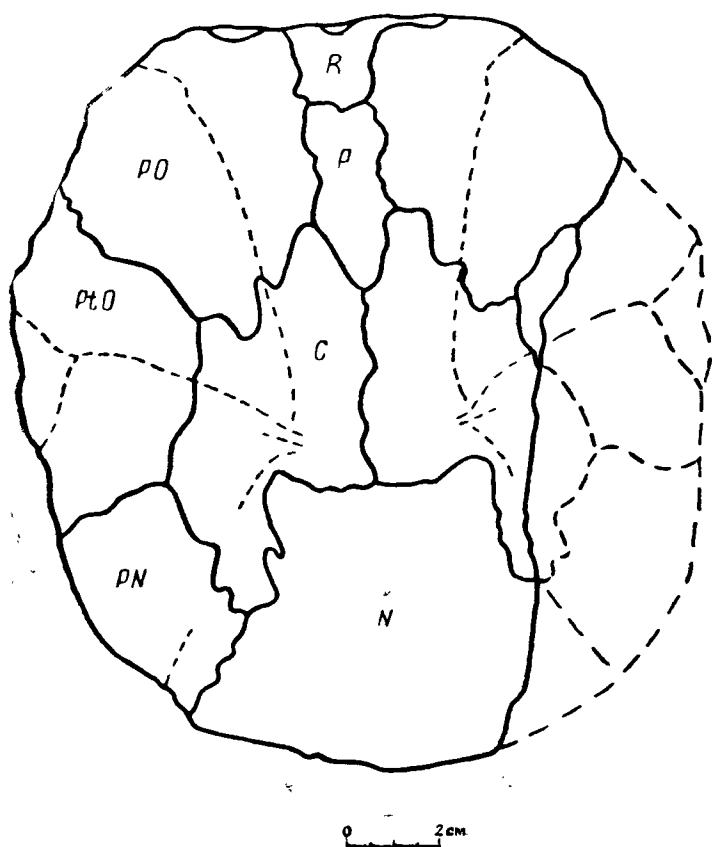


Рис. 39. *Plourdosteus timanicus* sp. n. Крыша черепа. Голотип. Обр. 1352-1, Ю. Тиман, р. Пижма: C — centrale; N — nuchale; P — pineale; PN — paranuchale; PO — praeorbitale; PtO — postorbitale; R — rostrale

ружной стороны на плотном сером известняке (табл. XI, фиг. 1, рис. 39. Обр. 1352-1 и medio-dorsale обр. 1350-II). Почти все краевые части крыши обломаны, за исключением небольших участков передней части praeorbitale и задней

части puchale. На левой боковой стороне крыши сохранилась овальная орбитальная вырезка. Длина крыши черепа до 18 см, ширина между орбитальными вырезками 11,5 см. Череп имеет трапецеобразную форму. Полностью сохранились кости pineale, centrale (левое) и praeorbitale, с обломанными краями puchale, rostrale, postrostrale и parapuchale левой стороны. Кости крыши плотно, без смещений, соединены между собой по волнистым шовным линиям. Встречаются участки с разрушенным туберкулированным слоем, из-под которого видны слои с более мелкими бугорками. Незаметно следов деформации крыши, поэтому видимую ее изогнутость можно принять за истинную.

Описание и сравнение. Nuchale (рис. 10, e). Трапецеобразной формы с передним вогнутым краем. Кость сводчата в задней части и уплощена в передней, почти горизонтальной. Шовные линии сохранившихся частей боковых сторон не симметричны. Задний край приблизительно в два раза шире переднего, на наружной стороне несет шовную поверхность для postnuchale.

Бугорки одинакового размера, расположены беспорядочно, по своей средней величине они мельче бугорков *P. trautscholdi*. Верхний туберкулированный слой кости разрушен на большой площади и под ним видны слои с мелкими бугорками. У заднего края, на поперечном сечении видно, что кость постепенно увеличивается в толщину в боковых крыльях. Наклон боковых крыльев у заднего края 110°.

Размеры: длина 60; ширина 60; максимальная толщина у центра заднего края 9.

Parapuchale. Сохранилась только передняя часть левой кости, граничащая по волнистой шовной линии с puchale, centrale и postorbitale. По кости проходит задняя ямочная линия, которая прерывается, не доходя до границы с centrale. По направлению к центру окостенения бугорки уменьшаются в величине.

Centrale. Полностью сохранилась левая кость, у правой обломаны боковые края. Формой напоминает centrale *P. trautscholdi*. Границы извилисты. Величина относительно больше, чем у *P. mironovi* и *P. trautscholdi*. Сильно развиты заднелатеральные части, которые вклиниваются между puchale и parapuchale. В centralia глубоко вклинивается pineale, как у *C. decipiens* (A. Heintz, 1932, Fig. 19). Левое и правое centralia соединяются между собой по медиальному волнистому шву.

По кости проходят четыре борозды системы органов боко-

вой линии: под углом в 45° соединяются центральная и надглазничная борозды и кроме этих борозд, как у *C. decipiens* (A. Heintz, 1932, фиг. 19), *C. markae* и *C. minor* (A. Heintz, 1938, рис. 2), имеются средняя и задняя ямочные линии, представленные двумя бороздами, расходящимися от центра окостенения. Борозда средней ямочной линии короткая, борозда задней прослеживается отдельными участками по направлению к *ragapuchale*. В центре окостенения и вдоль борозды надглазничного канала расположены мелкие бугорки.

Размеры: длина 58; ширина 40.

Praeorbitale. Сохранились обе кости. Передний край между орбитальной вырезкой и изгибом надглазничной борозды несколько приподняты и впереди довольно резко закруглены, в то время как часть кости между надглазничной бороздой, *pineale* и *rostrale* уплощается в переднем направлении. На левой кости сохранилась орбитальная вырезка, форма которой указывает на несколько овальную форму орбиты. Швы волнистые, левая и правая кости не соединяются по медиальной линии друг с другом сзади *pineale*, как у *P. trautscholdi*, а разделяются этой костью, вклинивающейся в *centralia*, как у *C. decipiens* (A. Heintz, 1932, Fig. 19).

Интересно распределение бугорков: поле мелких бугорков протягивается вдоль борозды надглазничного канала, а также по поднятию у переднего края; на закругленных передних частях, между *rostrale* и орбитой, они реже расположены, более крупны и высоки. На остальной поверхности кости бугорки приблизительно одинакового размера.

Размеры: длина 60; ширина 55.

Postorbitale. Сохранились неполная левая кость и часть правой. У переднего края левой кости сохранился небольшой участок орбитальной вырезки. Кость шире в средней части и суживается в переднем и заднем направлении.

В орнаменте наблюдается обычная закономерность: в центре окостенения бугорки мельче, чем на остальной поверхности, что похоже на орнамент *P. mironovi*.

Ветви подглазничной борозды образуют угол в 90° , угол между центральной и подглазничной бороздами равен 135° . Длина кости 75.

Pineale — небольшая кость, продолговатой формы, суживается в средней части. Впереди середины длины кости находится маленькое пинеальное отверстие овальной формы. Границы скульптурированной поверхности волнистые. Вокруг пинеального отверстия бугорки мельче, к периферии они увеличиваются в размерах. Характер соединения с соседними

костями неясен, вероятно, они перекрывали *pineale*, как у *Dinichthys* (A. Heintz, 1932, p. 137).

Размеры: длина 40; ширина 12.

Rostrale. Сохранились контуры заднего края передних расширенных крыльев и задняя часть кости. Т-образная форма наружной стороны ясно определима. Кость впереди покатая. Швы мало извилисты. Боковые крылья полукруглой формы. Звездчатые бугорки одинаковой величины распределены равномерно. Ширина в передней части 50 мм.

Medio-dorsale (обр. 1350-11). Одна кость с наружной стороны неполной сохранности: отломана часть переднего края, деформирована левая сторона и надломлено заднее острие. Кость покрыта бугорками, одинаковыми с бугорками крыши черепа, по форме похожей на *medio-dorsale P. trautscholdi*, но возможно, была относительно короче. Кость сводчатая в задней части; уплощается в передней. Задний край более округлый, чем у *P. trautscholdi*, с довольно резким переходом в короткое заднее острие. Сохранившийся отрезок спинной борозды имеет вид прямой линии, не достигающей до латерального края кости.

Размеры: длина обломка 97; ширина по прямой 111.

Возраст и местонахождение. Верхний девон. Южный Тиман. Правый берег р. Пижмы, обн. 85—166, обр. 1352-1; р. Косма, колл. Ф. Н. Чернышева, 1890 г., обр. 1350-11.

Род *TIMANOSTEUS* gen. n.

Pelecyphorus: J. V. Rohon, 1899.

Тип рода: *Pelecyphorus tchernychevi* Rohon, 1899. Южный Тиман. Франский ярус. Доманиковые слои.

Диагноз. Рыбы, достигавшие 2 м длины, с высокой формой тела. Размеры бугорков 0,5—2 мм в диаметре. Боковые стороны *medio-dorsale* наклонены друг к другу под прямым углом; килевой отросток выдается позади заднего края, вероятно лишенного острия. *Anterior dorso-laterale* выпуклое, с одной спинной бороздой. На *anterior laterale* отсутствует вогнутость по диагонали в передне-заднем направлении.

Сравнение. Представители рода *Timanosteus* обладали высокой формой тела, как и некоторые представители рода *Plourdosteus* (например, *P. mironovi*) были крупнее представителей рода *Coccosteus* и большинства видов рода *Plourdosteus*. Кости панциря представителей рода *Timanosteus* массивные, как и у представителей рода *Livosteus*, но с

несколько меньшими по размерам бугорками орнамента. Только для данного рода характерен наклон боковых сторон medio-dorsale под прямым углом и килевой отросток, который выдается позади заднего края кости. У других родов сем. коккостеид боковые стороны medio-dorsale образуют свод и задний край кости оканчивается острием. По кости anterior dorso-laterale у представителей рода *Livosteus* проходит одна спинная борозда, у представителей родов *Coccosteus* и *Plourdosteus* по этой же кости проходят две борозды: спинная и собственно боковая.

Видовой состав. Род *Timanosteus* содержит один вид *T. tchernychevi* (Rohon), 1899.

Распространение. Южный Тиман. Верхний девон, доманиковые слои.

TIMANOSTEUS TCHERNYCHEVI (Rohon), 1899

Табл. XII, фиг. 1; табл. XIII, фиг. 2. Рис. 14, в, 40

Pelecyphorus tchernychevi: J. V. Rohon, S. 37, Fig. 24a, b, c.

Голотип: Medio-dorsale (J. V. Rohon, 1899, S. 37, Fig. 24, a, b, c. Южный Тиман, р. Чудь. Доманиковые слои.

Диагноз. Длина брюшного несколько выпуклого панциря до 50 см. Кости покрыты бугорками разных размеров (от 0,5 до 2 мм). По краям костей расположены крупные бугорки, на внутренних частях мелкие, переход от крупных бугорков к мелким может быть резким или постепенным. На пучале выделяется медиально расположенная горизонтальная открытая вперед треугольная площадка с вершиной у заднего края. Наклон верхней части anterior dorso-laterale к горизонтальной плоскости 80° , нижней части — 40° , по кости проходит одна спинная борозда.

Материал. Часть брюшного панциря и фрагменты puchale, parapuchale, обломок кости крыши черепа, anteriorlaterale, medio-dorsale, anterior dorso-laterale, левое posterior ventro-laterale и несколько неопределимых обломков. Кости коричневато-бурого и черного цвета.

Описание и сравнение. Nuchale (обр. 274). Кость с обломанными краями. Сводчатая в задней части, уплощена в передней. В рельефе резко выделяется медиальная, открытая вперед треугольная площадка с вершиной у заднего края, у других изученных форм не наблюдавшаяся. Угол наклона боковых сторон у заднего края $125-130^\circ$. На медиальной площадке бугорки мельче, чем на остальной поверхности.

Наиболее мелкие бугорки находятся в осевой части у заднего края кости, в боковых частях они увеличиваются в размерах. На большей площади кости бугорки расположены равномерно (при диаметре бугорков в 1 мм, промежутки между ними равны 2 мм).

Размеры обломка: длина 155; ширина у заднего края 110.

Raга pichale (обр. 60/1684). Кость с наружной стороны, треугольной формы, боковые части сильно обломаны. Задний край утолщен, прямой, на середине выделяется подсочленовный отросток. Сочленовная ямка крупная, продолговатая (наибольшая ширина 8 мм).

Шовная поверхность для *pichale* глубокая, двухступенчатая, форма ее свидетельствует о *pichale* с неоттянутыми боковыми крыльями, как у *Dinichthys halmodeus* (J. Clarke, 1907, p. 127, fig. 24), латеральной стороной она заходит под нависающую над ней туберкулированную поверхность кости.

По кости проходит одна собственно боковая борозда, задняя ямочная линия не видна (может быть вследствие плохой сохранности?). Отверстие эндолимфатического канала незаметно.

Бугорки сохранились по границе шовной поверхности для *pichale* и у заднего края подсочленовного отростка. Они имеют разную величину: среди мелких бугорков (до 1 мм) разбросаны крупные (до 2 мм).

Medio-dorsale (табл. XII, фиг. 1; рис. 14, в, 40; обр. 10-66). Одна кость неполной сохранности. Боковые стороны круто, почти под прямым углом, наклонены друг к другу. Каринальный отросток массивный, суживающийся в заднем направлении, выдается позади заднего края, как у рода *Dinichthys*. Срединный киль был, вероятно, массивный и широкий. Ниши по бокам кия отсутствовали.

Крупные редко расположенные бугорки распределены по кости беспорядочно, по направлению к осевой части уменьшаются в размерах.

Размеры килевого отростка: видимая длина 55, ширина (у основания) 40, наклон к горизонтальной поверхности 45°.

Anterior dorso-laterale (обр. 85/1684). Кость с наружной стороны, с обломанными боковыми краями, покрыта высокими, крупными, незвездчатыми, расположенными беспорядочно бугорками. Кость выпуклая, наклон нижней части к горизонтальной плоскости приблизительно 80°, верхней части — 40°. Животное, имеющее такие углы наклона, должно было иметь высокую форму тела. Кость выпуклая. Сочленовный мыщелок продолговатый (длина 15 мм, шири-

на 5 мм), с параллельными боковыми краями, под мышелком выдается небольшой подсочленовный отросток.

По кости проходит только одна спинная борозда, как у *Dinichthys intermedius* (A. Heintz, 1932, p. 164, fig. 46), борозда собственно бокового канала отсутствует. Шовная поверхность для medio-dorsale глубокая, острым углом вдающаяся в туберкулированную поверхность кости, шовная поверхность для anterior laterale широкая, менее глубокая.

Размеры обломка: длина 65; ширина 70.

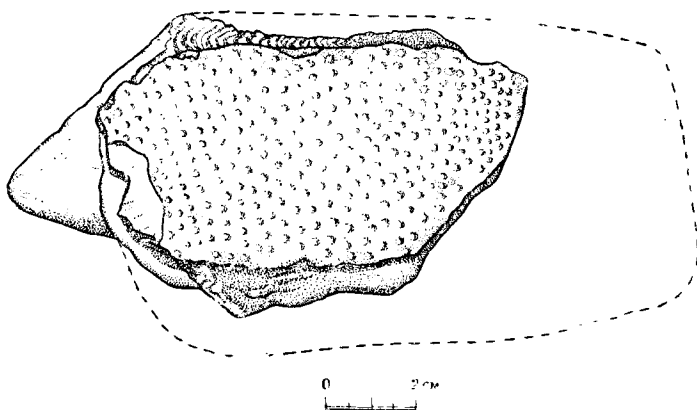


Рис. 40. *Timanosteus tchernychevi* (Rohon). Medio-dorsale, вид сбоку. Обр. 10-66. Ю. Тиман, р. Лыайоль

Anterior-laterale (обр. 193). Образец представлен массивным обломком передней утолщенной части левого anterior laterale. Наружная поверхность, за исключением нижнего края, отогнутого наружу, плоская. Нет вогнутости по диагонали в передне-заднем направлении, которая имеется у *Plourdosteus*.

Кость покрыта бугорками обычного для *T. tchernychevi* характера. Бугорки сливаются в вертикальные гребешки, а у верхнего края расположены очень редко.

Spinale перекрывало кость не только с внутренней, но и с наружной стороны (на наружной стороне в нижней части переднего края имеется шовная поверхность для spinale). Передний край кости дугообразно изогнут менее круто, чем у *D. intermedius* (A. Heintz, 1932, p. 167, fig. 52), но круче, чем у *Dinichthys* sp. (Д. В. Обручев, 1940, стр. 891, фиг. 2).

Внутренняя сторона кости устроена сложно. Вблизи переднего края расположено идущее сверху вниз ребро. До половины кости оно представлено утолщением, которое идет вниз вертикально, повышаясь к середине, где от него отходит перемычка, идущая к краю кости. Над перемычкой находится мелкое углубление для мускулов головы (в отличие от *Plourdosteus*, где оно имеет вид глубокой ямки). Ниже середины ребро изгибается вниз и вперед, отделяясь массивным отростком от внутренней поверхности кости. Между этим отростком и поверхностью кости находится впадина, куда заходила вертикальная пластинка *interlaterale*.

У *Plourdosteus* и *Coccosteus* ребро не отделяется от поверхности кости, впадина для *interlaterale* отсутствует и шовная поверхность для вертикальной пластинки *interlaterale* расположена на нижней части ребра в виде узкой полосы.

Шовная поверхность, перекрывающая *anterior dorso-laterale*, заходит на ребро тупым углом у *D. intermedius* (А. Heintz, 1932, p. 167, fig. 152) и *Dinichthys* sp. (Д. В. Обручев, 1940, стр. 891, фиг. 2). Этот угол острый, вдается вниз почти наполовину кости и затем поднимается вверх. В верхней части кости направление штриховатости шовной поверхности изменяется.

Наибольшая толщина кости у основания срединной перемычки равна 22 мм.

Posterior ventro-laterale (обр. 1356-1). Кость с обломанной передней частью, выпуклая, продолговатая, с медиальным округлым краем и прямым латеральным, покрыта характерным для *T. tchernychevi* орнаментом, с резким переходом от мелких бугорков к крупным. Крупные бугорки редко расположены в медиальной части кости и плотно у латерального края.

Размеры обломка: длина 115; ширина (до закругления у заднего края) 85.

Брюшной панцирь (часть) (табл. XIII, фиг. 2; обр. 1356-2) состоит только из четырех костей неполной сохранности: двух *anterior ventro-lateralis* и двух *posterior ventro-lateralis*, между которыми находится ромбическое пространство для *posterior medio-ventrale*, заполненное породой. На костях заметны трещины, идущие в разном направлении. Кости сдвинуты. Правое и левое *anterior ventro-laterale* надвинуты на *posterior ventro-laterale*, а последние разошлись между собой и на медиальном крае правой кости видна длинная изогнутая шовная поверхность для левой кости.

Кости немного выпуклые, края полукруглые. Характер

налегания anterior ventro-laterale на posterior ventro-laterale напоминает *P. trautscholdi* и *P. livonicus* (W. Gross, 1938. S. 411, Fig. 2).

Интересен орнамент костей: по краям расположены крупные бугорки, более редко у медиального края и теснее у латерального. Иногда бугорки идут рядами вдоль краев костей; это хорошо заметно на правых anterior- и posterior ventro-lateralia. В центральных частях костей бугорки мелкие, тесно расположенные, иногда также вытягиваются рядами. Переход от крупных бугорков к мелким резкий.

Размеры: ширина левого posterior ventro-laterale одинаковая по всей длине, 185; длина обломка левого posterior ventro-laterale 150.

Возраст и местонахождение. Верхний девон, франкий ярус, доманиковые слои Южного Тимана, Реки: Вежа-Вож, Лыайоль, Седью, Чуть. Колл. В. Н. Вебера 1898 г. (обр. 60-1684, 65-1684); Б. Лихарева 1928 г. (обр. 1356-1, 1356-2) А. Ляшенко 1947 г. (обр. 274, 10-66).

Семейство Dinichthyidae Newberry, 1885

Д и а г н о з. Крупные рыбы до 6 м длиной. Бугорки на панцире мелкие или совершенно редуцированы. Medio-dorsale и плечевой панцирь укорочены, глубокая выемка отделяет последний от брюшного щита. Киль на medio-dorsale хорошо развит, килевой отросток наклонен, выдается позади заднего края кости, не несущего острия. Заднебоковые крылья крыши черепа очень вытянуты в стороны. Челюсти с режущими краями и клыкообразными выростами на переднем конце.

Семейство содержит морские формы, включает два рода: *Dinichthys*¹ и *Gorgonichthys*. Представители семейства *Dinichthyidae* известны из отложений верхнефранского подъяруса и фаменского яруса СССР (Главное и Центральное девонское поле, Тиман).

Род DINICHTHYS Newberry, 1873

Тип рода: *Dinichthys hertzeri* Newberry, 1873. Верхний девон, Огайо, США.

Д и а г н о з. Размер панциря до 2 м, общая длина туловища рыбы до 5—6 м. Бугорки, расположенные беспорядочно,

¹ Ж. П. Леман (Lehman, 1956) выделил из рода *Dinichthys* новый род *Dunklosteus*, но в данной работе все остатки динихтиид мы относим к роду *Dinichthys sensu lato*, так как по сохранности имеющихся остатков нельзя определить точнее, к какому из этих двух родов они относятся.

имеются у древних форм, у более поздних редуцируются. Cent-gale граничит с marginale. Спинной панцирь редуцирован, связь его с брюшным ослаблена, соединяется только посредством трехлучевого spinale. Заднебоковые углы puchale вытянуты в стороны, на внутренней стороне у заднего края (и параллельно ему) развито поперечное ребро. Medio-dorsale укорочено, килевой отросток хорошо развит, наклонен к горизонтальной поверхности и выдается позади заднего края кости, угол наклона боковых крыльев от 110 до 140° (соответственно этому форма тела животного уплощенная или более высокая). Спинная борозда на medio-dorsale и брюшная на anterior ventro-laterale отсутствуют. На anterior dorso-laterale проходит только боковая борозда. Suborbitale имеет «языкообразную» часть. Челюсти массивные, с режущими краями, с клыкообразными выростами на переднем конце.

Сравнение рода *Dinichthys* с родами *Plourdosteus* и *Coccosteus*. Хотя различия семейств *Coccosteidae* и *Dinichthyidae* выражены в приведенных диагнозах, полезно для практических целей дать более подробное сравнение рода *Dinichthys* с наиболее часто встречающимися в наших девонских отложениях родами *Coccosteus* и *Plourdosteus*.

Род *Dinichthys* встречается на территории СССР только в верхнем девоне (в верхах франского и в фаменском ярусе), в то время как род *Plourdosteus* характерен для франского яруса, а род *Coccosteus* ограничен в своем распространении средним девоном (живетский ярус).

Представители рода *Dinichthys* — наиболее крупные формы, длиной до 3—6 м, у представителей рода *Plourdosteus* общая длина достигала 1,2—1,4 м, у рода *Coccosteus* общая длина до 0,7 м. У *Dinichthys* и *Coccosteus*, в отличие от *Plourdosteus*, в крыше черепа marginale граничит с centrale.

Кости представителей рода *Dinichthys* покрыты в 2—3 раза более мелкими бугорками, чем кости представителей рода *Plourdosteus* и некоторых видов *Coccosteus*.

Отдельные кости головного и туловищного панцирей *Dinichthys* отличаются от костей *Plourdosteus* и *Coccosteus* размерами, формой, характером шовных поверхностей и количеством борозд органов боковой линии.

У *Dinichthys* centrale и parapuchale частично перекрывают puchale, у *Plourdosteus* и *Coccosteus* puchale перекрывает эти кости. Соответственно отличен и характер внутренней поверхности puchale: у *Dinichthys* отсутствуют карманообразные вырезки для parapuchale вдоль заднего края, имеющиеся у *Plourdosteus* и *Coccosteus*. Широкие шовные поверхности для

paranuchale идут от переднего до заднего края кости, через центр окостенения проходит поперечное ребро, отсутствующее у *Plourdosteus* и *Coccosteus*. Заднебоковые углы nuchale у *Dinichthys* сильнее оттянуты в стороны (что связано с более высокой формой тела), чем у *Plourdosteus* и *Coccosteus*. Парагнучале у *Dinichthys* наклонено к горизонтальной поверхности под большим углом, чем у *Plourdosteus* и *Coccosteus*.

Suborbitale у *Dinichthys* имеет «языкообразную» часть, в рельефе внутренней стороны которой резко выделяются три ребра, отсутствующие у *Plourdosteus* и *Coccosteus*. По anterior dorso-laterale проходит только одна боковая борозда, у *Plourdosteus* и *Coccosteus* кроме нее проходит еще борозда спинная. У *Dinichthys* medio-dorsale укорочено, килевой отросток наклонен и выдается позади его заднего края, у *Plourdosteus* и *Coccosteus* эта кость удлиненная, заканчивается острием, килевой отросток вертикален. У *Dinichthys* на anterior ventro-laterale отсутствует брюшная борозда, имеющаяся у *Plourdosteus* и *Coccosteus*. Челюсти *Dinichthys* относительно массивнее челюстей *Plourdosteus* и *Coccosteus* и на переднем конце несут клыкообразные выросты.

Видовой состав. К роду *Dinichthys* относится несколько видов: *D. egloni*, *D. machlaevi*, *D. tuberculatus*, *D. halmodeus*, *D. magnificus*, *D. intermedius* и др.

Распространение. Остатки рода *Dinichthys* известны из северо-западной части Русской платформы (шелонские слои франского яруса Ленинградской области, ионишские и жагарские слои фаменского яруса Литвы), из центральных областей платформы (свлановские, франского яруса, задонские и данково-лебединские слои фаменского яруса), из ухтинской свиты франского яруса Южного Тимана и из Кузбасса (?).

За пределами Союза *Dinichthys* широко распространен в верхах среднего и верхнем девоне США и Канады, найден в верхнем девоне Бельгии, Польши, Западной Африки (Сахара).

DINICHTHYS EGLONI O. Obrutcheva, 1956

Табл. III, фиг. 3; табл. XII, фиг. 2—3. Рис. 41

Dinichthys egloni: О. Обручева, 1956, стр. 333, рис. 1.

Голотип: Suborbitale (табл. XII, фиг. 2, рис. 41, а. Обр. 54-93). Ленинградская область, р. Сясь, с. Столбово. Шелонские слои франского яруса.

Диагноз. Вид средней величины, до 2—3 м длиной. Кости покрыты мелкими, плоскими, звездчатыми, тесно расположенными бугорками. *Paranuchale* наклонено под углом при-

мерно в 50° к горизонтальной плоскости. Заднебоковые углы nuchale сильно вытянуты в стороны. В рельефе внутренней стороны у середины переднего края выделяется продольное возвышение. Бока medio-dorsale наклонены друг к другу под углом в 140° , а задняя поверхность килевого отростка под углом в 110° к наружной стороне кости. Верхний край подглазничного отростка (suborbitale) без выступа, на внутренней стороне между ребром, образующим дно глазницы, и ребром, находящимся на языкообразной части, находится треугольная поверхность, узкая и глубокая у основания и расширяющаяся впереди; ребро языкообразной части не доходит до переднего края.

М а т е р и а л. Фрагменты nuchale, paranuchale, suborbitale и medio-dorsale.

Описание и сравнение. Nuchale (обр. 54-95) и paranuchale вместе с nuchale (обр. 54-96, 54-97, 54-98, 54-99, 1959/170). На нескольких образцах обломки nuchale легкооконтуриваемые с внутренней и наружной стороны, вклинены в paranuchale. Бугорки на костях мельче и теснее расположены, чем у *D. tuberculatus* (J. S. Newberry, 1889, pl. 32, fig. 3) и *D. sp.* из Аризоны (L. Hussakof, 1942, fig. 14), крупнее и теснее расположены, чем у *D. halmodeus* (J. Clarke, 1894, pl. 1, fig. 1, 2). На всех образцах, принадлежащих экземплярам разной величины, заднебоковые углы nuchale вытянуты в стороны, как у *D. magnificus* (L. Hussakof and W. Bryant, 1918, fig. 9). Образец 54-95, представляющий центральную часть nuchale с обломанными краями, у переднего края на наружной стороне несет кусочек шовной поверхности для centralia, которые его перекрывают (признак, характерный для *Dinichthys*). На внутренней стороне у переднего края находится симметричное продольное возвышение, которое не доходя до середины кости сглаживается. Боковые крылья кости наклонены друг к другу под углом 140° . Верхние поверхности paranuchale при горизонтальном положении сочленовной ямки наклонены к горизонтальной поверхности приблизительно под углом 50° , что говорит о высокой форме тела животного. На наружной стороне paranuchale (обр. 54-97) заметны расходящиеся над центром окостенения задняя ямочная линия, собственно боковая борозда.

Medio-dorsale (обр. 54-100). Задняя часть кости с обломанным килем и краями. Кость принадлежала небольшому экземпляру, который достигал половины величины *D. intermedius* (A. Heintz, 1932, fig. 45). Орнамент такой же, как на nuchale.

Боковые стороны кости наклонены друг к другу под углом 140° . По средней линии внутренней стороны кости проходит киль, к заднему краю повышающийся и утолщающийся, переходящий в килевой отросток. Задняя поверхность килевого

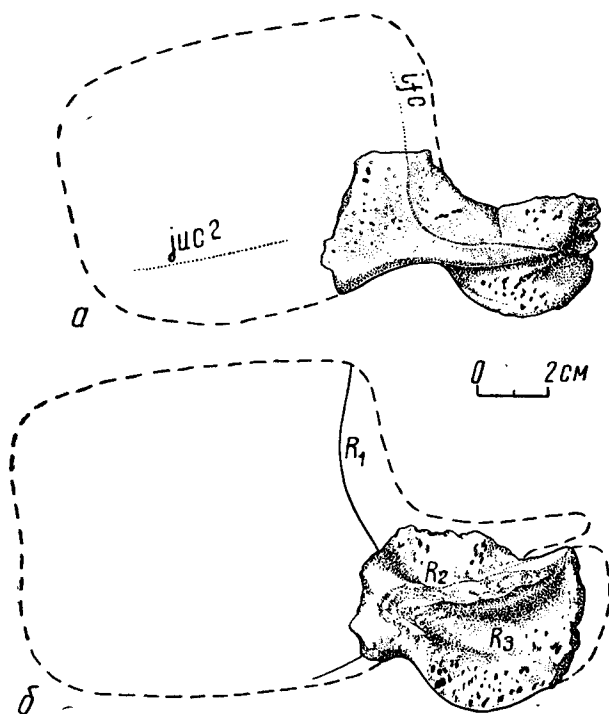


Рис. 41. *Dinichthys egloni* O. Obr.: а — suborbitale, вид снаружи, голотип. Обр. 54-93; б — suborbitale, вид изнутри. Обр. 54-94. Ленинградская обл., р. Сясь, с. Столбово; ifc — canalis infraorbitalis; juc — can. jugalis; R_1 , R_2 , R_3 — ребра внутренней стороны

отростка наклонена по отношению к верхней поверхности кости приблизительно под углом в 110° . Наклон килевого отростка связан с редукцией спинного панциря и укорочением medio-dorsale. Ширина килевого отростка (у основания около 2 см) книзу уменьшается.

Suborbitale (табл. XII, фиг. 2, 3, рис. 41, а, б). Два обломка передней части кости (обр. 54-93, 54-94). На образце

сохранились подглазничный отросток, язычок и неполностью лопасть.

Вдоль орбитального выреза проходит подглазничная борозда, в горизонтальной части и на изгибе она глубоко врезана в кость. На наружной стороне подглазничного отростка находится шовная поверхность для *postnasale*. Подглазничный отросток узкий (ширина 16 мм), довольно длинный, он является продолжением лопасти. Верхний край его вогнут, образуя нижний край орбиты. Выступ верхнего края подглазничного отростка, который имеется у *D. intermedius* (А. Heintz, 1932, fig. 21), здесь отсутствует.

Язычок гладкий, слегка выпуклый наружу, нижний край полукруглый, верхний край ограничивается подглазничным отростком, который ступенькой возвышается над язычком. Наибольшая длина последнего 40 мм, наибольшая ширина 20 мм. Впереди между подглазничным отростком и язычком имеется вырезка длиной около 10 мм. От лопасти сохранилась только передняя часть, переходящая в подглазничный отросток.

Кость (рис. 41, б, обр. 54-94) принадлежит экземпляру большого размера. Сохранились обломанная сверху передняя часть подглазничного отростка и язычок. Длина последнего больше 50 мм, ширина 27 мм.

На наружной стороне подглазничного отростка проходит подглазничная борозда. На внутренней стороне кости резко выделяются три ребра. Ребро R_1 , образующее дно глазницы, массивное, ширина его от 0,4 до 0,7 мм, высота над внутренней поверхностью кости больше 10 мм, оно доходит до переднего края кости. От основания этого ребра отходит другое ребро R_2 , идущее вверх вдоль переднего края лопасти, образуя заднюю стенку глазницы. На образце оно обломано, сохранился небольшой кусочек его нижней части. От центра око-стенения отходит еще одно ребро R_3 , которое проходит посредине язычка, расходясь с ребром R_1 , направляется вперед и вниз, постепенно уменьшаясь в высоте, и сливается с внутренней поверхностью кости.

Между ребрами R_2 и R_3 находится треугольная поверхность, более глубокая и узкая у основания и расширяющаяся вперед, где она широкая и неглубокая. Такие же три ребра имеются у *D. intermedius* (А. Heintz, 1932, p. 139, fig. 22), но ребро R_3 впереди не сливается с внутренней поверхностью кости, а доходит до ее переднего конца, и поверхность между ребрами R_1 и R_3 более узкая.

Возраст и местонахождение. Шелонские слои франского яруса, правый берег р. Сясь (Ленинградская об-

ласть), район д. Столбово. Сборы Д. В. Обручева, 1927, 1929, Я. М. Эглона, 1937, И. Бока. Номера образцов см. в тексте.

DINICHTHYS sp. 1

Материал. Окатанные обломки костей головного и туловищного панциря. Орнамент не сохранился.

Вытянутая форма заднебоковых частей *puchale*, массивный киль на *medio-dorsale*, который позади заднего края кости выдается килевым отростком, наклоненным к верхней поверхности кости, наличие одной борозды боковой линии на *anterior dorso-laterale* и форма основания сочленовного отростка свидетельствуют о принадлежности обломков к роду *Dinichthys*.

Описание. *Medio-dorsale* (обр. 1357/1-6). Образцы (5 обломков) представлены задней утолщенной частью кости, несущей каринальный отросток. Бугорки наружной стороны не сохранились (может быть, их не было). Посредине внутренней стороны на всех обломках проходит киль, постепенно переходящий в килевой отросток. Килевой отросток наклонен к верхней поверхности кости и выдается позади его заднего края. Измерения не могут быть сделаны.

Anterior dorso-laterale (обр. 1357/7-8). На двух образцах сохранилась утолщенная часть кости — передний край с сочленовным отростком. Кости слабо изогнуты. На наружной стороне прямой линией проходит борозда бокового чувствительного канала. На внутренней стороне основание сочленовного мыщелка (сам мыщелок не сохранился) имеет вид ребра, высокого спереди, которое назад постепенно снижается, расширяется и затем сливается с поверхностью кости.

Описание остальных обломков невозможно из-за плохой сохранности. Можно лишь отметить, что обломок бокового крыла *puchale* имеет удлиненную, вытянутую форму, характерную для *Dinichthys*.

Возраст и местонахождение. Евлановские слои франского яруса Центрального девонского поля, левый берег р. Сосны близ г. Колпны. Колл. Б. А. Яковлева, 1954, Моск. геол. упр. Номера образцов см. в тексте.

DINICHTHYS LICHAREVI O. Obrutcheva, 1956

Табл. III, фиг. 2; табл. XIII, фиг. 1; табл. XIV, фиг. 1—2;
рис. 10, ж

Dinichthys licharevi: О. Обручева, 1956, стр. 334, фиг. 2а.

Голотип. Nuchale (табл. XIV, фиг. 1, 2, рис. 10, ж, 42, а; обр. 1356-3). Южный Тиман, левый берег р. Ижмы. Ухтинские слои франского яруса.

Д и а г н о з. Вид средней величины (2—3 м длины). Бугорки маленькие, 0,3—0,4 мм в диаметре, звездчатые, беспорядочно расположенные. На nuchale резкий переход от передней части кости к расширенной задней, в рельефе наружной стороны резко выражена задняя срединная утолщенная часть, передняя граница туберкулированной поверхности имеет трехзубчатый контур. Наружная поверхность задней части infragnathale несет тонкую продольную штриховку.

М а т е р и а л. Nuchale и обломок infragnathale. Кости черного цвета, в изломе коричневатые.

О п и с а н и е и с р а в н е н и е. Infragnathale (табл. XIII, фиг. 1. Обр. 1356-4). Часть правой нижней челюсти. По форме и размерам похожа на infragnathale *D. intermedius* (A. Heintz, 1932, Taf. 7, Fig. 18—19). На наружной стороне передняя часть челюсти по полукруглой линии уступом возвышается над задней. Она утолщена (толщина у излома 16 мм), лишена штриховки. Задняя часть (длинной 120 мм, толщиной 12 мм) тонкая, несколько изогнутая, с тонкой продольной штриховкой, как у *D. curtus* (J. S. Newberry, 1889, pl. 53, fig. 1). С внутренней стороны обе части неразличимы.

Размеры: длина обломка 150; наибольшая ширина 60.

Nuchale (табл. XIV, фиг. 1, 2, рис. 42, а. Обр. 1356-3). Кость трапецеобразной формы, переход от передней части к расширенной задней напоминает *D. minor* (J. S. Newberry, 1889, pl. 8, fig. 3—4); он более резкий, чем у *D. intermedius* (A. Heintz, 1932, p. 135, fig. 16). Туберкулированная поверхность сохранилась местами. Бугорки маленькие, звездчатые (0,3—0,4 мм в диаметре), беспорядочно расположенные, похожие на бугорки *Dinichthys* sp. (Д. В. Обручев, 1940, стр. 891, фиг. 2) и *D. halmodeus* (J. Clarke, 1894, pl. 1), мельче и теснее расположенные, чем у *D. egloni*. Характер орнамента говорит о более поздней стадии эволюции, чем *D. egloni*. У более поздних видов рода *Dinichthys* (*D. terrelli*, *D. intermedius*, *D. curtus*) кости гладкие, без бугорков. Трехзубчатая передняя граница туберкулированной поверхности nuchale напоминает *D. magnificus* (L. Hussakof and W. Bryant, 1918, fig. 9) Боковые крылья сильно оттянуты в стороны и назад.

С наружной стороны кость частично перекрывала centra-lia по шовной поверхности у переднего края кости и para-nuchalia — по шовным поверхностям на латеральных краях

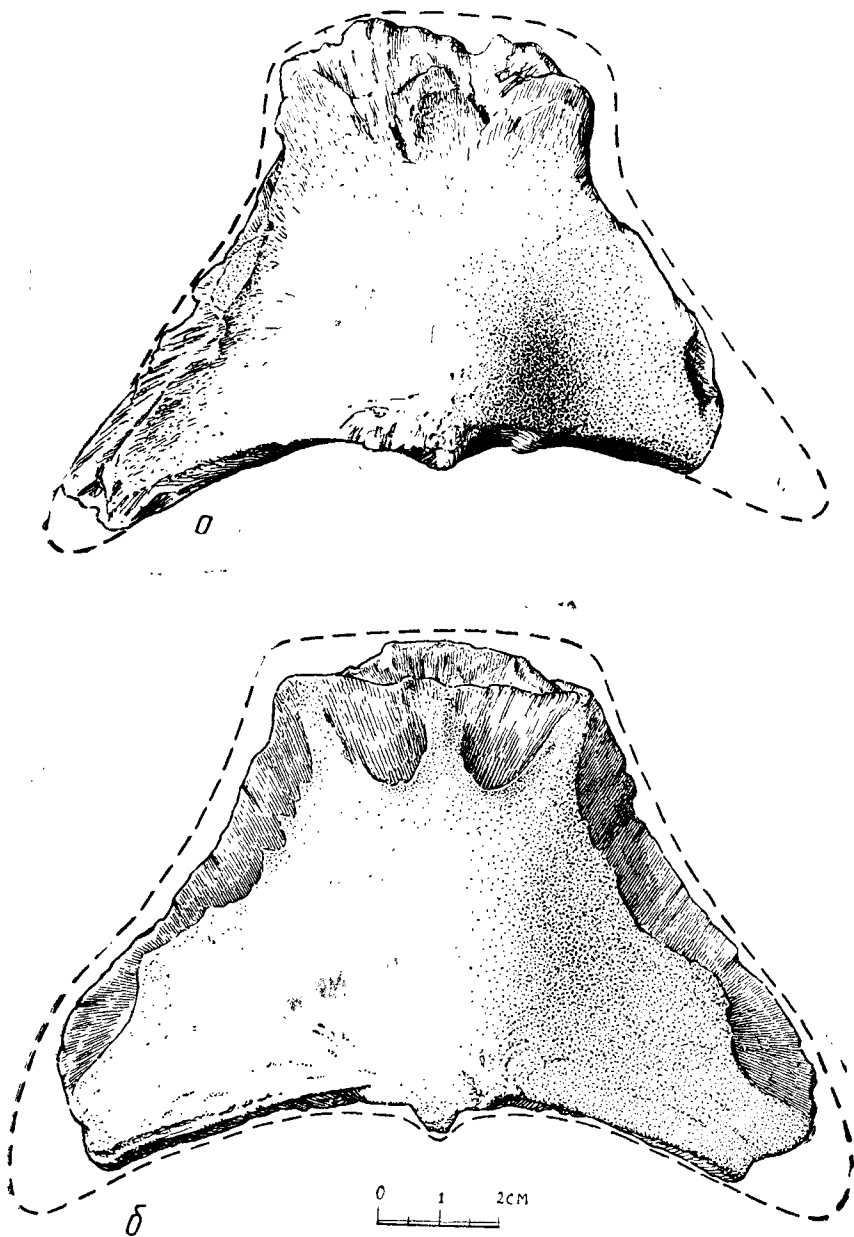


Рис. 42. *a* — *Dinichthys licharevi* О. Обр. Nuchale, вид снаружи. Голо-
тип. Обр. 1356-3. Ю. Тиман, р. Ижма; *б* — *Dinichthys* sp. 2 Nuchale, вид
снаружи. Обр. 1357-11. Орловская обл., р. Олым

боковых крыльев. В рельефе наружной стороны резко выражена задняя срединная утолщенная часть.

Строение внутренней поверхности сходно со строением ее у *D. intermedius* (A. Heintz, 1932, p. 133, fig. 16).

Размеры: длина 73; ширина переднего края 52; ширина заднего края 130; толщина в центре заднего края 29.

В о з р а с т и м е с т о н а х о ж д е н и е. Ухтинская свита франского яруса верхнего девона. Южный Тиман, левый берег р. Ижмы, выше устья Половинного йоля. Колл. Б. К. Лихарева, 1928. Обр. 1356/3-4.

DINICHTHYS sp. 2

Рис. 10з, 42,б

М а т е р и а л. Nuchale.

О п и с а н и е. Толстое, массивное, равномерно выпуклое трапециеобразной формы. Орнамент не сохранился. Кость перекрывается *centralia* по двум глубоко заходящим в туберкулированную поверхность шовным поверхностям. На латеральных крыльях расположены шовные поверхности для *ragapichalia*. На внутренней стороне у заднего края сильно развито поперечное ребро.

От *D. lichalevi* отличается большей массивностью, формой шовных поверхностей и строением внутренней стороны. От *D. intermedius* (A. Heintz, 1932, fig. 16) и *D. terrelli* (L. Husakof and W. Bryant, 1918, fig. 10) отличается размерами, контурами туберкулированной поверхности.

Размеры: длина 80; ширина 130; толщина (у середины заднего края) 35.

В о з р а с т и м е с т о н а х о ж д е н и е. Задонские слои фаменского яруса верхнего девона, бассейн р. Олым (левый приток р. Сосны). Колл. Б. А. Яковлева, 1954, Моск. геол. упр. Обр. 1357-11.

DINICHTHYS sp. 3

М а т е р и а л. Окатанный обломок передней части sub-orbitale.

О п и с а н и е. На наружной стороне suborbitale подглазничный отросток ступенькой возвышается над язычком. На внутренней стороне последнего выделяются два ребра, между которыми находится продольное углубление, расширяющееся вперед. Верхнее ребро образует дно глазницы. Образец напоминает *D. intermedius* (A. Heintz, 1932, fig. 23).

Размеры: длина 60, ширина 34.

Возраст и местонахождение. Фаменский ярус верхнего девона, ионишские слои Литвы (синхроничные с курсаской свитой Латвии и низами данково-лебедянских слоев Центрального девонского поля), р. Вязге (впадающая в р. Круоя), 3—4 км выше по течению от дер. Кяулишкяй. Колл. С. Жейба, Вильнюсский университет. Обр. 10-15.

DINICHTHYS sp. 4

Материал. Medio-dorsale, anterior medio-ventrale и отпечаток внутренней поверхности части крыши черепа.

Описание. Вид средней величины. Головной панцирь достигает 50—60 см. Боковые крылья medio-dorsale у основания килевого отростка наклонены друг к другу приблизительно под углом в 110° . Посредине внутренней стороны anterior medio-ventrale от центра окостенения назад проходит срединное возвышение.

Medio-dorsale (обр. 53-12) очень плохой сохранности, массивное, сильно выветрелое, с обломанными передним и боковым краями. Нижние слои кости серо-коричневого цвета, сохранившиеся в сером доломите, передают форму кости с массивным задним килем, наклоненным по отношению к верхней поверхности кости, что характерно для рода *Dinichthys*. Верхние слои кости сохранились в обломках. Боковые крылья у основания килевого отростка наклонены друг к другу приблизительно под углом 110° .

Кость более выпуклая, чем у *D. intermedius* (A. Heintz, 1932, fig. 45), и по величине приблизительно в два раза меньше. Размеры обломка: длина 220; ширина 210; длина кия 80.

Anterior medio-ventrale (обр. 54-7). Кость сохранилась только с внутренней стороны. Она шире, чем anterior medio-ventralia *D. intermedius* (A. Heintz, 1932, fig. 60) и *D. terrelli* (C. R. Eastman, 1897, pl. 2, fig. 5—6), и приблизительно в два раза меньше их.

Кость закругленнотреугольной формы, расширенная впереди. Угол между переднебоковыми краями 120 — 130° . Т-образное возвышение на внутренней стороне, хорошо выраженное у *D. intermedius* и *D. terrelli* (см. выше), здесь отсутствует. Имеется только продольное возвышение, идущее от центра окостенения (в 20 мм от переднего края) назад. Впереди от центра окостенения это возвышение сглаживается, а у переднего, несколько отогнутого вниз конца кости образуется небольшой прогиб. Краевые части уплощены.

Размер: длина 100; ширина 60.

Отпечаток (обр. 55-27) на сером доломите центральной части крыши черепа с внутренней стороны, с обломанными краями, принадлежит экземпляру, длина крыши черепа которого достигала приблизительно 50 см.

Рельеф отпечатка сложный. В середине расположена выпуклость, на которой лежали *centralia*. Впереди центральная часть понижается, окружая возвышение в 25 мм высоты для *pineale*. Эта пониженная часть соответствует местоположению *praeorbitale*. Центральная выпуклость постепенно переходит в боковые возвышения краев, соответствующих местоположению *postorbitale*.

Размеры отпечатка: длина 260; ширина 220.

Возраст и местонахождение. Жагарская под-
свита Литвы фаменского яруса (слои, синхроничные с данко-
во-лебедянскими слоями Центрального девонского поля).
Жагарский р-н, между с. Мажейкяй и г. Ионишкис. Колл.
С. Жейба, Вильнюсский университет. Обр. 53-12, 54-7, 55-7.

DINICHTHYS MACHLAEVI O. Obrutcheva, 1956

Dinichthys machlaevi: О. Обручева, 1956, стр. 336, рис. 3.

Голотип. Posterior supra-gnathale. (О. Обручева, 1956, рис. 3,б; обр. 53-83). Центральное девонское поле, р. Рыбница. Данково-лебедянские слои фаменского яруса.

Диагноз. Вид средней величины. «Клык» симфизной части infragnathale четырехгранный. Posterior supra-gnathale продолговатое, выпуклое снаружи, с верхним отростком, шире впереди, суживается назад, рельеф внутренней поверхности не резко выражен.

Материал. Фрагменты posterior supra-gnathale и infragnathale.

Описание. Infragnathale (О. Обручева, 1956, рис. 3,а; обр. 53—83). Сохранилась передняя часть нижнечелюстной кости — верхняя часть правого «клыка», который входил в выступы передней верхнечелюстной кости. Работающие грани (в количестве четырех) расходятся от вершины «клыка» и имеют вид длинных треугольников. При длине обломка 3,7 мм они кончаются на расстоянии 18 мм от вершины. В сторону симфиза обращена грань, которая протягивается вдоль всего обломка «клыка». С внутренней стороны «клык» гладкий, слегка вогнутый; край, противоположный симфизному, несколько сточен. Кость в два раза меньше ниж-

нечелюстной кости *D. intermedius* (A. Heintz, 1932, pl. 7, fig. 18—19).

Posterior supragathale (обр. 53-83). Продолговатая выпуклая снаружи кость, шире впереди, назад суживается. По форме похожа на posterior supragathale *D. intermedius* (A. Heintz, 1932, fig. 28) и *D. terrelli* (B. Dean, 1909, pl. 38-B), но относительно длиннее первой, и имеет менее резко выраженный рельеф внутренней поверхности, в отличие от posterior supragathale *Dinichthysi* sp. (L. Hussakof and W. Bryant, 1918, pl. 16, fig. 1, 1-a).

Наружная сторона кости по характеру поверхности делится на две части: верхнюю, шероховатую, над которой расположен верхний отросток, и нижнюю, гладкую и блестящую. Верхняя часть кости более изогнута, чем нижняя, она прилегала к suborbitale, касаясь его язычка. От нее ближе к переднему краю отходит отросток, который заходил за ребро R₁ suborbitale. У основания отросток утолщен.

Нижняя часть занимает всю остальную поверхность кости, ее ширина у переднего края 25, у заднего 18. Вдоль нижнего края часть гладкой поверхности выщерблена и ряд отдельных углублений образует две полосы, параллельные нижнему краю кости. Возможно, что вдоль заднего края кости были расположены зубы, как у *D. intermedius* (A. Heintz, 1932, p. 148, fig. 28) (на образце эта часть отломана).

С внутренней стороны кость вогнута. Вдоль нижнего края отделяется рабочая поверхность, которая касалась нижнечелюстной кости. Она исчерчена вертикальными параллельными штрихами и непропорционально мала по сравнению с остальной частью кости. Возможно, что кость сильно стерта и принадлежит старому экземпляру. Наибольшая высота рабочей поверхности 5 мм, к переднему и к заднему краям она уменьшается. Внутренняя сторона делится на две части пологим уступчиком, который идет вниз от переднего края верхнего отростка. Часть кости, расположенная впереди уступчика, несет следы нечетких диагональных штрихов. Этой частью кость соприкасалась с anterior supragathale. Остальная поверхность кости шероховата.

Размеры: длина 75; высота переднего края 30; высота заднего края 18; высота верхнего отростка 10; наибольшая толщина (у основания верхнего отростка) 8.

Возраст и местонахождение. Орловско-сабуровская толща данково-лебедянских слоев фаменского яруса Центрального девонского поля. Река Рыбница близ г. Орла, дер. Нижние Хутора. Колл. В. Г. Махлаева, 1951. Обр. 53-83.

DINICHTHYS (?) sp.

М а т е р и а л. Задняя часть крыши черепа, состоящая из nuchale с отломанными заднелатеральными углами и обломков прилегающих костей centrale и parapanuchale.

О п и с а н и е. Nuchale (обр. 10-73) плоское, немного сводчатое у заднего края, уплощается в переднем направлении, на наружной поверхности орнамент не сохранился. На внутренней поверхности кости овальное углубление глубокое и широкое, поперечное ребро резко выражено, как у *Dinichthys*. На centrale местами сохранился орнамент в виде очень мелких бугорков (диаметром до 0,3 мм), очень похожих на бугорки *Dinichthys* sp. (Д. В. Обручев, 1940, стр. 891, фиг. 2) из верхнего девона Кузнецкого бассейна. Голова достигала 40—50 см, а длина всей рыбы до 3 м.

Размеры: длина 160; наибольшая видимая ширина 145.

В о з р а с т и м е с т о н а х о ж д е н и е. Низы франского яруса верхнего девона Южного Тимана. Река Ухта. Колл. В. А. Гроссгейма. Обр. 10-73.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

Венюков П. Н. 1884. Отложения девонской системы Европейской России. Опыт их подразделения и параллелизации. СПб.

Марк Э. Ю. 1955. Псаммостенды (*Agnatha*) тартуского и гауйского горизонтов девона Эстонской ССР. Автореферат диссертации. АН ЭССР. Таллин.

Обручев Д. В. 1931. Значение ихтиофауны для стратиграфии северо-западного девона. «Изв. ГГРУ», т. 49, № 9.

Обручев Д. В. 1932. Список рыб из среднедевонских песчанников р. Славянки. «Изв. Всес. геол.-разв. объедин.», т. 1, вып. 8.

Обручев Д. В. 1933а. К стратиграфии среднего девона Ленинградской области. «Зап. Всерос. мин. о-ва», ч. 57, вып. 2.

Обручев Д. В. 1933б. Описание четырех новых видов рыб Ленинградского девона. «Мат-лы ЦНИГРИ», палеонтология и стратиграфия, сб. 1.

Обручев Д. В. 1940. Девонские рыбы Сибири и Средней Азии. ДАН СССР, т. XXVII, № 8.

Обручев Д. В. 1941. Материалы по девонским рыбам СССР. Тр. Палеонтол. ин-та, т. VIII, вып. 4.

Обручев Д. В. 1947. Хордовые. «Атлас руков. форм», т. III. Девонская система. Всес. геол. ин-т. Госгеолиздат.

Обручев Д. В. 1947. Остатки девонских рыб из Донецкого бассейна. Мат-лы позн. геол. СССР, изд. МОИП, вып. 9 (13).

Обручев Д. В. 1951. О границе между средним и верхним девоном в Главном поле. ДАН СССР, т. XXVIII, № 5.

Обручев Д. В. 1958. К биостратиграфии ихтиофаун нижнего и среднего палеозоя СССР. «Советская геология», сб. 11. Госгеолиздат.

Обручева О. П. 1954. Род *Plourdosteus* (Arthrodira) из верхнего девона СССР. ДАН СССР, т. XCVI, № 5.

Обручева О. П. 1954. Верхнедевонские коккостенды Главного девонского поля. Автореферат доклада. «Бюлл. МОИП», отд. геологии, т. XXIX, вып. 5.

Обручева О. П. 1955. Верхнедевонские рыбы Центрального Казахстана. «Советская геология», сб. 45. Госгеолтехиздат.

Обручева О. П. 1956. Остатки *Dinichthys* (Arthrodira) из верхнего девона СССР. ДАН СССР, т. 108, № 2.

Обручева О. П. 1959а. Два вида *Plourdosteus* (Arthrodira) из верхнедевонских отложений СССР. «Палеонтол. жури.», № 3.

Обручева О. П. 1959б. Стратиграфическое распространение коккостенд и динихтид в девоне СССР. «Изв. высших учебн. завед.», геология и разведка, № 8.

Петров Л. С. 1956. Девонские отложения северо-запада Русской платформы. Гостоптехиздат.

Решения Всесоюзного совещания по выработке общей унифицированной схемы стратиграфии девонских и додевонских отложений Русской платформы и западного склона Урала, состоявшегося во ВНИГРИ 26 февраля — 3 марта 1951 г.

Тихонович Н. Н. 1951. Девонские отложения Русской платформы и Приуралья. Гостоптехиздат.

Agassiz L. 1844. Monographie des poissons fossiles du vieux grès rouge ou système devonien (Old Red Sandstone) des Iles Britanniques et de Russie. Neuchatel.

Branson E. B. 1908. Notes on *Dinichthys terrelli* Nwb. with a restoration. Ohio Naturalist, 8.

Clarke J. 1894. New or Rare Species of Fossils from the Horizons of the Livonia Salt Shaft. 8-th Ann. rep. St. Geol. New York, 1893, vol. I.

Dean B. 1901. Palaeontological Notes. III, N. Y. Acad. of Sci. Mem., vol. 2.

Dean B. 1902. Studies on fossil fishes (Sharks, Chimaeroids and Arthrodires). Am. Mus. Nat. Hist., Mem. 9, pt. 5.

Eastman C. R. 1897. On the relations of certain plates in the Dinichthyids. Bull. Mus. Comp. Zool., vol. XXXI, No. 2.

Eastman C. R. 1898. Some new points in Dinichthyid osteology. Amer. Naturalist, 32.

Eastman C. R. 1908. Devonian fishes of Iowa. Ann. Rept. Iowa Geol. Surv. (for 1907).

Eichwald E. 1844. Die Fische des devonischen Systems in der Gegend von Pawlowsk. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 17.

Eichwald E. 1846. Nachtrag zu der Beschreibung der Fische des devonischen Systems aus der Gegend von Pawlowsk. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 19, pt. 2.

Eichwald E. 1860. Lethaea Rossica, ou Paleontologie de la Russie, vol. 1.

Grewingk C. 1861. Geologie von Liv- und Kurland mit Inbegriff einiger angrenzender Gebiete. Archiv f. d. Naturk. Liv-, Ehst- und Kurlands, Ser. 1, Bd. 2.

Gross W. 1930. Die Fische des mittleren Old Red Süd-Livlands. Geol. Paläont. Abh. N. F. 18. Jena.

Gross W. 1932. Die Arthrodira Wildungens. Geol. Paläont. Abh. N. F. 19. Jena.

Gross W. 1933. Die Fische des baltischen Devons. Paläontographica 79. Abt. A. Stuttgart.

Gross W. 1940. Acanthodier und Placodermen aus Heterostius — Schichten Estlands und Lettlands. Tartu.

Gross W. 1942. Die Fischfaunen des baltischen Devons und ihre biostratigraphische Bedeutung. Korrespondenzblatt des Naturforscher-Vereins zu Riga. 64.

Gross W. 1950. Die paläontologische und stratigraphische Bedeutung der Wirbeltierfaunen des Old Red und marinen altpaläozoischen Schichten. Abh. der Deutsch. Akad. der. Wiss. zu Berlin. Jahrg. 1949, Nr. 1.

Gürich G. 1891. Ueber Placodermen und andere devonische Fischreste im Breslauer Mineralogischen Museum. Ztschr. Deutsch. Geol. Ges., 43.

Heintz A. 1931. Untersuchungen über den Bau der Arthrodira. Acta Zoologica, Bd. 12. Oslo.

Heintz A. 1931. Revision of the structure of *Coccosteus decipiens* Ag. Norsk Geol. tidsskr. B. III.

Heintz A. 1931. A new reconstruction of *Dinichthys*. Amer. Mus. Novitates.

Heintz A. 1931. The Structure of *Dinichthys*. Bashford Dean Mem., vol. IV.

Heintz A. 1938. Notes on Arthrodira. Norsk Geol. tidsskr. 18. Oslo.

Hussakof L. 1905. Notes on the Devonian «Placoderm», *Dinichthys intermedius* Nwb. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 21.

Hussakof L. 1905. On the structure of the imperfectly known *Dinichthyids*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 21.

Hussakof L. 1942. Fishes from the Devonian of Arizona. Amer. Mus. Nat. Hist., 1186.

Hussakof L. a. Bryant W. 1918. Catalogue of fossil fishes in the Museum of the Buffalo Society of Nat. Sciences. Bull. Buff. Soc. Nat. Sci. 12.

Jaekel O. 1890. Über *Coccosteus megalopteryx* Trd, *Coccosteus obtusus* und *Chelyophorus verneuili* Ag. Neues Jahrb. 2.

Jaekel O. 1902. Ueber *Coccosteus* und die Beurtheilung der Placodermen. Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde. Berlin, No. 5.

Jaekel O. 1928. Untersuchungen über Fischfauna von Wildungen, Paläont. Z. 9.

Koenen A. 1895. Über einige Fischreste des norddeutschen und böhmischen Devons. Abh. Ges. Wiss. Göttingen, 40.

Kulczycki J. 1957. Upper Devonian fishes from the Holy Cross Mountains (Poland). Acta Palaeont. Pol. 2, No. 4. Warszawa.

Lehman J. P. 1951. Sur la presence d'Arthrodires Brachythoraci (*Dinichthyidae*) dans le Devonien superieur du Tafilalet (Maroc meridional). Compt. rend. Acad. Sci. 232.

Lehman J. P. 1956. Les Arthrodires du Devonien superieur du Tafilalet (Sud Marocain). Rabat. Service Geol. du Maroc. Notes et Memoires, No. 129.

Newberry J. S. 1889. The Paleozoic Fishes of North America. Monogr. U. S. Geol. Surv., vol. 16.

Obrutschew D. 1931. Über *Coccosteus trautscholdi* (Eastman). Trav. Mus. Geol. Acad. Sci URSS, t. VIII.

Obrutschew D. 1934. Über zwei *Coccosteus*-Funde in der Sovjet-Arktic und den Umfang der Gattung *Coccosteus*. Trans. of the Arctic Institut, 13.

Orvig T. 1951. Histologic Studies of Placoderms and fossil Elasmobranchs. Arkiv zool., Ser. 2, Bd. 2, No 2. Stockholm.

Orvig T. 1960. New Finds of Acanthodians, Arthrodires, Crossopterygians, Ganoids and Dipnoans in the Upper Middle Devonian Calcareous Flags of the Bergisch Gladbach — Paffrath Trough. Paläont. Zeitsch. Bd. 34. No 3/4. Stuttgart.

Pander C. H. 1846 in Keyserling A. Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in das Petschora-Land. St.-Petersburg.

Pander C. H. 1857. Über die Placodermen des devonischen Systems. St.-Petersburg.

Rohon J. V. 1889. Über fossile Fische vom oberer Jenissei. Mem. Acad. Sci. St.-Petersburg, (7), vol. 36, No. 13.

Rohon J. V. 1890. Ueber devonische Fische vom oberen Jenissei. Bull. Acad. Sci. St.-Petersburg (1).

Rohon J. V. 1900. Die devonischen Fische von Timan in Russland. Sitzber. böhm. Ges. Wiss., Jahrg. 1899.

Stensiö E. 1925. On the Head of Macropetalichthyids. Field Mus. Nat. Hist. Publ. Geol. Ser. 4, No. 4. Chicago.

Stensiö E. 1942. On the Snout of Arthrodires. Kgl. Svensk. Vet. Acad. Handl. (3), 20, No. 3.

Stensiö E. 1944. Contribution to the Knowledge of the Vertebrate Fauna of the Silurian and Devonian of Western Podolia. II. Notes on two Arthrodira from the Downtonian of Podolia. Arkiv för soologi, vol. 35A, No 9. Stockholm.

Stensiö E. 1945. On the Heads of certain Arthrodires. II. On the Cranium and Cervical Joint of the Dolichothoraci (Acanthaspida). Kgl. Svensk. Vetensk. Handl. (3), 22, No. 1.

Stensiö E. 1959. On the pectoral fin und shoulder girdle of the arthrodires. Kungl. Svenska vetenskapsakademiens handlingar. 4. ser., Bd. 8, Nr. 1.

Traquair R. H. 1889. *Homosteus* Asmuss compared with *Coccosteus* Agassiz. Geol. Mag (3), vol. 6.

Traquair R. H. 1890. On the structure of *Coccosteus decipiens* Agassiz. Ann. Mag. Nat. Hist. (ser. 6), 5.

Trautschold H. 1880. Über *Dendrodus* und *Coccosteus*. Verh. Russ. Min. Ges. (Ser. 2), 15.

Trautschold H. 1889. Über *Coccosteus megalopteryx* Trd., *Coccosteus obtusus* und *Cheliophorus verneuili* Ag. Ztschr. deutsch. Geol. Ges., 41.

Trautschold H. 1890. Über *Megalopteryx* und *Palecyphorus*. Ztschr. deutsch. Geol. Ges., 42.

Watson D. M. S. 1932. On three new Species of Fish from Old Red Sandstone of Orkney and Shetland. Summ. of Progress of the Geol. Surv. for 1931, part II.

Watson D. M. S. 1934. The interpretation of Arthrodires. Proc. Zool. Soc. London.

Woodward A. 1891. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum, vol. II.

ТАБЛИЦЫ I—XIV
И
ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

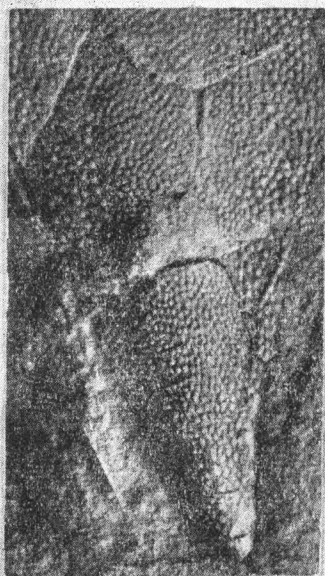
Таблица I

Фиг. 1. Орнамент medio-dorsale *Coccosteus orvikui* G r o s s. Обр. 1636 135 (×6). Ленинградская обл., р. Славянка, дер. Марьино. Наровские слои. Колл. А. Ф. Фольборта. Стр. 72

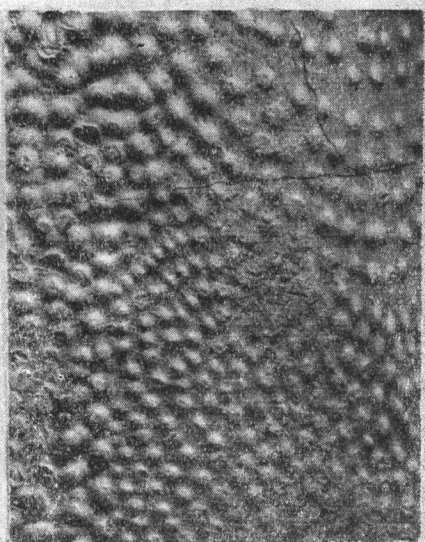
Фиг. 2. Орнамент posterior ventro-laterale *Coccosteus grossi* s p. п. Обр. Pi 0066 (×6). Эстония, г. Тарту. Нижнетартуские слои. Колл. Э. Ю. Марк. Стр. 75

Фиг. 3. Орнамент puchale *Coccosteus markae* s p. п. Обр. Pi 0207 (×6). Эстония, г. Каркси. Верхнетартуские слои. Колл. Э. Ю. Марк. Стр. 81

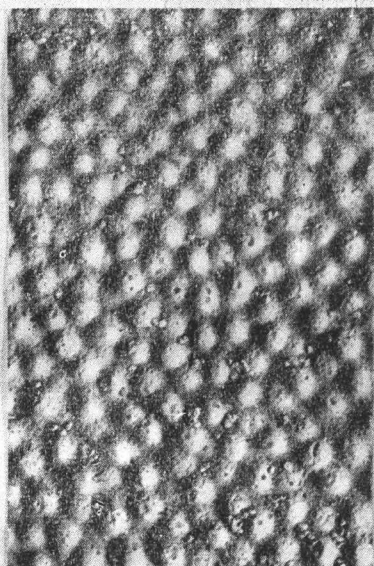
Фиг. 4. Орнамент medio-dorsale *Coccosteus* sp. 1. Обр. 1355-I (×6). Западный склон Среднего Урала, р. Усьва. Живетский ярус. Колл. Н. В. Дорофеева. Стр. 91



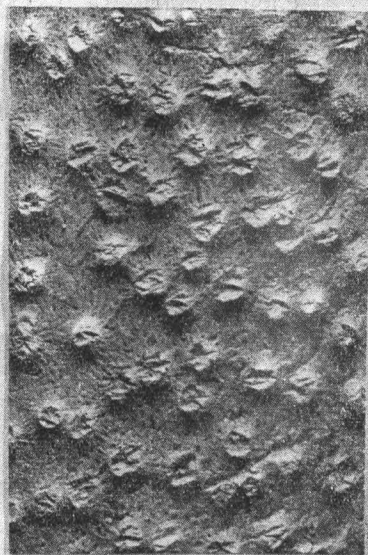
1



2



3



4

Таблица II

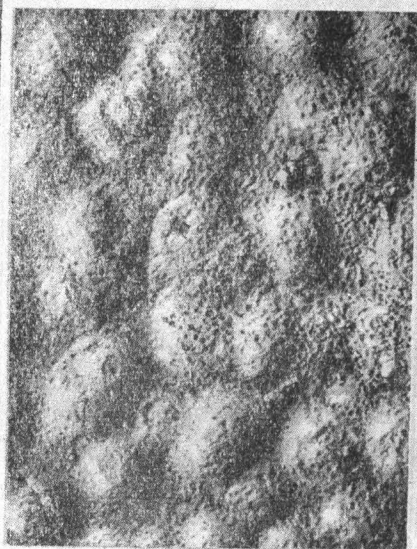
Фиг. 1. Орнамент anterior ventro-laterale *Livosteus grandis* (G r o s s). Обр. Pi 0094 (×6). Латвия, р. Абава, хут. Леей. Нижнегауйские слои. Колл. Э. Ю. Марк. Стр. 94

Фиг. 2. Орнамент крыши черепа *Plourdosteus timanicus* s p. п. Обр. 1352-1 (×6). Южный Тиман, р. Пижма. Верхний девон. Колл. Ф. Н. Чернышева. Стр. 133

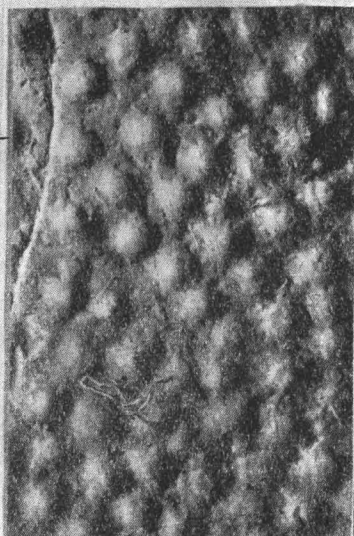
Фиг. 3. Орнамент interlaterale *Plourdosteus mironovi* (O b r.). Обр. 54-11 (×6). Ленинградская обл., р. Оредеж, дер. Горынь. Псковские слои. Колл. Д. В. Обручева. Стр. 111

Фиг. 4. Орнамент anterior dorso-laterale *Plourdosteus livonicus* (E a s t m.). Обр. Pi 0204 (×6). Латвия, р Гауя, хут. Иыкси. Гауйские слои. Колл. Э. Ю. Марк. Стр. 104

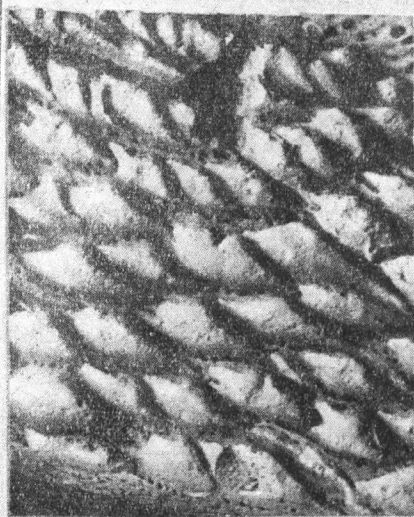
ТАБЛИЦА I



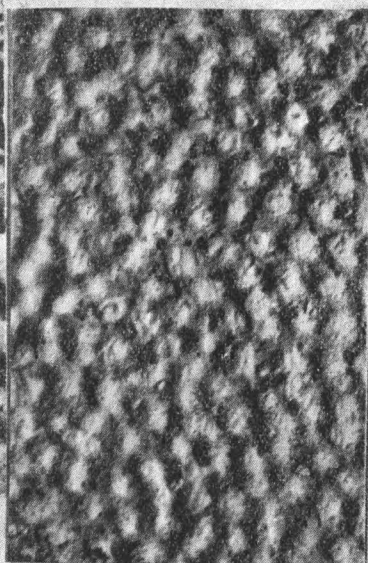
1



2



3



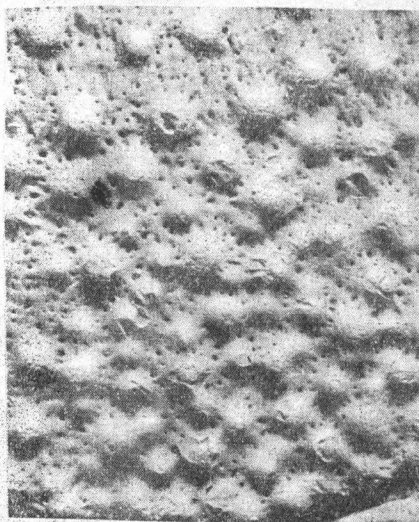
4

Таблица III

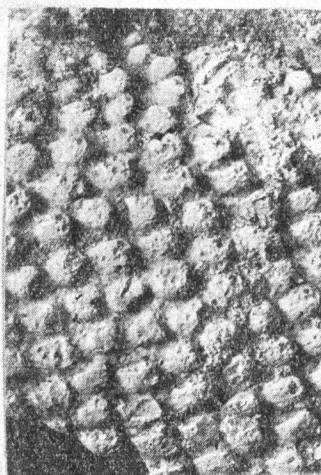
Фиг. 1а, 1 б. *Plourdosteus trautscholdi* E a s t.
а — Орнамент nuchale. Обр. 330-10 ($\times 6$); б —
орнамент interlaterale, обр. 330-29. Ленинград-
ская обл., дер. Столбово. Шелонские слои.
Колл. Д. В. Обручева. Стр. 118

Фиг. 2. Орнамент nuchale *Dinichthys licha-
revi* O. O b r. Голотип. Обр. 1356-3 ($\times 6$). Южный
Тиман, р. Ижма. Ухтинские слои. Колл.
Б. К. Лихарева. Стр. 148

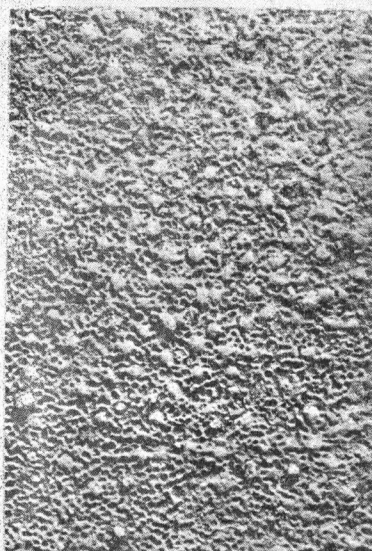
Фиг. 3. Орнамент suborbitale *Dinichthys eglo-
ni* O. O b r. Голотип. Обр. 54-93 ($\times 6$). Ленинград-
ская обл., р. Сясь, дер. Столбово. Шелонские
слои. Колл. Д. В. Обручева. Стр. 144



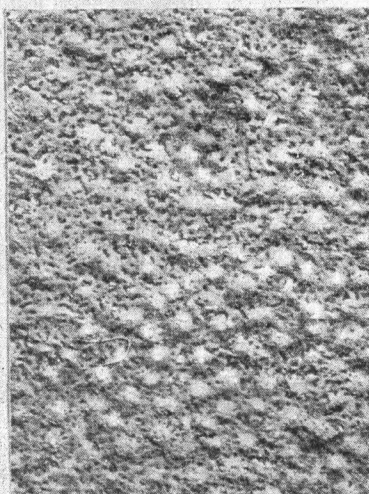
1a



1b



2



3

Таблица IV

Фиг. 1. *Plourdosteus trautscholdi* Eastm. Parapuchale (stc — надвисочная борозда). Обр. 54-38 ($\times 3$). Ленинградская обл., р. Сясь, дер. Прокшенцы. Шелонские слои. Колл. Д. В. Обручева. Стр. 118

Фиг. 2—7. *Coccosteus grossi* s p. n.: 2a — пучале с внутренней стороны; 2б — то же с наружной стороны. Обр. Pi 0070 (нат. вел.); 3 — posterior medio-ventrale. Обр. Pi 0064 (нат. вел.). Обр. 2a, 2б, 3 Эстония, г. Тарту. Нижнетартуские слои. Колл. Э. Ю. Марк; 4 — rostrale. Обр. 54-39 ($\times 2$). Ленинградская обл., р. Плюсса, пр. Вруда. Нижнетартуские слои. Колл. Д. В. Обручева; 5 — anterior dorso-laterale. Обр. Pi 0063 (нат. вел.); 6 — posterior ventro-laterale (правое). Обр. Pi 0067 (нат. вел.); 7 — posterior ventro-laterale (левое). Обр. Pi 0066 (нат. вел.). Обр. 5, 6, 7 Эстония, г. Тарту. Нижнетартуские слои. Колл. Э. Ю. Марк. Стр. 75

Фиг. 8—10. *Coccosteus markae* s p. n. (нат. вел.): 8 — infragnathale. Обр. 802-2. Псковская обл., руч. Еглинка, с. Безьва. Верхнетартуские слои. Колл. Д. В. Обручева. 9 — centrale. Обр. Pi 0079; 10a — пучале (с наружной стороны); 10б — то же (с внутренней стороны). Обр. Pi 0082. Голотип. Обр. 9, 10 известны из Эстонии, г. Каркси. Верхнетартуские слои. Стр. 81

ТАБЛИЦА IV

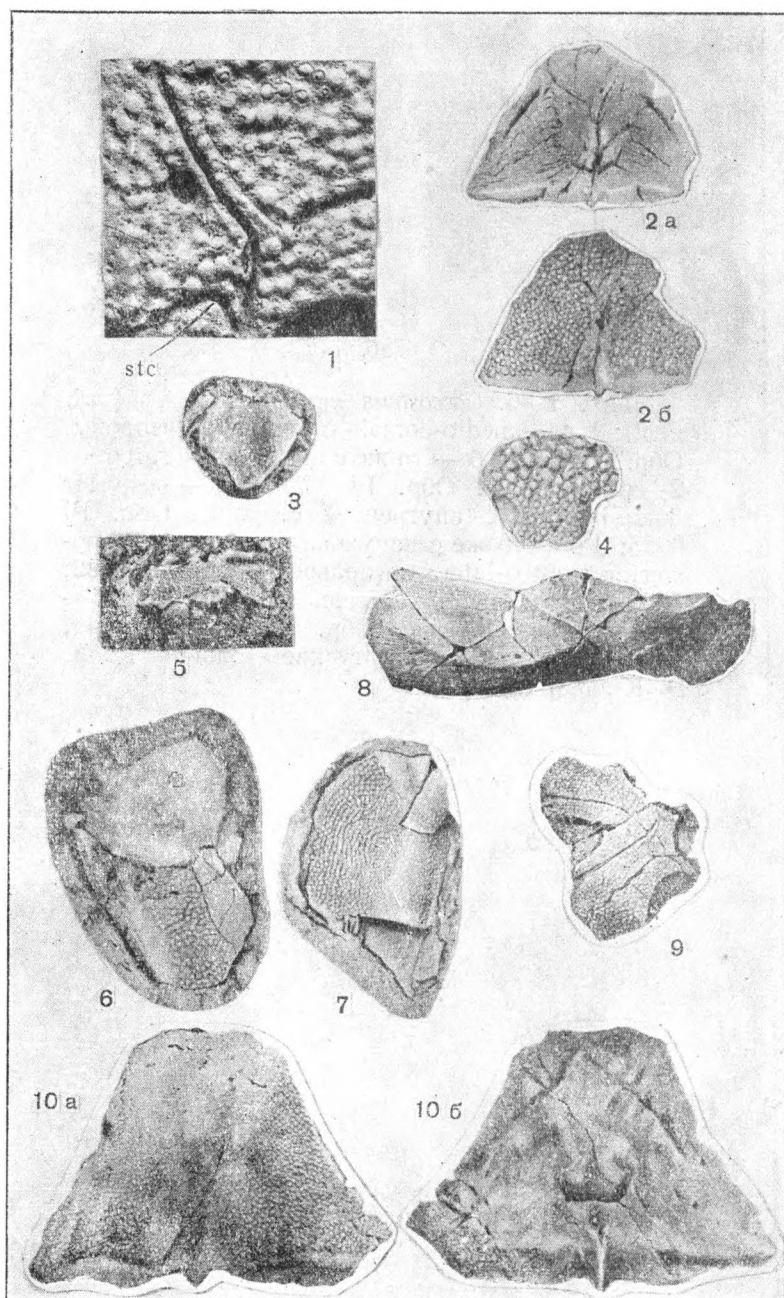


Таблица V

Фиг. 1—6. *Coccosteus markae* sp. n. (нат. вел.): 1 а — medio-dorsale с наружной стороны. Обр. Pi 0071; 1 б — то же с внутренней стороны; 2 — paranuchale. Обр. Pi 0220; 3 а — posterior dorso-laterale с внутренней стороны. Обр. Pi 0085; 3 б — то же с наружной стороны; 4 — posterior ventro-laterale (правое). Обр. Pi 0092; 5 — posterior medio-ventrale. Обр. Pi 0209; 6 — anterior dorso-laterale. Обр. Pi 0215. Эстония, г. Каркси. Верхнетартуские слои. Колл. Э. Ю. Марк. Стр. 81

ТАБЛИЦА V

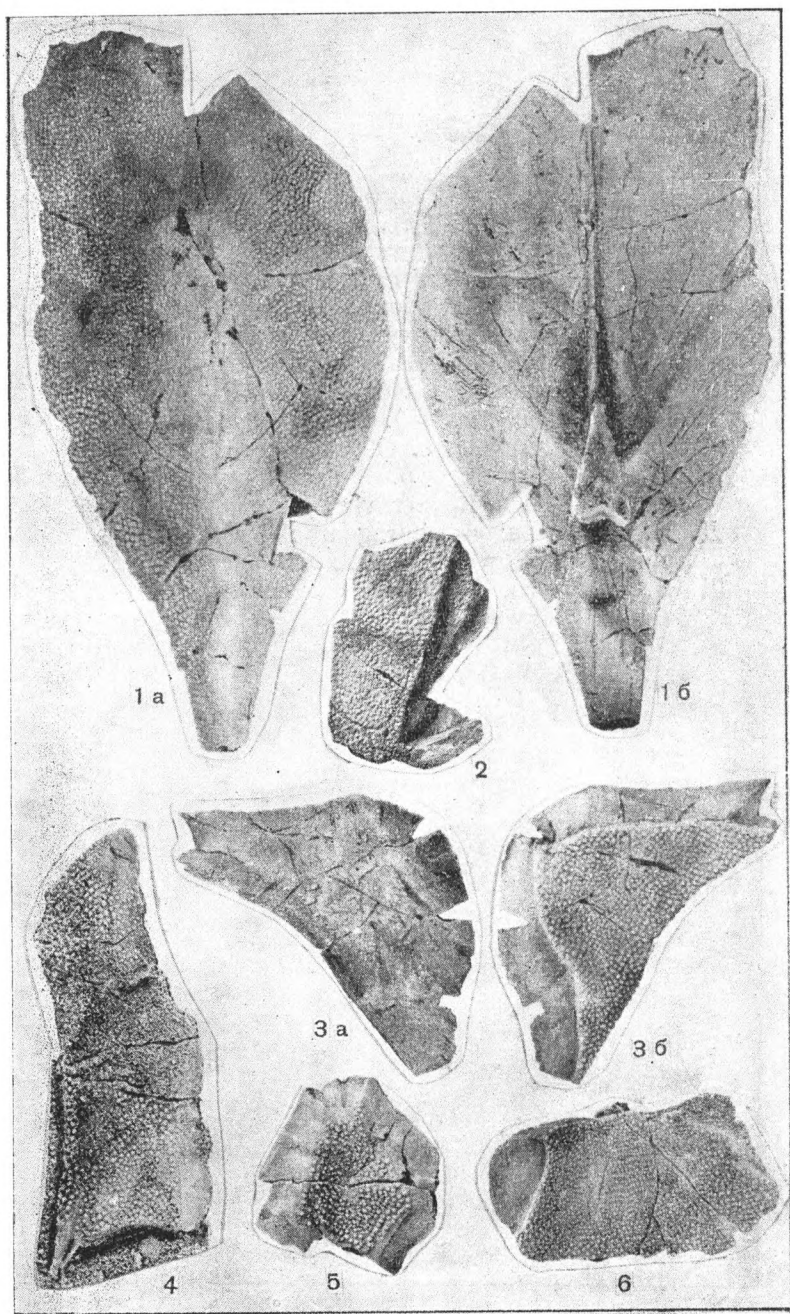


Таблица VI

Фиг. 1—5. *Livosteus grandis* (G r o s s) (нат. вел.): 1—spinale, вид сбоку. Обр. 802-1. Латвия к ю. з. от г. Цесиса, хут. Вайве. Нижнегауйские слои. Колл. Д. В. Обручева; 2—puchale (N) и parapuchale (PN). Обр. Pi 0100; 3—interlaterale (с нижней стороны). Обр. Pi 0098; 4—interlaterale, вид спереди. Обр. Pi 0223. Обр. 2, 3, 4 из Латвии, р. Абава, хут. Леей (Цесиский р-н). Нижнегауйские слои. Колл. Д. В. Обручева; 5—infragnathale. Обр. 802-4 Латвия, к ю. з. от г. Цесиса, хут. Раксти. Колл. Д. В. Обручева. Стр. 94

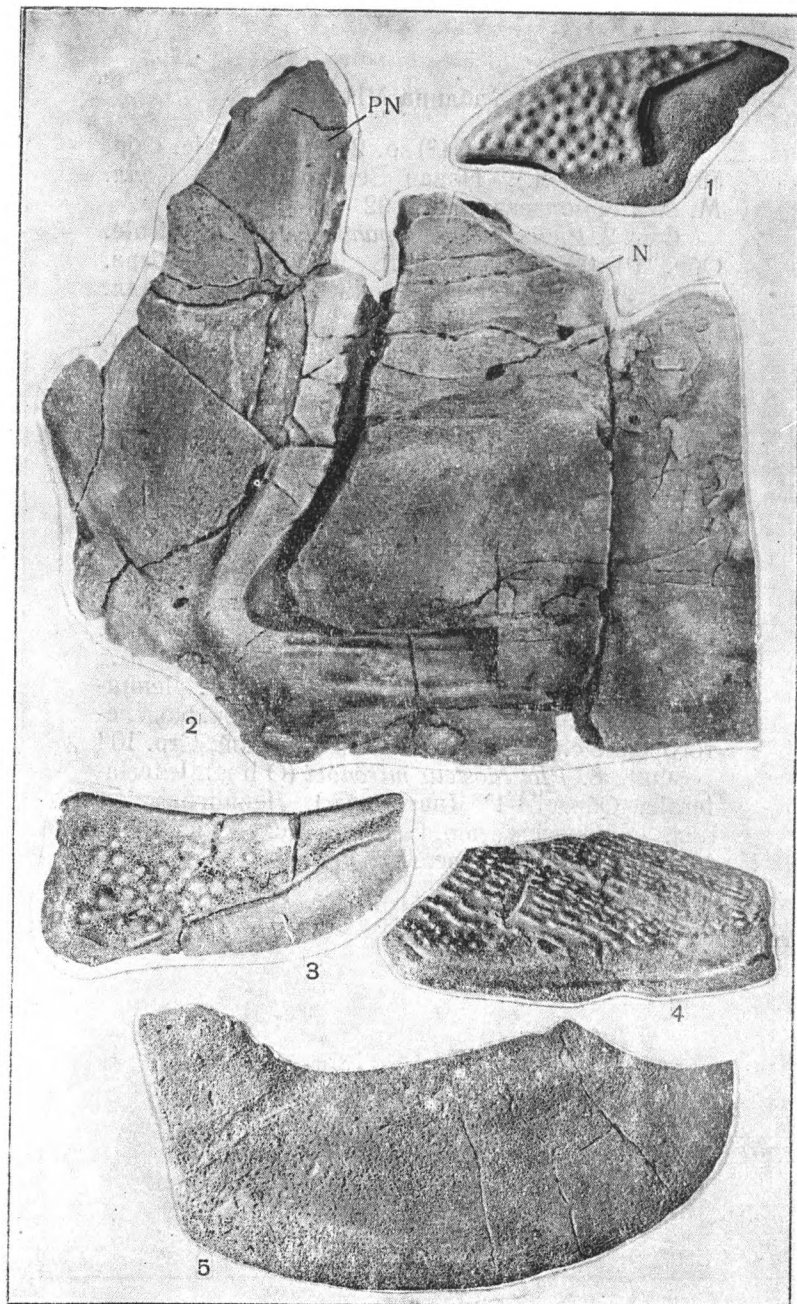


Таблица VII

Фиг. 1. *Coccosteus* (?) sp. 2. Praeorbitale. Обр. 56-3 (нат. вел.). Новая Земля. Девон. Колл. М. М. Ермолаева. Стр. 92

Фиг. 2. *Plourdosteus* (?) *panderi* s p. n. Centrale. Обр. Pi 0219 (нат. вел.). Латвия, р. Абава, хут. Леей. Нижнегауйские слои. Колл. Э. Ю. Марк. Стр. 101

Фиг. 3—7. *Plourdosteus livonicus* (E a s t m.). (Нат. вел.): 3—nuchale. Обр. Pi 0205. Латвия, р. Гауя, хут. Иькси. Гауйские слои. Колл. Э. Ю. Марк. Стр. 104; 4—anterior medio-ventrale. Обр. 328-2. Ленинградская обл., р. Оредеж, дер. Ям-Тесово. Подснетогорские слои. Колл. Д. В. Обручева. Стр. 109; 5—medio-dorsale. Обр. 328-3. Ленинградская обл., р. Оредеж, дер. Ям-Тесово. Подснетогорские слои. Колл. Б. Б. Асаткина. Стр. 107; 6—anterior dorso-laterale. Обр. Pi 204. Латвия, р. Гауя, хут. Иькси. Гауйские слои. Колл. Э. Ю. Марк. Стр. 107; 7—posterior medio-ventrale. Обр. 328-1. Ленинградская обл., р. Оредеж, дер. Милодеж. Подснетогорские слои. Колл. А. А. Успенской. Стр. 104

Фиг. 8. *Plourdosteus mironovi* (O b r.). Interlaterale. Обр. 54-11 (нат. вел.). Ленинградская обл., р. Оредеж, дер. Горынь. Псковские слои. Колл. Д. В. Обручева¹. Стр. 111

¹ Образцы с номерами «54» и «330» взяты из коллекции Д. В. Обручева (ПИН АН СССР).

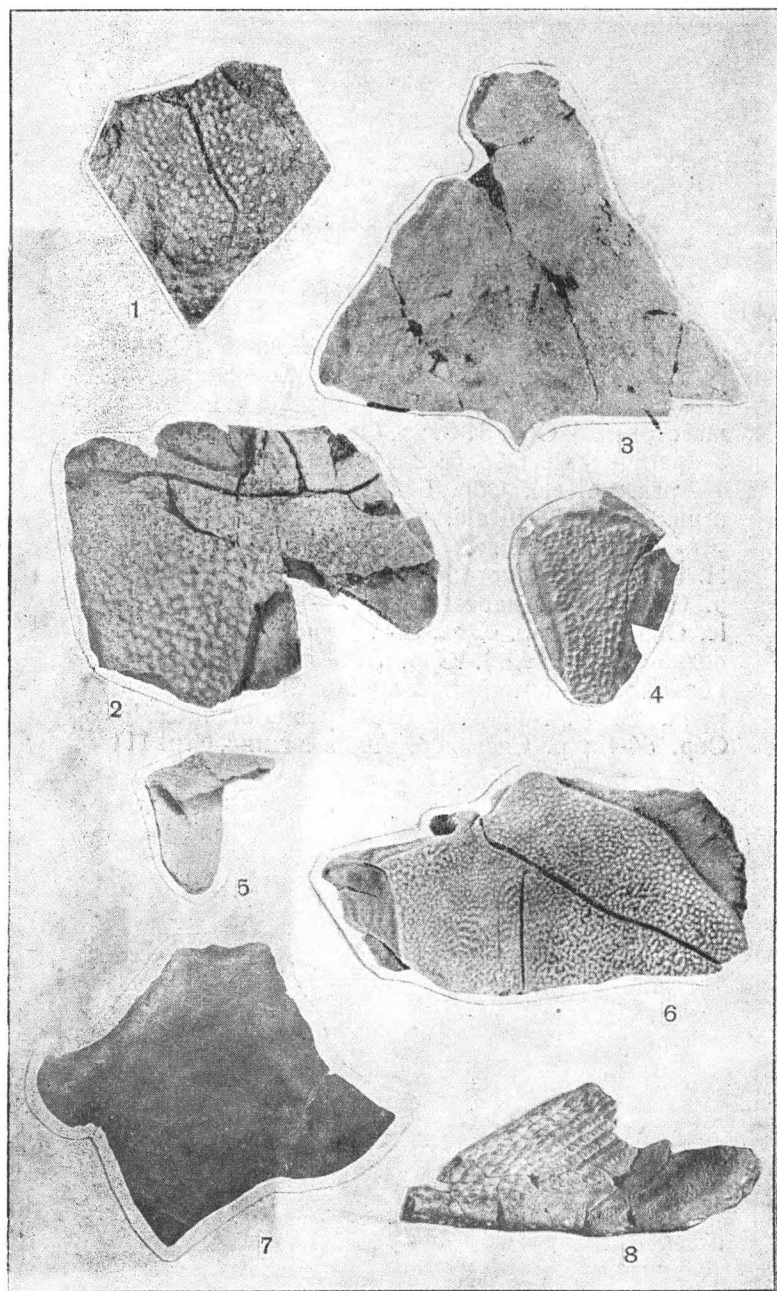


Таблица VIII

Фиг. 1—10. *Plourdosteus mironovi* (Обр.)
(нат. вел.). Ленинградская обл. Псковские слои:
1—пучале. Обр. 54-24; 2—пучале (с внутренней стороны). Обр. 54-31; р. Оредеж, д. Милодеж;
3—paranuchale. Обр. 54-25; р. Оредеж, д. Горынь;
4—praeorbitale. Обр. 54-21. р. Оредеж, д. Горынь;
5—suborbitale. Обр. 1353-1. ю. в. берег о. Онежского, Андомская гора. Колл. И. И. Дикаревского; 6—centrale. Обр. 54-22; р. Сясь, дер. Андреевщина; 7—anterior laterale. Обр. 54-32; р. Сясь, дер. Яхново; 8—medio-dorsale (вид сзади). Обр. 54-33; р. Оредеж, д. Горынь; 9—anterior dorso-laterale. Обр. 790-2; колл. В. А. Миронова; 10—posterior laterale. Обр. 54-12; р. Сясь, дер. Андреевщина. Стр. 111

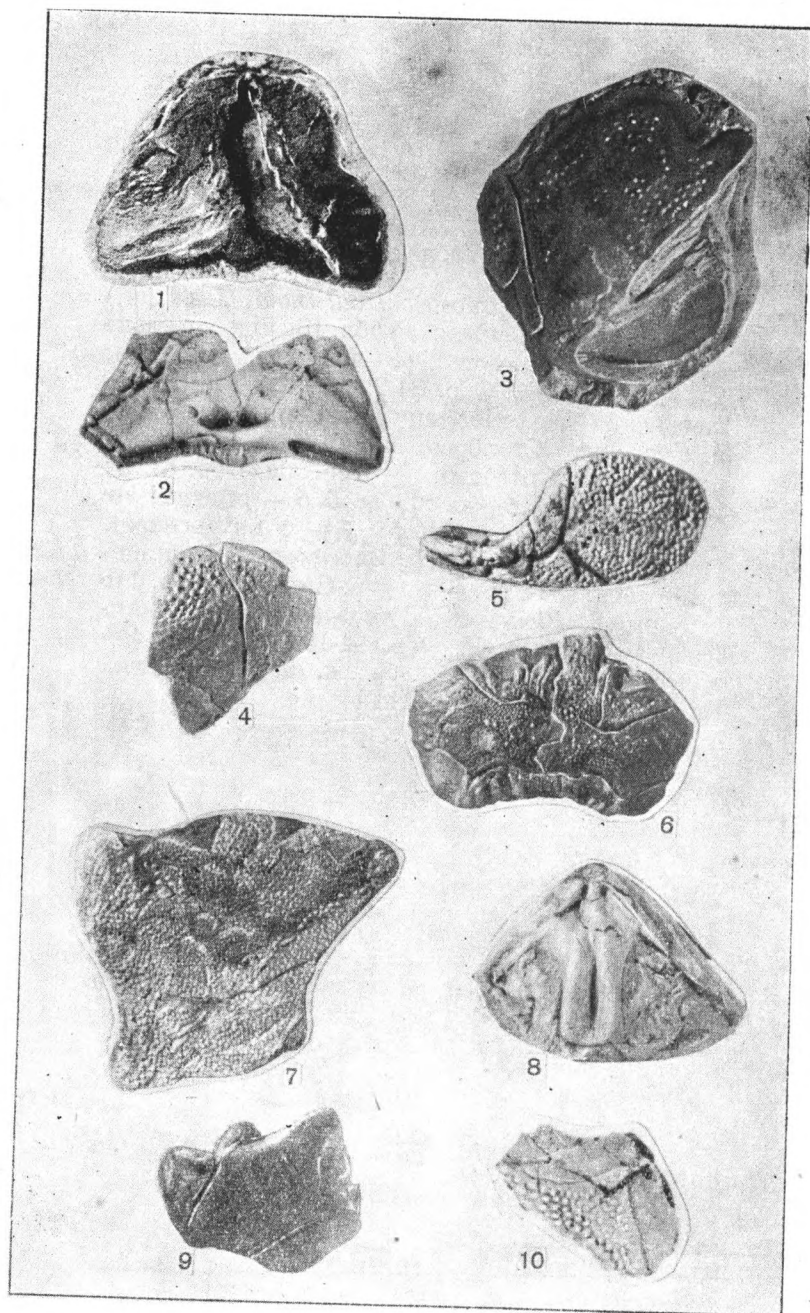


Таблица IX

Фиг. 1—7. *Plourdosteus trautscholdi* (E a s t m.) (нат. вел.). Ленинградская обл. Шелонские слои: 1—rostrale. Обр. 330-8; р. Сясь, дер. Столбово; 2— infragnathale. Обр. 54-2; р. Сясь, дер. Прокшенцы; 3— posterior supra-gnathale. Обр. 54-36; р. Сясь, дер. Столбово; 4— puchale. Обр. 54-1; р. Сясь, дер. Столбово; 5— centrale. Обр. 54-37; р. Сясь, дер. Столбово; 6 а, 6 б — praeorbitale (а — с наружной стороны, б — с внутренней). Обр. 54-27; р. Сясь, дер. Барыгово; 7— rapapuchale. Обр. 330-9; р. Сясь, дер. Столбово. Стр. 118

Фиг. 8. *Plourdosteus mironovi* (O b r.). Anterior ventro-laterale. Обр. 54-18 (нат. вел.) Ленинградская обл., р. Оредеж, дер. Милодеж. Псковские слои. Стр. 111

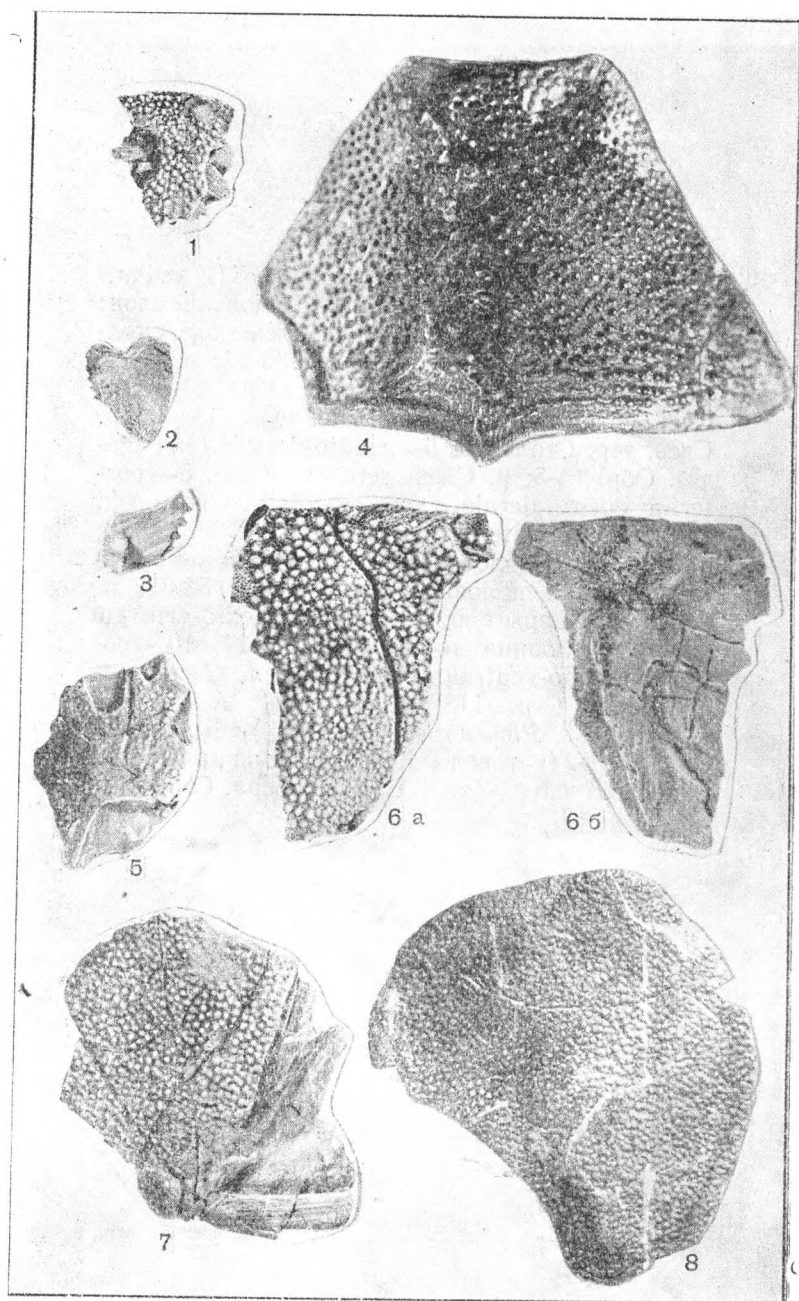


Таблица X

Фиг. 1—10. *Plourdosteus trautscholdi* (E a s t m.) (нат. вел.). Ленинградская обл. Шелонские слои: 1— suborbitale. Обр. 330-30; р. Сясь, дер. Столбово; 2— тазовый пояс. Обр. 330-24; р. Сясь, дер. Столбово; 3— interlaterale. Обр. 54-14; р. Сясь, д. Столбово; 4— spinale. Обр. 330-21; р. Сясь, дер. Столбово; 5— medio-dorsale (вид сзади). Обр. 54-3; р. Сясь, дер. Столбово; 6— posterior dorso-laterale. Обр. 330-16; р. Сясь, дер. Столбово; 7— anterior dorso-laterale. Обр. 330-18; р. Сясь, дер. Столбово; 8— anterior medio-ventrale (передняя половина кости). Обр. 54-35; р. Сясь, дер. Барыгово; 9— anterior medio-ventrale (задняя половина кости). Обр. 54-34; 10— posterior medio-ventrale. Обр. 330-28; р. Сясь, дер. Столбово. Стр. 118

Фиг. 11. *Plourdosteus* (?) sp. Medio-dorsale Обр. 1351-2 (нат. вел.). Южный Тиман, р. Ярега. Франский ярус. Колл. В. Н. Вебера. Стр. 132

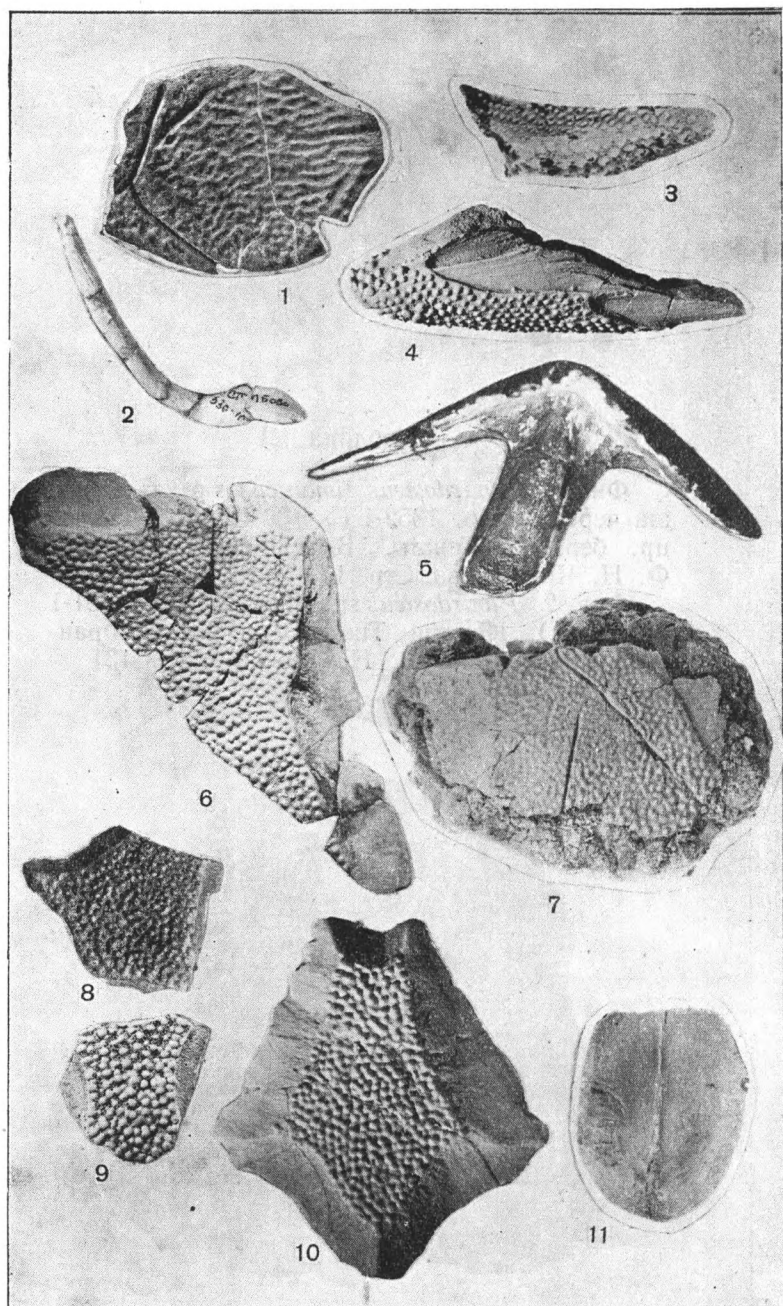


Таблица XI

Фиг. 1. *Plourdosteus timanicus* s p. п. Крыша черепа. Обр. 1352-1 ($\times^{2/3}$). Южный Тиман, пр. бер. р. Пижмы. Верхний девон. Колл. Ф. Н. Чернышева. Стр. 133

Фиг. 2. *Plourdosteus* sp. Nuchale. Обр. 1351-1 (нат. вел.). Южный Тиман, р. Ярега. Франский ярус. Колл. В. Н. Вебера. Стр. 131

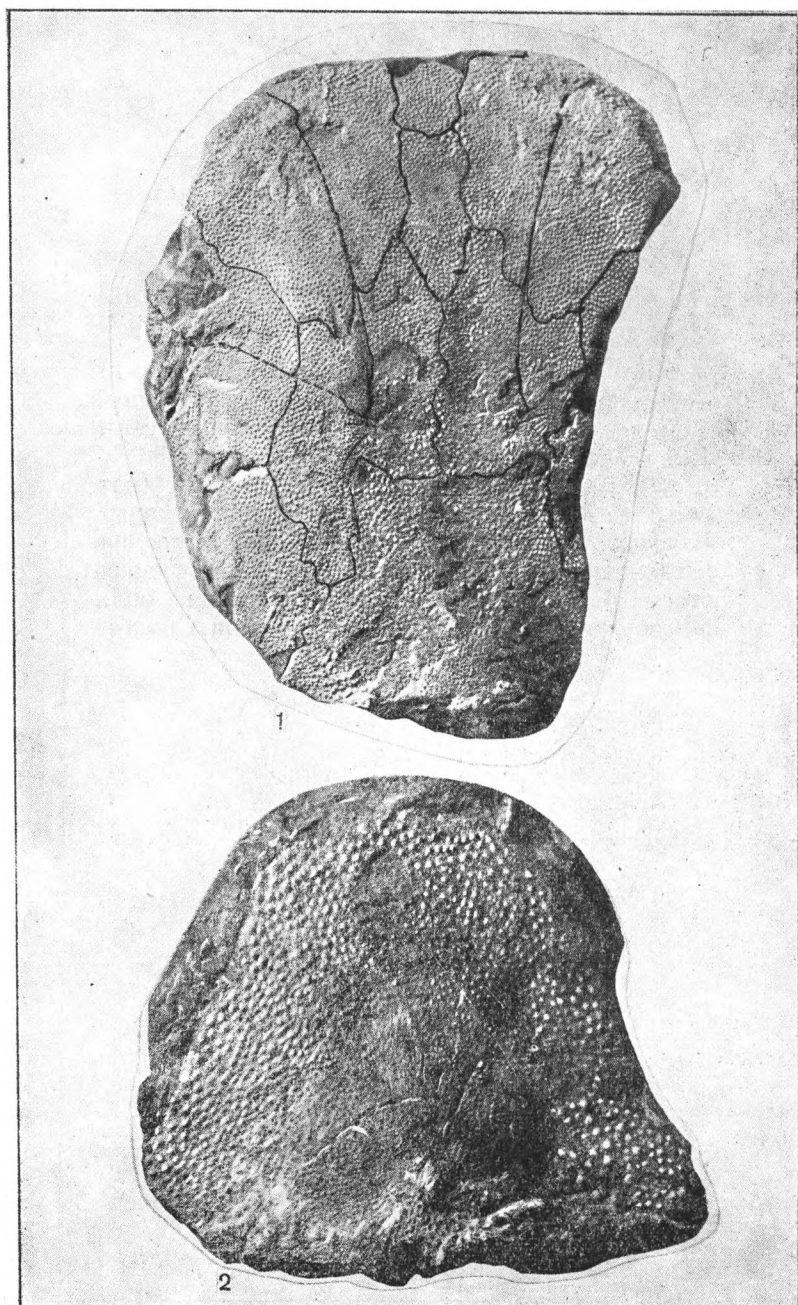


Таблица XII

Фиг. 1. *Timanosteus tchernychevi* (R o h o n).
Medio-dorsale. Обр. 10-66 (нат. вел.). Южный
Тиман, р. Лыайоль (?). Доманиковые слои.
Колл. каф. палеонтологии МГУ. Стр. 138

Фиг. 2—3. *Dinichthys egloni* O. O b r. (нат.
вел.): 2—suborbitale (с наружной стороны).
Голотип. Обр. 54-93; р. Сясь, дер. Стрельна.
Шелонские слои; 3—suborbitale (с внутренней
стороны). Обр. 54-94. Ленинградская обл.,
р. Сясь, дер. Столбово. Шелонские слои. Стр. 144

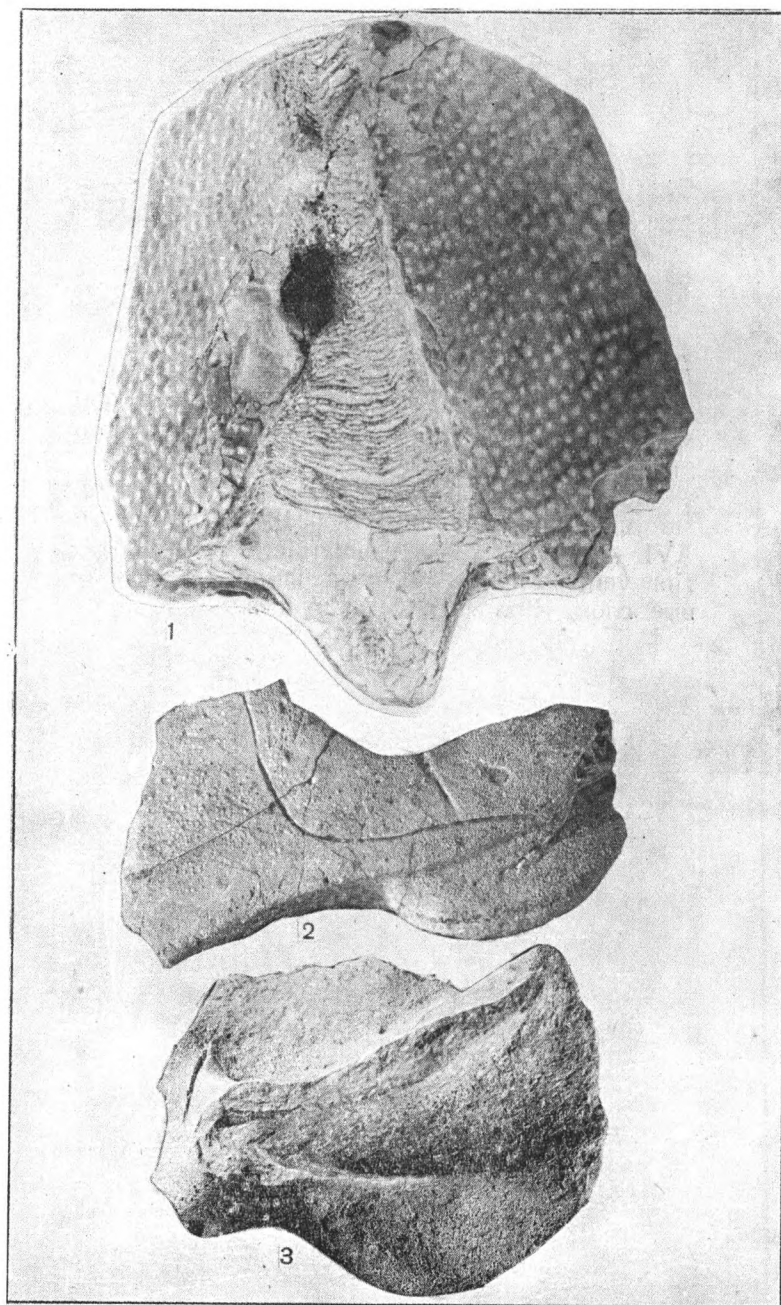


Таблица XIII

Фиг. 1. *Dinichthys licharevi* O. Obg. Infragnathale. Обр. 1356-4 (нат. вел.). Южный Тиман, р. Ижма. Ухтинские слои. Колл. Б. Қ. Лихарева. Стр. 148

Фиг. 2. *Timanosteus tchernychevi* (R o h o n). Часть брюшного панциря. Обр. 1356-2 (нат. вел.): AVL — anterior ventro-laterale; PVL — posterior ventro-laterale. Южный Тиман. Доманиковские слои. Колл. Б. Қ. Лихарева. Стр. 138

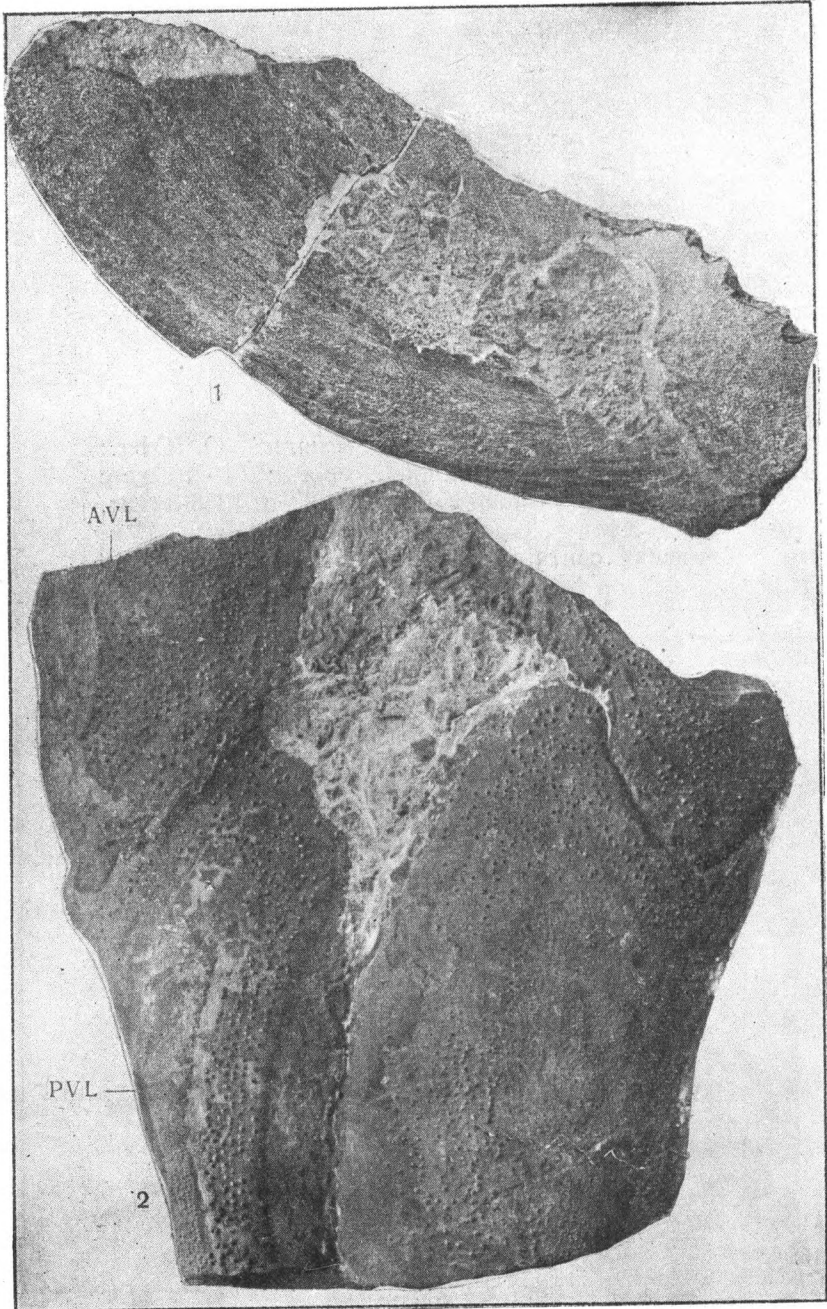
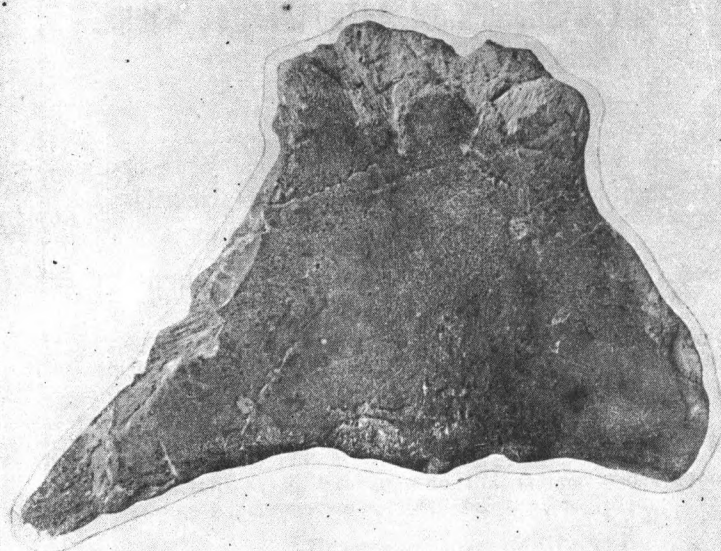
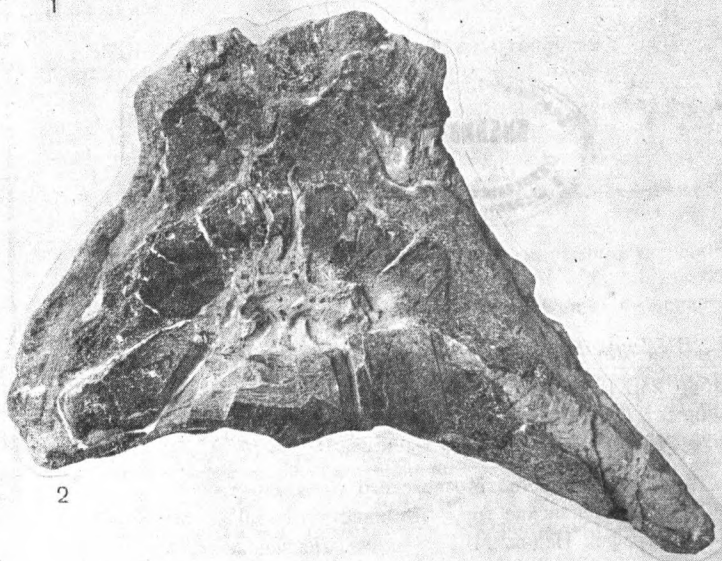


Таблица XIV

Фиг. 1—2. *Dinichthys licharevi* О. Обр.:
1—Nuchale с наружной стороны; 2 — то же с
внутренней стороны. Голотип. Обр. 1356-3 (нат.
вел.). Южный Тиман, левый берег р. Ижмы. Ух-
тинская свита. Колл. Б. К. Лихарева. Стр. 148



1



2

220521

Редактор *В. В. Друщиц*

Технич. редактор *Л. В. Лазарсва*

Сдано в набор 23/XI 1961 г.

Подписано к печати 21/III 1962 г.

Л-42180. Формат 60×90/16. Печ. л. 12. Уч.-изд. л. 10,45. Изд. № 1987.

Заказ № 262.

Тираж 1500 экз.

Цена 83 коп.

Издательство Московского университета
Москва, Ленинские горы, Административный корпус
Типография Изд-ва МГУ. Москва, Ленинские горы