

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ
"ПУТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ
ЖИВОТНЫХ И РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ"

ОЧЕРКИ
ПО ФИЛОГЕНИИ
И СИСТЕМАТИКЕ
ИСКОПАЕМЫХ РЫБ
И БЕСЧЕЛЮСТНЫХ

TTÜ GEOLOGIA INSTITUUT
RAAMATUKOGU

Nr. 5316



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1977

СТРОЕНИЕ ПЛЕЧЕВОГО ПОЯСА РАНИХ ПТИКТОДОНТОВ

Птиктодонты – своеобразные специализированные артродиры – считались до сих пор средне- и позднедевонскими формами. Сведения об остатках птиктодонтов более раннего возраста ограничивались лишь упоминаниями в списках фаун некоторых регионов. Т. Орвиг отметил зубные и другие пластинки этих артродир среди остатков рыб пограничных слоев нижнего и среднего девона Рейнской области и Австралии (Ørvig, 1969, 1971). Д. В. Обручев упоминает о *Bradiodonti* n. gen. (возможно, это – зубная пластинка птиктодонта) в перечне ихтиофауны, определенной из нижнедевонской курейской свиты, развитой на северо-востоке Тунгусской синеклизы (Обручев и др., 1973). В связи с этим цельные гуловишные панцири и прочие остатки птиктодонтид, обнаруженные в 1972 г. в нижнем девоне о-ва Котельный (Новосибирские о-ва), представляют немалый интерес. То же самое можно сказать о панцирных элементах птиктодонтов, найденных на северо-западе Сибирской платформы. Находки с о-ва Котельного, которые отчасти изображены в статье Э. Ю. Марк-Курик (Mark-Kurik, 1974, рис. 3, 11; табл. I, фиг. 2, 3), происходят из пшещицкой свиты нижнего девона, датируемой сейчас как жедин-зиген¹ (Черкесова, 1974). Их можно, наверно, считать наиболее древними остатками птиктодонтов. На северо-западе Сибирской платформы *Ptyctodontida* встречены в курейской свиге (зиген) на р. Курейке и в керне скважин Норильского района.

В настоящей статье рассматривается (прежде всего) строение экзоскелета плечевого пояса раннедевонских птиктодонтов, которое интересно с точки зрения развития отряда *Ptyctodontida*. В классификациях артродир (Э. Стенше и других авторов) строение плечевого пояса играет существенную роль, однако таксономическим вопросам здесь уделяется меньше внимания, так как в статье не охвачен весь костный материал, в частности, не рассматриваются черепа этих птиктодонтов. Они требуют дополнительного изучения (у автора не было до сих пор полной уверенности относительно принадлежности изолированных черепов к соответствующим гуловишным панцирям). Тем не менее, новый род *Tollodus* из нижнего девона о-ва Котельный, выделенный на основе цельных гуловишных панцирей, можно считать действительным. Птиктодонт с северо-запада Сибирской платформы оставлен пока без названия, поскольку находящиеся в распоряжении автора части гуловишного панциря не совсем представительны в качестве гипсового экземпляра. Для этой цели больше подходит череп этого же птиктодонта, который описывается автором в другой статье. Что же касается морфологии раннедевонских птиктодонтов, то образцы с Сибирской платформы имеют в этом отношении большую ценность.

Материал. Строение плечевого пояса *Tollodus* n. gen. описывается на основе двух цельных экземпляров (ГМ ЭА, P_i 1083, 1085)², одного экземпляра лагеральной части этого пояса (P_i 1086) и некоторых пластинок – спинной (Md, P_i 1087) и передней спинно-боковой (ADL, P_i 1084). Образцы происходят из карбонатной пшещицкой свиты (D₁, жедин-зиген). Они найдены в

¹ Раньше эти находки считались жединскими (Mark-Kurik, 1974).
² Геологический музей АН Эстонской ССР.

двух местонахождениях: 1) на руч. Рыбном (севернее устья р. Бысах-Карга) в прослое темно-бурого сланца (P1 1083, 1084) и 2) севернее устья р. Соколова в темно-сером известняке (P1 1085-1087). Сборы сделаны автором в 1972 г. Характеристика пшеницынской свиты и указанных местонахождений рыб дана М.К. Косьюко, Р.Ф. Соболевской, В.Ф. Непомилуевым, Д.А. Вольновым (1974), С.В. Черкесовой (1974) и Э.Ю. Марк-Курик (Mark-Kurik, 1974).

Материал по пиктодонтидам с северо-запада Сибирской платформы, в коллекциях палеонтологического института АН СССР представлен двумя экземплярами. Первый из них состоит из сросшихся спинной (MD) и передней спинно-боковой (ADL) пластинок, возле которых в несколько сдвинутом положении лежит задний край крыши черепа (№ 1489/350). Местонахождение: левый берег р. Курейки против руч. Нижнего (сборы Я.М. Эглона, 1957 г); возраст - курейская свита. Другой экземпляр - сросшиеся лагерьальная и вентральная части плечевого пояса (№ 2827/2) - обнаружен в керне скв. 370 Норильского района (глуб. 145 м, сборы Л.Д. Мирошникова, 1956). Он имеет, очевидно, также курейский возраст. Слои, из которых происходят остатки пиктодонтид, представлены красновато-бурым аргиллитом.

Строение плечевого пояса. Экзоскелетный плечевой пояс (т.е. туловищный панцирь) известен полностью или почти полностью у следующих родов пиктодонтов: *Rhamphodopsis* Watson, средний девон Англии; *Ctenurella* Ørvig, низы верхнего девона ФРГ, Австралии и, возможно, Псковской области и Эстонии¹ и *Rhynchodus* (Jaekel) sensu Gross, верхний девон ФРГ (см. Jaekel, 1929; Gross, 1933; Watson, 1934, 1938; Stensiö, 1959; 1969; Ørvig, 1960, 1962, 1971; Miles, 1967). Несмотря на некоторые отличия - присутствие или отсутствие шипа на спинной пластинке или же спинальной пластинки - плечевой пояс различных пиктодонтов имеет общий структурный план. Он сильно укорочен и высок и, если смотреть сбоку, занимает почти вертикальное положение. Отсутствие пластинок, соответствующих задней спинно-боковой (PDL), задней боковой (PL), задней средневентральной (PMV) и задней вентрально-боковой (PVL) пластинкам *Brachythoraci* и *Dolichothoraci*, очевидно, представляет нормальное явление для туловищного панциря пиктодонтов (Ørvig, 1960). В этом можно убедиться и на примере раннедевонских пиктодонтов. Надо подчеркнуть, что вентральная часть плечевого пояса у последних еще короче, чем у более поздних пиктодонтов. Поскольку задние пластины туловищного панциря у пиктодонтов отсутствуют, то, очевидно, у них не следует говорить о передних пластинках; в соответствии с этим переднюю спинно-боковую пластинку надо было бы называть спинно-боковой и т.д. Это имел, по-видимому, в виду Т. Орвиг, когда писал об "anterior" dorsolateral plate (Ørvig, 1971). Однако ради удобства при пользовании литературой по артродирам при сравнении в данной статье терминология не изменена.

Раннедевонские пиктодонты - небольшие рыбы. Туловищный панцирь *Tollodus* n. gen., имеющий в грубых чертах, форму треугольника, высотой меньше 2 см (рис. 1, 2; табл. VIII, фиг. 1). Длина спинной пластинки (MD) 0,6 см (рис. 3). Курейский пиктодонт несколько больше по размерам (рис. 6, 7; табл. 1, фиг. 5). Длина его спинной пластинки 1,4 см. Спинная пластинка (MD) *Tollodus* (рис. 1, а, 3, а; табл. VIII, фиг. 2) невысокая, спереди широкая и равномерно выпуклая (рис. 3, б). Ее задняя часть килевидная, постепенно сужается до тупого кончика. Здесь же кончается невысокий гребень, идущий по внешней поверхности в задней части пластинки. Он похож на низкий гребень на спинной пластинке (*Ctenurella* Ørvig, 1960, рис. 4В, табл. 26, фиг. 1), но выступает еще меньше над поверхностью пластинки. Поперечные разрезы этих

¹ Возраст дан по Jessen, 1973. О наличии *Ctenurella* или о весьма близкой к ней формы в снеготорских слоях или в так называемой "Cellulosamergel" (низы верхнего девона) свидетельствуют некоторые пластинки крыши черепа, собранные в обнажениях Снежной горы (р. Великая, Псковская обл.) и Лоози (Эстония). Они хранятся в коллекциях Геологического музея АН ЭССР.

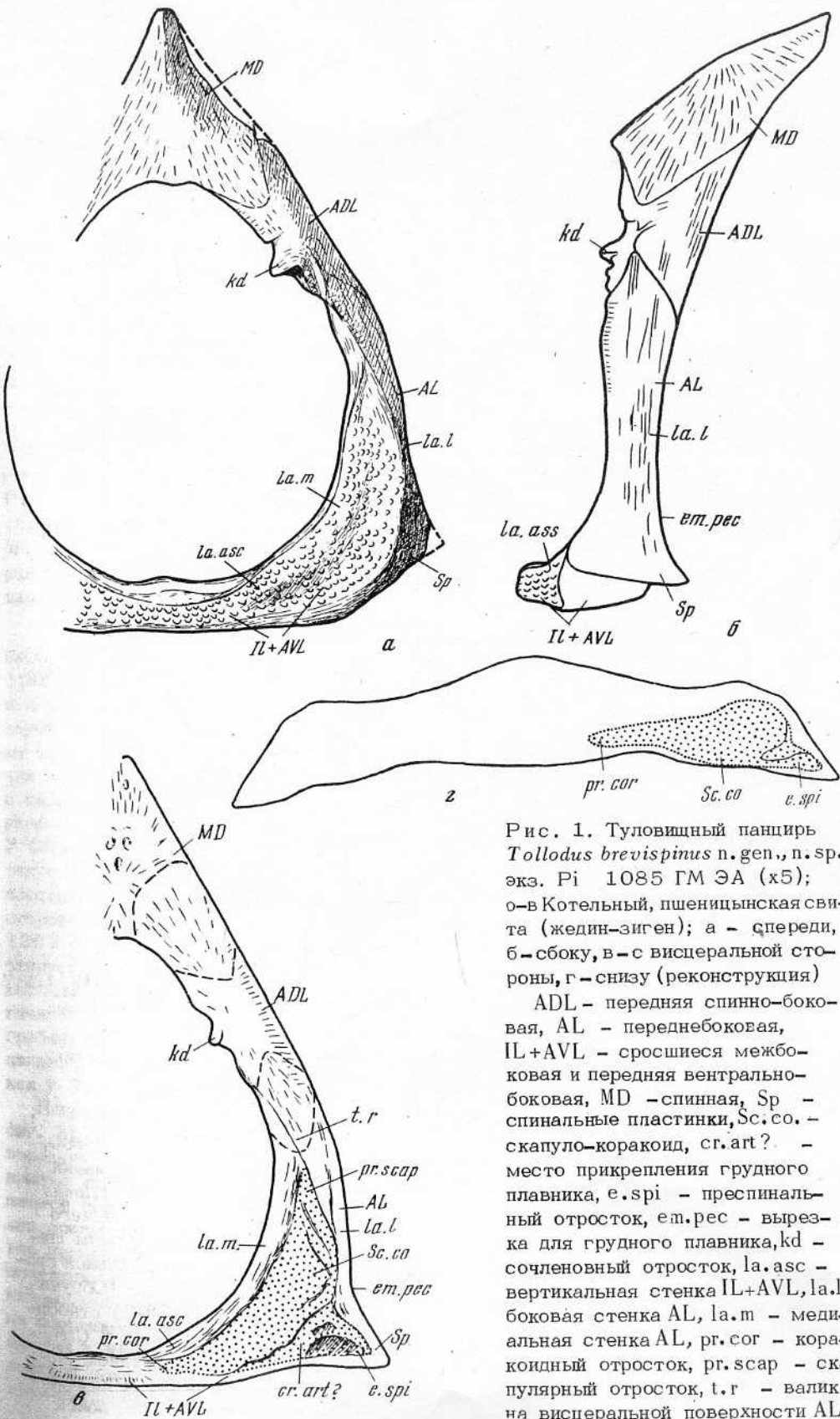


Рис. 1. Туловищный панцирь *Tollandus brevispinus* n.gen., n.sp., экз. П1 1085 ГМ ЭА (x5); о-в Котельный, пшеницынская свита (жедин-зиген); а - спереди, б-сбоку, в-с висцеральной стороны, г-снизу (реконструкция)

ADL - передняя спинно-боковая, AL - переднебоковая, IL+AVL - сросшиеся межбоковая и передняя вентрально-боковая, MD - спинная, Sp - спинальные пластинки, Sc.co. - скапуло-коракоид, cr.art? - место прикрепления грудного плавника, e.spi - преспинальный отросток, em.pec - вырезка для грудного плавника, kd - сочленовный отросток, la.asc - вертикальная стенка IL+AVL, la.l - боковая стенка AL, la.m - медиальная стенка AL, pr.cor - коракоидный отросток, pr.scap - скапулярный отросток, t.r - валик на висцеральной поверхности AL

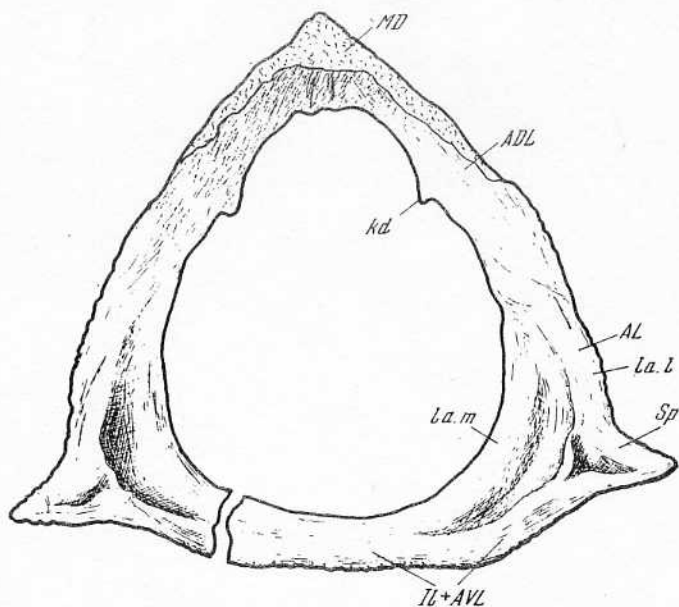


Рис. 2. Туловищный панцирь *Tollodus brevispinus* n.gen.n.sp., экз. Pi 1088 ГМ ЭА с висцеральной стороны (x 4,5); о-в Котельный, пшеницынская свита (жедин-зиген). Условные обозначения те же, что на рис. 1

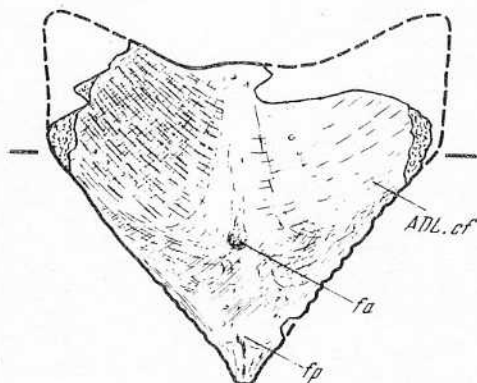


Рис. 3. Спинная пластинка (MD) *Tollodus brevispinus* n.gen., n.sp., экз. Pi 1087 ГМ ЭА с висцеральной стороны (x 5); о-в Котельный, пшеницынская свита (жедин-зиген)

ADL.cf - поверхность, покрывающая переднюю спинно-боковую пластинку, fa, fp - ямки в задней части пластинки

пластинок *Tollodus* и *Ctenurella* также похожие (ср. рис. 3,6 и Ørvig, 1960, рис. 6A₂). То же самое можно сказать о местоположении центра радиации, которое находится примерно в геометрическом центре пластинок. У *Tollodus* спинная пластинка длиннее, чем у *Ctenurella* и *Rhamphodopsis*. У последнего эта пластинка сильно отличается как высотой, так и мощным дорсальным шипом (Watson, 1938, рис. 1, 3; Miles, 1967, рис. 12). На висцеральной стороне спинной пластинки *Tollodus* нет кля, который у *Chelyophorus* (Обручев, 1964, табл. III, фиг. 5) и, наверно, у *Rhamphodopsis* (Miles, 1967) относительно сильно выражен и имеет борозду в задней части его ребра, а у *Ctenurella* (Ørvig, 1960, рис. 6A) состоит из тонких параллельных пластинок (laminae) перихондральной кости. В борозде между этими пластинками помещается synarcual, имеющий гребень. Итак, дорсальная часть плечевого пояса

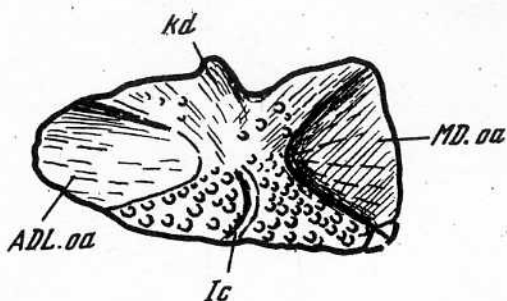
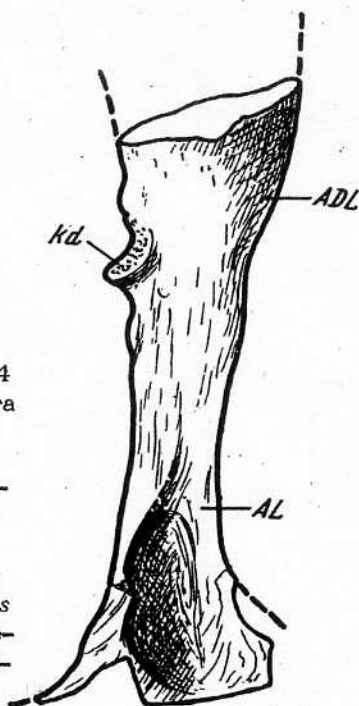


Рис. 4. Левая передняя спинно-боковая пластинка (ADL) *Tollodus brevispinus* n. gen., n. sp., экз. Pi 1084 ГМ ЭА (около $\times 2$); о-в. Котельный, пшеицынская свита (жедин-зиген);

ADL. oa, MD. oa - поверхности, покрытые переднебоковой и спинной пластинками, kd - сочленовный отросток, lc - собственнобоковой канал

Рис. 5. Сросшиеся правые передняя спинно-боковая (ADL) и передне-боковая (AL) пластинки *Tollodus brevispinus* n. gen., n. sp., экз. Pi 1086 ГМ ЭА с висцеральной стороны; о. Котельный, пшеицынская свита (жедин-зиген). Условные обозначения те же, что на рис. 1



была, по-видимому, неподвижно соединена с synsacral позвоночника (Ørvig, 1960). У *Tollodus* между поверхностями, покрывающими передние спинно-боковые пластинки (рис. 3, а ADL. cf), остается узкая полоска, которая снабжена двумя ямками (fa, fp). Из задней ямки, которая меньше по размерам, к заднему концу пластинки идет неглубокая бороздка. Задний, довольно толстый кончик пластинки имеет усеченную форму (рис. 3, в). Он был, наверно, в контакте с передним краем первого спинного плавника подобно дорсальному шипу *Rhamphodopsis*, который имеет широкую бороздку на заднем крае (Miles, 1967). У *Stenurella* в середине заднего края неглубокая выемка, которая выполняла такую же функцию (см. Ørvig, 1960). Что касается передней ямки спинной пластинки *Tollodus*, то она сравнима, по-видимому, с ямкой на висцеральной стороне передней среднеспинной пластинки (AMD) богриолепид (см. Stensiö, 1969, рис. 210A-F). Спинная пластинка курейского птиктодонта (рис. 6) отличается тем, что на ее висцеральной стороне имеется невысокий валик, проходящий от переднего края до центра радиации. Этот валик напоминает аналогичные валики у арктолепид. В середине заднего края помещается короткий гребень (рис. 6, в), которому на висцеральной стороне соответствует углубление. Таким образом спинная пластинка на заднем крае не такая массивная как у *Tollodus*.

Передняя спинно-боковая пластинка (ADL) у *Tollodus* (рис. 1, б, 4; табл. VIII, фиг. 3) отличается от одноименной пластинки других птиктодонтов тем, что ее передняя часть относительно сильнее выражена. Впереди от поверхностей, покрытых спинной и переднебоковой пластинками (рис. 4 - MD. oa, AL. oa), помещается довольно длинный и широкий квадрант, на котором есть несколько бугорков орнамента. В качестве иллюстрации пластинок с обычными для птиктодонтов пропорциями приведен снимок (табл. 1, фиг. 4) передней спинно-боковой пластинки неописанной формы из среднего девона Литвы. При сравнении этого экземпляра с передней спинно-боковой пластинкой *Tollodus* выясняется еще одна особенность: собственно боковой канал (lc) развит в виде открытой бороздки как у *Rhynchodus* и *Chelyophorus*. У пластинки из Литвы подобно эквивалентной пластинке *Rhamphodopsis*, канал имеет форму трубочки, которая открывалась на поверхность в виде пор. У *Stenurella* этот канал помещается

также полностью в кости. Сочленовный отросток (рис. 5, kd) напоминает трехгранную пирамиду. При сочленении он соприкасался, по-видимому, с конусовидным бугорком (p. v.) на висцеральной стороне крыши черепа таким же способом, как эквивалентный отросток у курейского птиктодонта (рис. 6, б). Бугорок ориентирован параллельно длинной оси головы. Судя по описанию Т. Орвига (Ørvig, 1960), шейное сочленение было у *Stenurella* примерно такого же типа. У последней формы сочленовные ямки на маргинальных пластинках параллельны длинной оси крыши черепа, чем напоминают соответствующие ямки на задних паранухале *Ellopetalichthys* (Ørvig, 1957, рис. 7А). Любопытно, что рядом с ямками находятся бугорки цилиндрической формы, похожие на конусовидные бугорки у курейского птиктодонта.

Переднебоковая пластинка (AL, рис. 1, 2, 5, 7; табл. VIII, фиг. 5) у *Tollodus* и у курейского птиктодонта срослась со спинальной пластинкой (Sp) и пластинками вентральной части плечевого пояса (IL + AVL) до такой степени, что нельзя установить контактные линии между пластинками. Сбоку эта пластинка у *Tollodus* напоминает переднебоковую пластинку *Rhamphodopsis* (см. Watson, 1938), хотя она несколько выше, чем у *Rhamphodopsis*. Вырезка для грудного плавника (em. pec.) на заднем крае массивной латеральной стенки (la. l) неглубокая и слабо выражена. Медиальная стенка (la. m, arponic, medial lamina) несколько уже той же медиальной стенки других птиктодонтов (см. рис. 1, а и Watson, 1938, рис. 3; Ørvig, 1960, рис. 4A₁, Gross, 1933, табл. 9, фиг. 5; Stensiö, 1959, рис. 74А). Еще уже эта стенка у курейского птиктодонта (рис. 7, а). Медиальная стенка у *Tollodus* покрыта специфическим орнаментом, состоящим из бугорков в форме полумесяца, а у курейского птиктодонта — мелкими удлинненными бугорками.

Спинальная пластинка (Sp) у *Tollodus* короткая с небольшим свободным концом (рис. 1, 2). Полость сзади открыта (табл. VIII, фиг. 1; рис. 1, в, 2). Одноименная пластинка курейского птиктодонта значительно длиннее в свободной части и напоминает этим спинальные пластинки *Rhynchodus* и *Rhamphodopsis*. Зубчиков на ее медиальном крае, как и у той же пластинки *Rhynchodus*, нет. Спинальные пластинки у *Tollodus* располагаются относительно длинной оси тела примерно так же, как у *Rhamphodopsis* (ср. рис. 1г и Miles, 1967, рис. 13), у курейского птиктодонта они расставлены гораздо шире (рис. 7, в) и, соответственно, больше, чем у *Rhynchodus* (см. Stensiö, 1959, рис. 74В).

Остается неясным вопрос относительно количества пластинок в вентральной части гуловишного панциря у *Tollodus* и курейского птиктодонта. В том, что его компонентами, как и у всех других птиктодонтов, являются сросшиеся парные межбоковые и передние вентрально-боковые пластинки (IL + AVL), нет основания сомневаться. У *Tollodus* вертикальная стенка указанной комплексной пластинки (la. asc, arponic, ascending lamina, рис. 1) хорошо выражена и покрыта таким же орнаментом, как находящаяся рядом с ней стенка (la. m) переднебоковой пластинки. У курейского птиктодонта эта стенка немного ниже (рис. 7, а). Вентральные стенки межбоковых пластинок и передние вентрально-боковые пластинки образуют короткий брюшной панцирь, который по сравнению с другими птиктодонтами укорочен сзади (ср. рис. 1, г и Watson, 1938, рис. 4; Miles, 1967, рис. 13; Ørvig, 1960, рис. 4А; Gross, 1933, рис. 16А; Stensiö, 1959, рис. 74В). Вентральная часть плечевого пояса курейской формы, по-видимому, весьма короткая. Передний край вентральной части гуловишного панциря заметно выпуклый, особенно у *Tollodus* одним из компонентов этой части панциря, наверно, является непарная медиальная (передняя средне-вентральная) пластинка.

Эндоскелет плечевого пояса не сохранился. Форма его восстановлена у *Tollodus* (рис. 1, в, г) по рельефу висцеральной поверхности вентролатеральной части гуловишного панциря. В этой части панциря находится карманообразное, открытое сзади углубление, которое отделено от полости спинальной пластинки толстой стенкой. Верхняя часть углубления окружена сбоку и спереди утолщенными краями медиальной и боковой стенок переднебоковой пластинки, а также валиком (t. g.), направленным косо от боковой стенки к переднему краю пе-

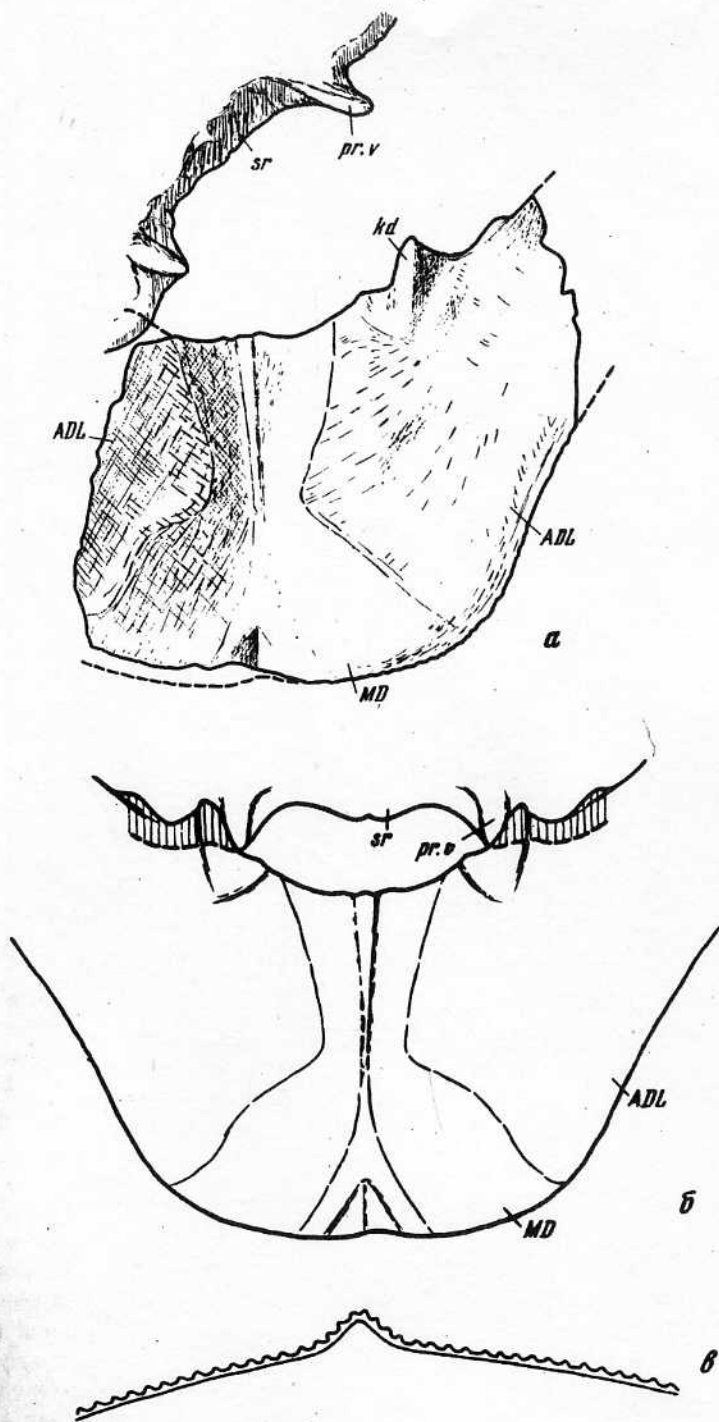


Рис. 6. Сросшиеся спинная (MD) и передние спинно-боковые (ADL) пластинки и задний край крыши черепа *Ptystodontidae* n.gen., экз. 1489/350 ПИН (около $\times 3$); р.Курейка, левый берег напротив ручья; курейская свита (зиген); а - вид с висцеральной стороны, б - то же самое (реконструкция), в - разрез по заднему краю
 пр.в - конусовидный бугорок, ср - крыша черепа. Остальные обозначения те же, что на рис. 1

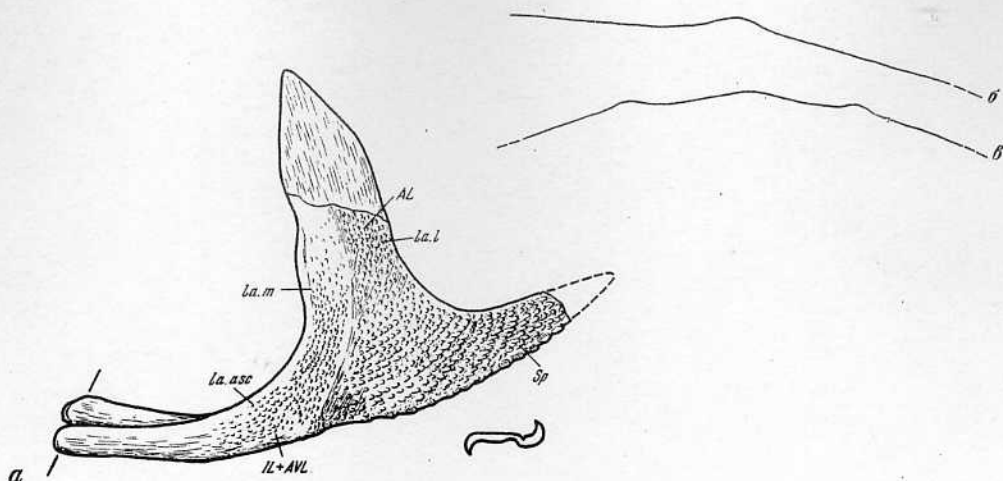


Рис. 7. *Ptictodontidae* n. gen., экз. 2827/2 ПИН; а - сросшиеся левые переднебоковая (AL), спинальная (Sp), межбоковая (IL) и передняя вентрально-боковая (AVL) пластинки (x3); Норильский р-н, скв. 370, гл.145 м; нижний девон, курейская свита? (внизу справа поперечный разрез); б - то же самое, разрез вдоль нижнего края Sp и IL+AVL (x3); в - конфигурация передне-вентрального края туловищного панциря, x 1,5 (реконструкция). Условные обозначения те же, что на рис. 1

редней спинно-боковой пластинки. В этом участке находился, по-видимому, скапулярный отросток (pr. scap.) скапуло-каракоида (Sc.co), а в открытой сзади полости спинальной пластинки его преспинальный отросток (e. spi). Местоположение и величина каракоидного отростка (pr.cor.) несколько менее ясная; продолжался ли он у *Tolloodus* до середины вентральной части экзоскелетного плечевого пояса, как у *Rhynchodus* (см. Stensiö, 1959, рис. 75; 1969, рис. 235 в), грудно установить. Общая форма скапуло-каракоида у *Tolloodus* и *Rhynchodus* довольно близка. Возле заднего края стенки между карманообразным углублением и полостью спинальной пластинки могло находиться место прикрепления грудного плавника (cr. art.).

Орнамент пластинок экзоскелетного панциря раннедевонских птиктодонтос состоит из бугорков, круглых, чуть пирамидальных у *Tolloodus* (за исключением апрона, где он имеет специфический характер); у курейской формы бугорки овальные.

СЕМЕЙСТВО ПТИКТОДОНТИДАЕ

Род *Tolloodus* gen. nov.

Происхождение названия: в честь полярного исследователя Э.Толля.

Диагноз. Небольшая рыба. Туловищный панцирь в разрезе примерно треугольный; его высота немного превышает ширину. Спинальная пластинка (MD) невысокая, довольно длинная, широкая спереди, где она равномерно выпуклая; в задней части имеется невысокий гребень. У передней спинно-боковой пластинки (ADL) передняя часть сильно выражена, собственнобоковой канал (lc) в виде открытой борозды. Вырезка для грудного плавника (em.res.) неглубокая. Спинальная пластинка (Sp) с коротким свободным концом. Вентральная часть панциря сильно укорочена и спереди выпуклая. Постбранхиальные стенки (la.m, la.asc) переднебоковой (AL) пластинки и межбоковой пластинки (IL), относительно узкие. Орнамент состоит из бугорков, на постбранхиальных стенках их форма напоминает полумесяц.

Типовой (и единственной) вид. *Tolloodus brevispinus* n. sp.

Возраст и распространение: Нижний девон, пшеницынская свита (жедин-зиген), о-в Котельный (Новосибирские о-ва).

Диагноз. То же самое, что для рода (единственный вид).

Голотип. Туловищный панцирь № 1085, ГМ ЭА.

Типовое местонахождение. Обнажение севернее устья р. Соколова в северо-западной части о-ва Котельного. Найден также на руч. Рыбном.

Возраст и распространение. Те же, что и у рода.

Заключение. Отряд Ptystodontida, судя по таким морфологическим признакам экзоскелета плечевого пояса, как степень развития спинальной пластинки, характер сочленения между крышей черепа и туловищным панцирем, длина вентральной части плечевого пояса, структура канала боковой линии, тип орнамента и т.д., представляет собой разнообразную группу. Однако в системе артродир все формы отнесены к одному семейству Ptystodontidae. На это обстоятельство уже обратил внимание Т. Орвиг (Orvig, 1960), высказывая мнение, что *Stenurella* относится, очевидно, к особому семейству. То же самое можно сказать, наверно, о *Chelyophorus* и *Tollodus*. Последняя форма образует вместе с курейским птуктодонтом сибирскую группу, характерной особенностью которой является укороченность вентральной части плечевого пояса. В настоящее время наши знания о птуктодонтах, за исключением немногих форм – в первую очередь *Rhamphodopsis* и *Stenurella* – недостаточны. Редкость находок, по-видимому, связана со средой их обитания и условиями захоронения (птуктодонты – морские рыбы). Правда, данные о разнообразии и более широком распространении птуктодонтов, в том числе более древних форм, все пополняются. Об этом свидетельствуют данные Т. Орвига (Orvig, 1969, 1970) о птуктодонтах пограничных слоев нижнего и среднего девона, а также находки птуктодонтов в среднедевонских, особенно в нарвских отложениях Прибалтики и Белоруссии (одна из пластинок изображена на табл. VIII, фиг. 4 и, конечно, сибирские раннедевонские птуктодонты.

Любопытно отметить, что общий структурный план плечевого пояса птуктодонтид изменился в течение геологического времени мало, причем раннедевонские формы в некотором отношении, например по укороченности вентральной части туловищного панциря и по компактности всего панциря превосходят более поздние формы. Примитивных предковых форм птуктодонтов придется, очевидно, искать в более древних (силурийских) отложениях.

ЛИТЕРАТУРА

- Косыко М.К., Соболевская Р.Ф., Непомилуев В.Ф., Вольнов Д.А. Нижний-средний палеозой Новосибирских островов. – В кн.: "Докембрий и палеозой северо-востока СССР. Тез. докл. Межд. стратигр. совещ.", Магадан, 1974, стр. 163–167.
- Обручев Д.В. Класс Placodermi. Пластинкокоже. – В кн.: "Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы". М., "Наука", 1964, стр. 118–172.
- Обручев Д.В., Черкесова С.В., Меннер Вл.Вл., Новицкая Л.И., Патрунов Д.К. Корреляция нижнедевонских толщ Юго-Западного Таймыра и Сибирской пл.тформы по брахиоподам и позвоночным. В кн.: "Стратиграфия нижнего и среднего девона. Труды III Межд. симп. по границе силура и девона и стратигр. нижн. и сред. девона". Т. 2. М., "Наука", 1973, стр. 198–204.
- Черкесова С.В. 1974. Некоторые вопросы стратиграфии ниже-среднедевонских отложений Таймыро-Колымской провинции. – В кн.: "Основные проблемы био-стратиграфии и палеогеографии Северо-Востока СССР". Магадан, 1974, стр. 112–116.
- Gross W. Die Wirbeltiere des rheinischen Devons. – "Abhandl. Preuss. geol. Landesanst., N. Folge", 1933, 154, S. 5–83.
- Jaekel O. 1929. Die Morphogenie der ältesten Wirbeltiere. – Monogr. Geol. Paläontol. (1), Bd 3. Berlin, 1929, 198 S.
- Jessen H.L. Weitere Fischreste aus dem Oberen Plattenkalk der Bergisch-Gladbach – Paffrather Mulde (Oberdevon, Rheinisches Schiefergebirge). – "Palaeontographica", 1973, Abt. A, Lfg. 1–6, Bd 143, S. 159–187.
- Mark-Kurik E. Discovery of new Devonian fish localities in the Soviet Arctic. – "ENSV TA Toimetised, 23 k. Keemia x Geologia", 1974, 4, lk. 332–335.
- Miles R.S. Observations on the ptystodont fish, *Rhamphodopsis* Watson. – "J. Linnean Soc. London (Zool.)", 1967, 47, p. 99–120.
- Orvig T. Notes on some Paleozoic lower vertebrates from Spitzbergen and North Ameri-

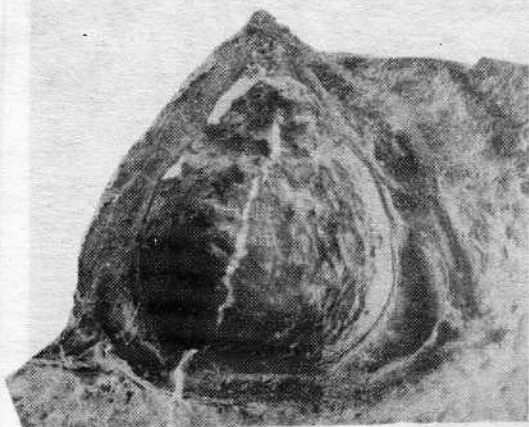
- ca. - "Norsk geol. tidsskr.", 1957, 37, h. 3-4, p. 285-353.
- Ørvig T. New finds of acanthodians, arthrodires, crossopterygians, ganoids and dipnoans in the Upper Middle Devonian calcareous flags (Oberer Plattenkalk) of the Bergisch Gladbach-Paffrath Trough. - "Paläontol. Z.", 1960, 34, H. 3/4, S. 295-335.
- Ørvig T. Y a-t-il une relation directe entre les arthrodires ptyctodontides et les holocéphales? - "Colloq. intern. Centre nat. rech. scient.", 1962, 104, p. 49-61.
- Ørvig T. Vertebrates from the Wood Bay Group and the position of the Emsian-Eifelian boundary in the Devonian of Vestspitsbergen. - "Lethaia", 1969, 2, N 4, p. 273-328.
- Ørvig T. Comments on the lateral line system of some brachythoracid and ptyctodontid arthrodires. - "Zool. scripta", 1971, 1, p. 5-35.
- Stensiö E. Elasmobranchiomorphi. Placodermata: Arthrodires. - In: "Traité de Paléontologie", vol. 2. J. Piveteau (Ed.). Paris, Masson, 1969, p. 71-692.
- Watson D.M.S. The interpretation of arthrodires. - Proc. Zool. Soc. London, 1934, p. 437-464.
- Watson D.M.S. On Rhamphodopsis, a ptyctodont from the Middle Old Red Sandstone of Scotland. - "Trans. Roy. Soc. Edinburgh", 1938, 59, p. 397-410.

70

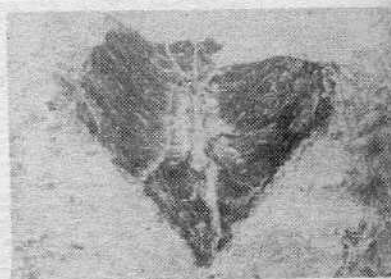
Таблица VIII

- Фиг. 1-3. *Tolلودus brevispinus* n.gen., n.sp.
 1 - ГМ ЭА Рі 1083, туловищный панцирь с висцеральной стороны (x 4). О-в Котельный, нижний девон, пшеицынская свита (жедин-зиген), 2 - спинная пластинка с висцеральной стороны (x 5), ГМ ЭА Рі 1087. Местонахождение и возраст те же, 3 - левая передняя спино-боковая пластинка (x 8), ГМ ЭА Рі 1084. Местонахождение и возраст те же
- Фиг. 4. *Ptyctodontidae* n.gen.? - левая передняя спино-боковая пластинка (x 5) ГМ ЭА Литовская ССР, скв. Таураге, гл. 659, 85-659, 95 м, средний девон, нарвский горизонт
- Фиг. 5. *Ptyctodontidae* n.gen. - сросшиеся левые переднебоковая, спинальная, межбоковая и передняя вентральнoбоковая пластинки (x 4), ПИН № 2827/2. Норильский р-н, скв. 370, гл. 145 м, нижний девон, курейская ? свита

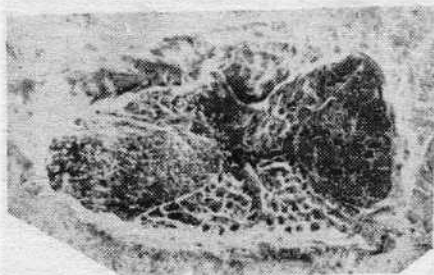
162



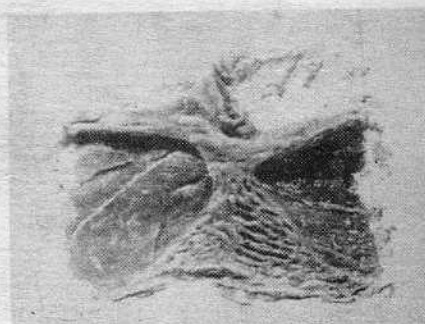
1



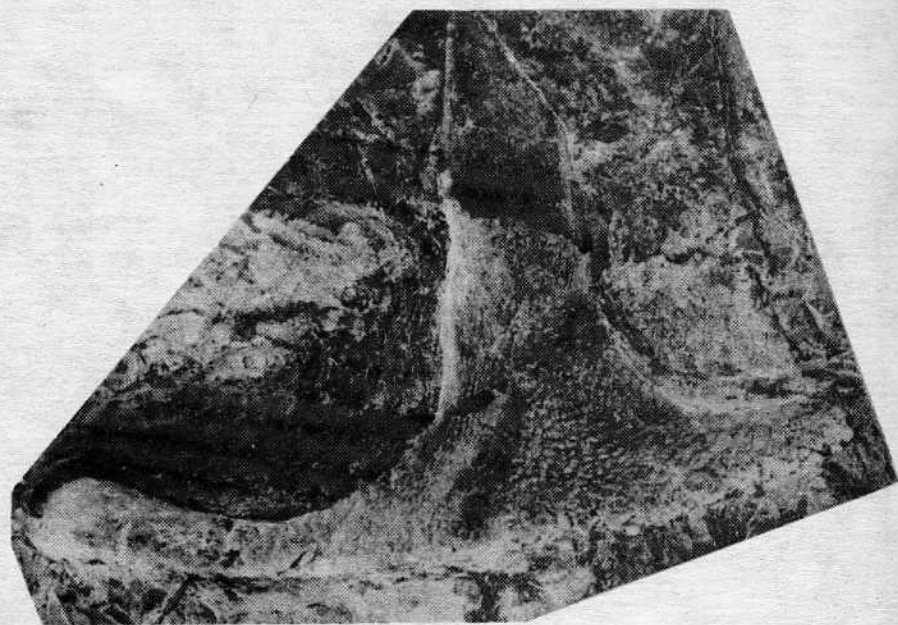
2



3



4



5