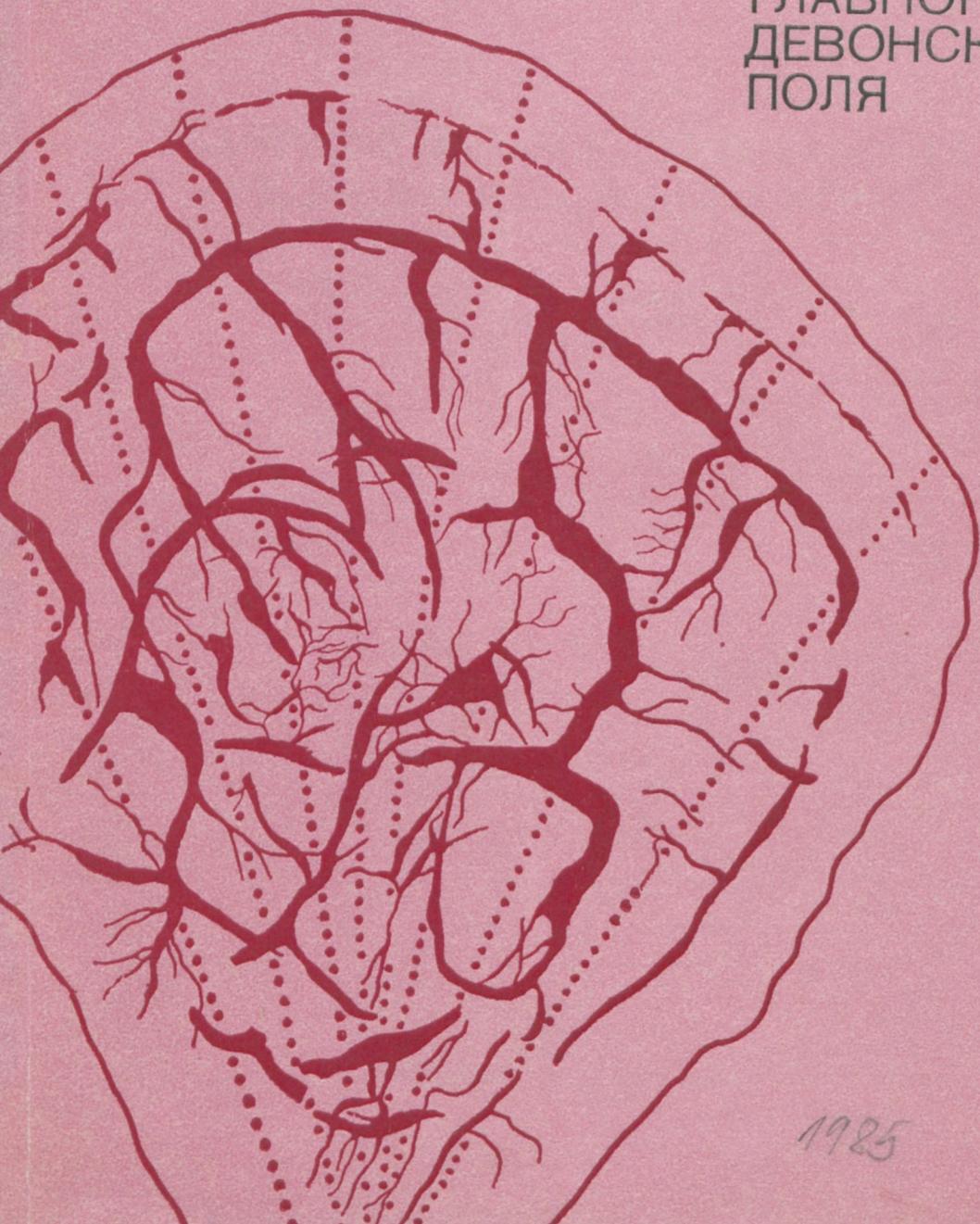


Ю.Ю. ВАЛЮКЯВИЧЮС

АКАНТОДЫ
НАРОВСКОГО
ГОРИЗОНТА
ГЛАВНОГО
ДЕВОНСКОГО
ПОЛЯ



1925

УПРАВЛЕНИЕ ГЕОЛОГИИ ЛИТОВСКОЙ ССР
ЛИТОВСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ГЕОЛОГОРАЗВЕДОЧНЫЙ ИНСТИТУТ

Ю. Ю. ВАЛЮКЯВИЧЮС

АКАНТОДЫ НАРОВСКОГО ГОРИЗОНТА
ГЛАВНОГО ДЕВОНСКОГО ПОЛЯ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ Д-РА ГЕОЛ.-МИНЕРАЛ. НАУК
В. Н. КАРАТАЮТЕ-ТАЛИМАА



ВИЛЬНИУС «МОКСЛАС» 1985

УДК 567.42 : 551.734.3 (474 + 476 + 470.23)

Валюкявичюс Ю. Ю. Акантоды наровского горизонта Главного девонского поля.— Вильнюс: Мокслас, 1985.— 144 с.

В монографии по чешуям описано 20 видов 9 родов акантодов, принадлежащих к 4 семействам, 3 отрядам. Из них 2 рода и 7 видов описаны впервые. Рассмотрены морфологические и гистологические критерии выделения таксонов разного ранга. Выявлены стратиграфические комплексы чешуй, особенности их распространения на площади Главного девонского поля и соотношения с фациями. Проведено расчленение отложений нарвовского горизонта по акантодам на три подгоризонта и уточнено сопоставление местных стратиграфических единиц. Рассмотрен объем стратотипа горизонта в Эстонии и доказано (по наличию руководящих комплексов акантодов) присутствие в нем отложений всех трех подгоризонтов. Библиогр. 103 назв. Табл. 1. Ил. 22. Палеонтологических рис. 25. Палеонтологических табл. 14.

Редакционная коллегия:

Д-р геол.-минерал. наук А. А. Григялис (председатель), д-р геол.-минерал. наук В. И. Йодказис, канд. геол.-минерал. наук В. Б. Кадунас, д-р геол.-минерал. наук П. И. Сувейздис

Валюкявичюс Ю.

В16 Акантоды нарвовского горизонта Главного девонского поля.— Вильнюс: Мокслас, 1985.— 144 с., ил.

В надзаг.: Упр. геологии ЛитССР, Литов. н.-и. геологоразвед. ин-т. Рез. англ. Библиогр.: с. 87—90.

В книге по чешуям описано 20 видов 9 родов акантодов, принадлежащих к 4 семействам 3 отрядов. Из них 2 рода и 7 видов описаны впервые. Рассмотрены морфологические и гистологические критерии выделения таксонов разного ранга. Выявлены стратиграфические комплексы чешуй, особенности их распространения на площади Главного девонского поля и соотношения с фациями. Проведено расчленение отложений нарвовского горизонта по акантодам на три подгоризонта и уточнено сопоставление местных стратиграфических единиц. Рассмотрен объем стратотипа горизонта в Эстонии и доказано присутствие в нем отложений всех трех подгоризонтов.

$\frac{2002000000-166}{M854(08)-85}$ В—85

ББК 28.693.32
596.1

Выпущено по заказу Отдела географии Института зоологии и паразитологии АН Литовской ССР

$\frac{2002000000-166}{M854(08)-85}$ В—85

© Отдел географии АН Литовской ССР, 1985

ВВЕДЕНИЕ

Акантоды — малоизученная как в Прибалтике, так и во всем Советском Союзе группа палеозойских рыб. Для решения конкретных стратиграфических задач они никогда не привлекались. Тем не менее палеоихтиологи, пользующиеся методом химической препаровки, всегда отмечали наличие в частности в среднедевонских отложениях среди других групп рыб и микроостатков акантодов — чешуй, плавниковых шипов, зубов. Цель работы — монографически изучить чешуи акантодов на ровского горизонта (D_2 , Эйфель) Главного девонского поля — выявить их родовой и видовой состав, выделить по возможности стратиграфические комплексы чешуй и выяснить перспективы применения для расчленения и корреляции отложений.

Определение акантодов по чешуям и выяснение их стратиграфического значения, однако, сопряжено с рядом трудностей, главным образом методического характера. Существующая систематика этой группы разработана на основе изучения внутреннего и внешнего скелета рыб, происходящих преимущественно из отложений олд্রেда Великобритании. В других регионах в распоряжении исследователей находятся только отдельные части, преимущественно внешнего скелета акантодов. В настоящее время одна группа родов и видов выделена по плавниковым шипам, другая — по чешуям. В среднедевонских отложениях Прибалтики имеется 5 видов, выделенных по плавниковым шипам (Gross, 1940; Лярская, 1975): *Archaeacanthus quadrisulcatus* Kade, *Naplacanthus marginalis* Agassiz, *Nomacanthus gracilis* (Eichw.), *Nodacosta pauli* Gross, *Onchus* sp., а по чешуям — значительно больше. Часть последних, безусловно, является синонимами видов, выделенных по плавниковым шипам. Необходимо было разработать морфо- и гистологические критерии идентификации видов и систематики на видовом, родовом и более высоких уровнях по данным изучения чешуй. Хорошая сохранность материала, его разнообразие и большое количество позволили выявить пределы морфологической изменчивости чешуй каждого вида, типы и разновидности тканей и изменения, связанные с ростом. Эти данные и положены нами в основу приведенной в работе таксономической иерархии.

Стратиграфическое значение чешуй выяснено на примере наровского горизонта, расчленение отложений и корреляция местных стратиграфических подразделений которого в Главном девонском поле требуют детализации и обоснования. Исследования наровского горизонта актуальны также в связи с проблемой ярусного расчленения девонской системы. Положение границы между эйфельским и живетским ярусами на территории Восточно-Европейской платформы остается дискуссионным. В Прибалтике помимо принятого варианта этой границы между арукюласким и буртниецким горизонтами (Обручев, 1972; Решения . . ., 1978) существует также мнение о приуроченности ее к границе лядайской и кярнавской свит наровского горизонта (Жейба, 1971, 1978 б). Последнее, однако, недостаточно обосновано, так как базируется на спорадических находках беспозвоночных, не позволяющих сопоставлять вмещающие их отложения со стратотипами ярусов.

В монографии приводятся описания чешуй акантодов, распространенных в отложениях наровского горизонта, рассматриваются закономерности их вертикального и площадного распределения, обосновываются (по акантодам) хроностратиграфические подразделения, позволяющие уточнить корреляцию некоторых местных стратиграфических уровней. Освещены результаты изучения чешуй акантодов из подстилающих (наровские) отложений резекненского и пярнуского горизонтов и перекрывающих — арукюлаского горизонта.

Автор глубоко признателен научному редактору, д-ру геол.-минерал. наук В. Н. Каратаюте-Талимаа за консультации и советы во время исследований и при подготовке рукописи к печати.

Выполнению работы во многом способствовали сотрудничество, дискуссии и советы коллег Г. К. Вайтекуне, В. К. Голубцова, С. И. Жейбы, А. Э. Клеесмент, С. А. Кручека, В. М. Куршса, Л. А. Лярской, Э. Ю. Марк-Курик, В. В. Нарбутаса, Л. С. Саввайтовой. В распоряжение автора многими из них были переданы образцы пород или коллекции чешуй. Автор выражает всем искреннюю благодарность.

Фотографии чешуй сделаны Б. С. Погребовым в фотолаборатории кафедры палеонтологии Ленинградского гос. университета.

Коллекция чешуй акантодов (№ 45) хранится в геологическом музее Литовского научно-исследовательского геологоразведочного института (ЛитНИГРИ) в г. Вильнюсе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирался и изучался автором в течение 1974—1981 гг. Детально изучены и послойно опробованы разрезы наровского горизонта 43 буровых скважин (рис. 1), расположенных на территории Эстонии (10 разрезов), Латвии (12), Литвы (15), Северной Белоруссии (5) и Калининградской обл. РСФСР (1 разрез), а также стратотипические обнажения в Эстонии (реки Городенка, Боровня, Нарва) и Ленинградской обл. РСФСР (реки Луга, Лемовжа, Вруда, Долгая). Для выявления состава чешуй акантодов подвергнуто кислотной обработке около 1600 образцов, в том числе 147 — из подстилающих отложений пярнуского и резекненского горизонтов и 68 — из перекрывающих отложений арукюлаского горизонта. Материал из подстилающих и перекрывающих отложений использован при оценке стратиграфического распространения комплексов и отдельных видов акантодов. Исследованы также многочисленные единичные образцы наровских отложений, любезно переданные в распоряжение автора прибалтийскими и белорусскими коллегами, что способствовало выявлению особенностей вертикального и площадного распространения чешуй.

Для изучения гистологии чешуй изготовлено свыше 400 шлифов.

Техника выполнения полевых и лабораторных работ. Опробование велось точечным методом. Шаг опробования не превышал 3,5—4 м. Пробы отбирались по всему разрезу, параллельно с детальным послойным изучением отложений.

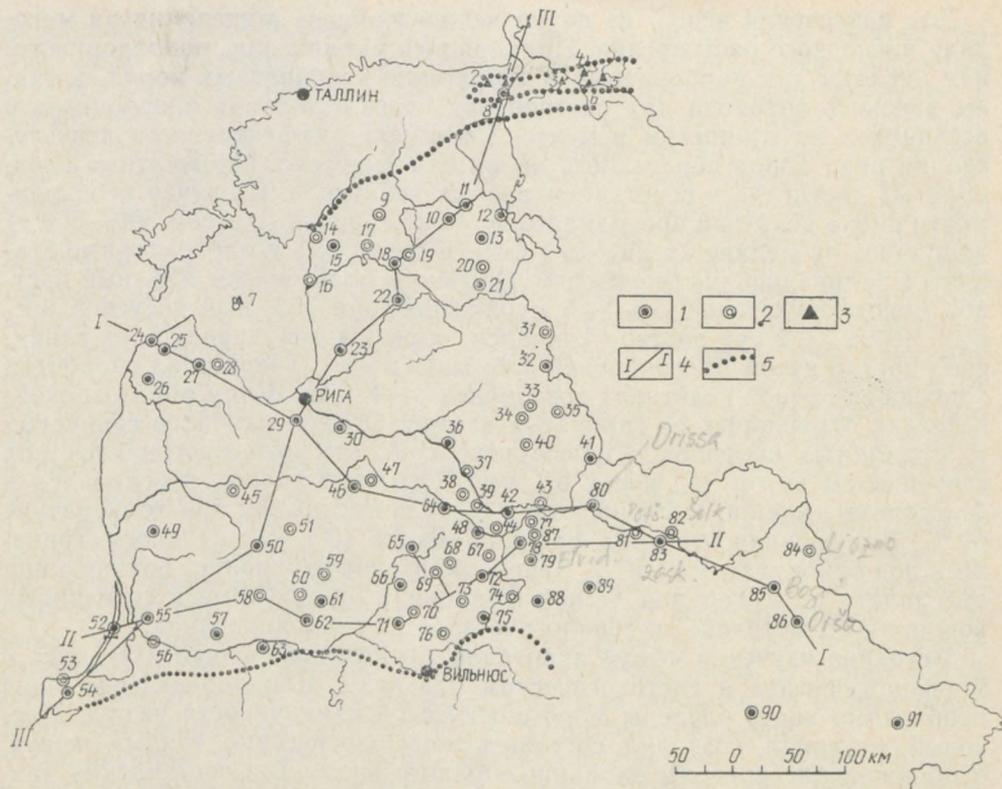


Рис. 1. Расположение основных разрезов скважин и обнажений, в которых изучены чешуи акантодов:

1 — детально (последно) изученных; 2 — по единичным образцам; 3 — обнажения; 4 — линии сопоставления разрезов (см. рис. 17—19); 5 — границы распространения отложений нарвовского горизонта.

Обнажения: 1 — на речках Городенка и Боровня; 2 — Эстонская теплоэлектростанция; 3 — р. Долгая; 4 — р. Вруда; 5 — р. Лемовжа; 6 — р. Луга; 7 — о-в Рухну.

Скважины: 8 — группа скважин в окрестностях Кунигаюла (6949, 6950, 6951, 6826); 9 — Вильянди; 10 — Татра-503; 11 — Каагвере-1; 12 — Мехикоорма-421; 13 — Пылыва-423; 14 — Уулу-318; 15 — Ристикюла-174; 16 — Икла; 17 — Тылла; 18 — Холдре-2; 19 — Тырва; 20 — Выру; 21 — Луутснику-451; 22 — Стренчи-8; 23 — Видрижи-10; 24 — Лужни-4; 25 — Лонасте-8; 26 — Гарзде-1; 27 — Валдемарпилс-16; 28 — Дарте-19; 29 — Олайне-50; 30 — Балдоне; 31 — Вецуми; 32 — Балтинава-17; 33 — Берзини-33; 34 — Вилянны-11; 35 — Лудза-15; 36 — Нагли-106; 37 — Шкилтери-16; 38 — Бебрене-23; 39 — Даугавпилс-42; 40 — Малта-105; 41 — Шкяуне-103; 42 — Элерне-17; 43 — Краслава-104; 44 — Даугавпилс-10; 45 — Науойи-Акмяне-70; 46 — Ликенай-398; 47 — Паровея-9; 48 — Решутине-321; 49 — Салантай-59; 50 — Лигумай-45; 51 — Стационай-8; 52 — Нида-44; 53 — Светлогорск-1; 54 — Дворики-2; 55 — Шилуте-76; 56 — Западнославская-12; 57 — Таураге-83; 58 — Кункояй-12; 59 — Крякянава-7; 60 — Мядинникай-126; 61 — Лядай-179; 62 — Шаравай-427; 63 — Суткай-88; 64 — Буткунай-241; 65 — Свядасай-252; 66 — Куркляй-260; 67 — Гярконис-326; 68 — Шабалдаускай-258; 69 — Канюкай-261; 70 — Пусне-286; 71 — Зибалай-187; 72 — Римшенай-331; 73 — Палукне-282; 74 — Адутшкис-334; 75 — Кушлишкяй-339; 76 — Грибенай-290; 77 — Дубино-319; 78 — Купчели-325; 79 — Эйвидовичи-328; 80 — Дрисса-1СТ; 81 — Почтари-1; 82 — Шелково-6; 83 — Заскорки-2; 84 — Лиозно-1; 85 — Богушевск-1; 86 — Орша-2; 87 — группа скважин в окрестностях Браслава (Браслав-6, 7, 8, 14); 88 — Поставы-5; 89 — Глубокое-15, 18; 90 — Любуж-1; 91 — Чериков-1

Для извлечения чешуй из пород использовалась общепринятая методика кислотного растворения. Применялись муравьиная, монохлоруксусная кислоты для карбонатных и терригенно-карбонатных пород, а также перекись водорода для растворения глин, глинистых алевролитов и песчаников на глинистом цементе. Повышение эффективности дезинтеграции ряда пород переходного характера (мергели, карбонатные алевролиты) достигалось сочетанием разных реактивов. В случае необходимости смена реактива проводилась до 3 раз. Образцы (весом 300—500 г) дробились на мелкие куски (до 1 см³), помещались в лабораторные стаканы и заливались растворителем. Обычно использовался 30%-ный раствор монохлоруксусной, 5%-ный муравьиной или 15%-ный уксусной кислот. Через 1—2 сут раствор сливался, образцы отмучивались от глинистых частиц путем многократной промывки водой. Такой цикл обработки (иногда со сменой реактива) повторялся 3—4 раза. Затем образцы окончательно отмывались от глинистых частиц. Осадок наиболее глинистых и объемистых образцов с целью ускорения отмывки просеивался под струей воды ситом (\varnothing ячеек 0,1 мм). Отмытый осадок переливался в фарфоровые чашки, высушивался в сушильном шкафу при температуре 60 °С. Высушенная песчаная фракция осадка (0,1—2 мм) просматривалась под бинокуляром МБС-2. Чешуи акантодов отбирались вручную или отделялись от минералов легкой фракции в бромформе в стеклянных воронках по методике минералогического фракционирования.

Методика изучения чешуй акантодов. Отобранные чешуи изучались в морфологическом и гистологическом аспектах. Для определения вида необходимо знать пределы морфологической изменчивости чешуй. Массовый материал позволил составить морфологические «ряды» чешуй, отображающие пределы вариации каждого вида. Для составления «рядов» использовался материал одного или нескольких образцов того же стратиграфического уровня. Просмотр чешуй в анисовом масле под микроскопом и предварительное ознакомление с внутренним их строением исключают возможность попадания в морфологический «ряд» представителей другого рода и вида.

Микроструктура (гистология) чешуй исследовалась двумя способами — в шлифах и в анисовом масле. Применение последнего ограничено из-за неблагоприятной окраски многих чешуй и большой толщины основания и шейки. Поэтому изготавливались горизонтальные, вертикальные продольные и вертикальные поперечные срезы (шлифы). В ряде случаев хорошие результаты дало применение комбинированного способа: пришлифованная с одной стороны чешуя просматривалась в анисовом масле в проходящем свете.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЧЕШУЙ АКАНТОДОВ

Первое упоминание о неизвестных микроостатках рыб, впоследствии причисленных к чешуям акантодов, появилось в работе Х. Пандера (Pander, 1856). Первоначально они были отнесены к «целолепидам» (ныне телодонты) и принимались за остатки селахий. Подобных взглядов при-

держивался также И. Рогон (1893). Уже в то время были обнаружены два рода акантодов — *Gomphodus*, впоследствии переименованный В. Гроссом в *Gomphonchus*, и *Nostolepis*, широко распространенные в верхнесилурийских и нижнедевонских отложениях многих регионов. Х. Пандер стал основоположником исследования внутреннего строения чешуй в просветляющих жидкостях — метода, без которого немислимо сейчас изучение чешуй акантодов. Интересны исследования чешуй рыб, в том числе и акантодов, Е. Гудрича (Goodrich, 1907), выделившего три основных типа строения чешуй — плакоидный, космоидный и ганоидный. Рассматривая гистологическое строение чешуй акантодов, он приходит к выводу, что по важнейшим признакам: отсутствию пульпарной полости, характерному расположению дентиновых каналов в кроне, принципу роста — они более близки к ганоидному типу и резко отличаются от плакоидного. Однако работа Е. Гудрича еще долгое время была вне поля зрения других исследователей, и чешуи продолжали считать плакоидными зубами. В 1931 г. К. Хоппе (Hoppe, 1931) установил, что «зубчики» *Gomphodus* — не что иное, как чешуи акантодов.

С 30-х гг. XX в. начался качественно новый этап в изучении чешуй акантодов. Ф. Бротцен (Brotzen, 1934 a, b) и Ж. Леман (1937) описали ряд новых родов и видов акантодов из верхнесилурийских и нижнедевонских отложений. Особо ценны гистологические исследования Ф. Бротцена, установившего наличие двух принципиально различных типов строения чешуй — диплакантидного и акантоидного. В кроне чешуй рода *Diplacanthoides* (= *Nostolepis*) им было обнаружено особое вещество, содержащее костные клетки — *Schuppenzellsysteme*.

Дальнейшее изучение чешуй акантодов связано главным образом с многолетними исследованиями В. Гросса (Gross, 1947, 1956, 1971 a, 1973), окончательно обосновавшего наличие двух гистологических типов строения чешуй, названных «*Nostolepis*» и «*Acanthodes*» в отличие от наименований Ф. Бротцена. Автор выяснил, что чешуи рода *Diplacanthus* обладают строением типа «*Acanthodes*». Понимание гистологического типа «*Nostolepis*» совпало с пониманием Ф. Бротценом типа «*Diplacanthus*», за исключением рода *Diplacanthus*. Термин тип «*Diplacanthus*» был заменен тип «*Nostolepis*». В. Гросс (1971 a, 1973) детально исследовал чешуи обоих типов. У чешуй типа «*Nostolepis*» он отметил наличие в кроне своеобразной дентиновой ткани — *Stranggewebe* — с крупными ориентированными лакунами — *Stranglakunen* — и их отростками. Была разработана терминология описания внутреннего строения чешуй, даны исчерпывающие характеристики и проведена ревизия ранее выделенных родов и видов. В 1956 г. В. Гросс детально описал чешуи рода *Poracanthodes*, а в 1971 г. ревизовал род *Gomphodus*. Вместо *Gomphodus*, поскольку под этим названием еще до Х. Пандера были описаны зубы селахий [Reuss A., 1846], предложено *Gomphonchus*, и число видов сокращено до двух — *G. sandelensis* (Pander) и *G. hoppei* (Gross).

Чешуи акантодов среднедевонского возраста описаны в работе В. Гросса (1973), где приведены морфо- и гистологическая характеристики некоторых представителей родов *Cheiracanthus*, *Rhadinacanthus*, *Ptychodictyon*, *Diplacanthus*?, *Cheiracanthoides*. На основании гистологического

сходства и ввиду незначительных морфологических различий объединены виды *Cheiracanthoides* и *Helolepis*, ранее выделенные И. Веллсом (Wells, 1944), в единый вид *Cheiracanthoides comptus* Wells, а чешуи с гладкой, нескульптированной кроной, описанные К. Штауффером (Stauffer, 1938), — в один вид *Acanthodes? dublinensis* Stauffer. Большое количество материала В. Гросс собрал из валунов Северогерманской низменности, что не позволило ему указать более точную стратиграфическую приуроченность чешуй. Для ряда видов все-таки указывается возможное происхождение содержащих их валунов из среднедевонских наровских отложений Прибалтики.

В последнее время чешуи акантодов обнаружены во многих регионах. Из отложений нижедевонской формации Сен-Сенере описан новый вид *Nostolepis costata* [Goujet D., 1976]. Они известны из слоев Перне Франции [Goujet D., Blicek A., 1978], предположительно нижедевонских отложений Западной Австралии [Gross W., 1971], ниже- и среднедевонских отложений Шпицбергена [Ørvig T., 1969; Goujet D., Blicek A., 1977; Валюкявичюс Ю., 1979], Гренландии [Bendix-Almgreen S., 1974], Марокко [Lehman J.-P., 1974, 1976], Ирана и Афганистана [Janvier P., 1977; Blicek A. et al., 1980], США (кроме вышеупомянутых работ К. Штауффера и И. Веллса также De Windt J., 1974), Канады [Dineley D., 1966; Pageau Y., 1968, 1969; Bernacsek G., Dineley D., 1977] и др. Опубликованы также результаты исследований чешуй, где определены новые роды и виды акантодов нижедевонских отложений Арктической Канады [Vieth J., 1980].

В Советском Союзе, кроме Прибалтики, чешуи акантодов известны из среднедевонских отложений Белоруссии (Валюкявичюс, 1981 б), ниже- и среднедевонских отложений островов Советской Арктики [Марк-Курик Е., 1974; Марк-Курик Э., Новицкая Л. И., 1977; Матухин Р. Г. и др., 1982], верхнесилурийских и нижедевонских отложений Северного Тимана, Подолии, северо-востока СССР (Омулевские горы и Момский хребет), Печорского Урала, Средней Азии. Чешуи из этих регионов сейчас изучаются автором настоящей монографии.

Много сведений по чешуям содержится в работах, посвященных описанию цельных акантодов и вопросам систематики (Miles, 1966, 1973) или строению костной и дентиновой тканей у позвоночных (Ørvig, 1966, 1967, 1968). Все известные сведения по акантодам, в том числе и по чешуям, обобщены (Новицкая, Обручев, 1964; Denison, 1979).

СТРОЕНИЕ ЧЕШУИ

МОРФОЛОГИЯ

Акантоды — сравнительно высокоразвитая группа палеозойских рыб. Они обладали стройной веретеновидной формой тела, были, как правило, небольших размеров и хорошими пловцами. Тело было покрыто непрерывными рядами тесно прилегающих друг к другу мелких чешуй. В ископаемом материале акантоды представлены обычно разрозненными

чешуями, плавниковыми шипами и зубами. Чешуи акантодов сложены фосфатным веществом и состоят из трех морфологических элементов: выпуклого основания, более узкой шейки и плоской, расширенной и удлиненной кроны.

У среднедевонских чешуй одного вида внешняя форма, как правило, не отличается большим разнообразием. Незначительные пределы изменчивости большинства видов затрудняют установление приуроченности чешуй к различным частям тела рыб. Как показал опыт других исследователей, изучавших микроостатки рыб, в одном совместном захоронении обычно бывают представлены чешуи различных стадий роста, различных размеров животных и различного топографического местоположения на теле. О среднедевонских чешуях акантодов этого сказать нельзя. В пробах, как правило, находятся экземпляры разной величины (в пределах 0,1—2 мм), однако связано ли это с присутствием чешуй разных стадий роста или с размерами животных, установить не удается, — нет критериев для такой дифференциации.

Предположительно к головным отнесены чешуи с наиболее резко скульптурированной кроной, неправильной формы, реже асимметричной. Такие чешуи, как правило, массивные, высокие, толщина кроны увеличена. Туловищные чешуи обладают более удлиненной формой, «упорядоченной» скульптурой кроны, преимущественно в виде продольных гребней и борозд.

При изучении цельных экземпляров акантодов, однако, установлена существенная топографическая, возрастная и индивидуальная изменчивость чешуй, особенно у рода *Nostolepis* из верхнесилурийских и нижнедевонских отложений.

Величина чешуй акантодов наровского горизонта не может служить устойчивым диагностическим признаком, но все же она зависит от родовой и видовой принадлежности особи. Поэтому необходимо выяснить пределы величины чешуй каждого вида. Установлено, что в целом размеры чешуй колеблются в пределах 0,1—2 мм. Есть роды и виды, представленные преимущественно крупными (1—2 мм) — род *Nostolepis*, *Cheiracanthoides proprius* sp. nov., или преимущественно мелкими чешуями (0,1—0,5 мм) — *Cheiracanthoides comptus* Wells, роды *Cheiracanthus*, *Markacanthus*.

Крона у большинства чешуй симметричная, ромбовидная, нередко слабо округленная. Округлые, овальные, многоугольные и асимметричные формы встречаются редко. Поверхность кроны может быть ровная, плоская или слабо выпуклая, с опущенными передним и боковыми отделами. Задний ее отдел, как правило, вытянут и выступает за край основания.

Лучшим диагностическим признаком среди морфологических является скульптура кроны, хотя придавать ему исключительное значение не следует. Чешуи могут обладать тождественной морфологией, включая и скульптурированность кроны, и резко отличаться по гистологическому строению (*Cheiracanthus intricatus* sp. nov., *Rhadinacanthus balticus*? Gross). В таких случаях при идентификации вида преимущество отдавалось гистологическому строению как наиболее важному из всех диагностических признаков.

Скульптура на кроне чешуй меняется в широких пределах: может быть сильно расчлененной (рис. 7*), с многочисленными радиальными или продольными высокими гребешками и желобовидными узкими бороздами между ними (*Diplacanthus? carinatus* Gross) или быть представленной более однообразными, продольными, менее рельефными гребешками (роды *Cheiracanthoides*, *Cheiracanthus*, *Rhadinacanthus*, *Markacanthus*), зачастую постепенно конвергирующими в заднем отделе кроны. Некоторые виды хейракантид (*C. longicostatus* Gross, *C. talimae* sp. nov., *C. crassus* sp. nov.) имеют резко выступающий, крупный медиальный гребень, который может быть расчленен глубокой бороздой на две части (*C. longicostatus* Gross) (рис. 12). *Nostolepis kernavensis* sp. nov. выделяется среди всех чешуй постоянным числом (три—пять) продольных очень грубых и широких гребней, как правило, одинаково хорошо выраженных на протяжении всей кроны (рис. 1). Скульптура на кроне чешуй *Ptychodictyon sulcatum* Gross представлена радиальными, сходящимися в медиальной части тонкими бороздками, расположенными в виде «опрокинутой елки». У *Acanthodes?* и *Minioracanthus* гладкая, нескulptированная крона. По протяженности крона всегда превышает размеры основания и шейки, за исключением *Acanthodes? sp. B*, у которого плоскость кроны не выражена, и она неотделима от шейки.

Чешуи отрядов *Diplacanthiformes* и *Acanthodiformes*, как правило, имеют хорошо выраженную шейку. Она различной высоты, тонкая, в плане ромбовидной формы. Исключение — чешуи *Cheiracanthus talimae* sp. nov., у которых шейка низкая и крона как бы насажена непосредственно на основание. Этим они напоминают представителей отряда *Climatiiformes* (роды *Nostolepis*, *Minioracanthus*). Стенки шейки обычно гладкие, а у *Ptychodictyon* и *Cheiracanthus* с вертикальными бороздками. Среди чешуй родов *Cheiracanthus*, *Ptychodictyon*, *Diplacanthus* и *Acanthodes?* отмечены экземпляры с двумя округлыми или продолговатыми отростками на заднебоковых стенках шейки.

Основание чешуй обычно хорошо обособленное, выпуклое. Чешуи рода *Minioracanthus* резко выделяются среди всех остальных плоским, часто вогнутым, маленьким основанием. Основание преимущественно ромбовидное, реже овальное или неправильно-четырёхугольное. Нередко длинная ось его проходит поперек чешуи. Наиболее утолщенная часть основания (макушка) может быть расположена в центральном отделе или смещена вперед (рис. 16), быть острой или сильно округленной. У чешуй отряда *Climatiiformes* основание сильно сдвинуто вперед и выступает за передний край кроны. Подобное расположение основания наблюдается также у *Cheiracanthus talimae* sp. nov. и не отмечено среди остальных представителей отряда *Acanthodiformes*.

* В этой главе все ссылки делаются на палеонтологические рисунки, помещенные в конце книги.

По особенностям формирования и внутреннему строению чешуи акантодов являются своеобразными одонтокомплексами суперпозиционного и отчасти ареального типа роста. Закладка «эмбриональной чешуи» на границе эпидермиса и мезодермы обуславливает разную природу тканей основания и кроны.

Основные положения гистологической структуры чешуй акантодов разработаны в исследованиях Ф. Бротцена (Brotzen, 1934 a, b) и особенно В. Гросса (Gross, 1947, 1971, 1973). Ими установлено наличие двух различных типов строения чешуй: ностолепидного (в первичном понимании диплакантидного) и акантодидного. Терминология внутренней структуры чешуй, которая использована нами в работе, разработана В. Гроссом.

В отложениях нарровского горизонта Главного девонского поля установлено наличие чешуй обоих гистологических типов строения — «*Nostolepis*» и «*Acanthodes*», а также третьего типа, именуемого нами «*Diplacanthus*».

Чешуи гистологического типа «*Nostolepis*» состоят из основания низкопирамидальной формы, сложенного костной тканью с многочисленными костными клетками, и кроны с шейкой, сложенными мезодентиновой тканью, также содержащей костные клетки и лакуны — расширения дентиновых каналов. В. Гросс (Gross, 1971) отмечает, что мезодентин выражен только в поверхностных частях пластин нарастания, а также слагает передний отдел кроны чешуй ностолепидного типа строения. Он применяет термин *Stranggewebe* для обозначения дентиновой ткани заднего отдела кроны с горизонтально ориентированными продолговатыми лакунами у ностолепидных чешуй. Мезодентином нами названа также и ткань с ориентированными лакунами (= *Stranggewebe*, по Гроссу). Таким образом, выделяем три разновидности мезодентина, строго приуроченные к определенным частям чешуй: наиболее простая — без лакунообразных расширений, но с характерным ветвлением дентиновых канальцев, вторая — с крупными полигональными, неориентированными лакунами и третья — *Stranggewebe*.

Поверхностный слой каждой пластины нарастания кроны сложен наиболее простой разновидностью мезодентина. Отмечается густая сеть узких, сложно переплетающихся дентиновых канальцев, поднимающихся обычно перпендикулярно вверх от основных сосудистых каналов (рис. 5, фиг. 6 а, б). Иногда весь передний отдел кроны образован мезодентином такой структуры. В вертикальных срезах чешуй вырисовывается густая сеть восходящих дентиновых каналов. Они более широкие в приустьевых частях и узкие, беспорядочно переплетенные в более поверхностных слоях. Отмечаются различия структуры дентиновых канальцев более ранних, внутренних, пластин нарастания и более поздних, поверхностных.

Вторая разновидность мезодентина — с многочисленными крупными полигональными лакунами и их отростками — развита в периферийных частях каждой из пластин нарастания кроны (рис. 2, фиг. 6 в). Подобная мезодентиновая ткань иногда заполняет всю толщину пластин на-

растания в передней части кроны чешуй *Cheiracanthoides proprius* sp. nov. Крупные лакуны соединяются тонкими жгутообразными дентиновыми канальцами.

Третья разновидность мезодентина — с крупными, горизонтально ориентированными лакунами — слагает обособленную часть заднего отдела шейки и кроны чешуй этого гистологического типа. Лакуны связаны с восходящими сосудистыми каналами и располагаются между ними в каждой пластине нарастания. В отличие от первых двух разновидностей дентиновые отростки лакун отсутствуют или малочисленные и короткие, также преимущественно горизонтально ориентированные. Такая ткань может целиком слагать всю толщину пластин, особенно в заднем отделе кроны. Иногда в периферийных частях пластин имеется кайма из мезодентина второй разновидности.

Для чешуй гистологического типа «*Nostolepis*» характерно развитие в шейке и внутренних уровнях кроны системы основных (магистральных) циркулярных и радиальных сосудистых каналов. Наиболее отчетливо они выражены в шейке над поверхностью основания. У ностолепидных чешуй в шейке и внутренних уровнях кроны присутствуют костные клетки, что отличает их от чешуй других гистологических типов.

Основание чешуй этого типа, как и кроны, сложено концентрически перекрывающимися пластинами, состоящими из костной ткани с многочисленными костными клетками. Клетки снабжены короткими отростками (*Zellausläufer*, по Гроссу). В отличие от гистологического типа «*Acanthodes*», в основании ностолепидных чешуй нет тонких извилисто-прерывистых канальцев.

Наряду с наиболее распространенным суперпозиционным ростом чешуй (когда каждая последующая пластина как кроны, так и основания полностью перекрывает всю площадь предыдущей) у представителей гистологического типа «*Nostolepis*» отмечен также и ареальный тип роста (каждая последующая пластина кроны перекрывает лишь боковые части предыдущей). Такой рост установлен (Gross, 1971) у *Nostolepis robusta* (Brotzen).

Чешуям гистологического типа «*Acanthodes*» свойствен суперпозиционный тип роста. В отличие от ностолепидного типа, пластины кроны здесь намного тоньше и более многочисленные. Крона чешуй сложена дентином. В поверхностных частях пластин нарастания кроны, а иногда во всей их толщине (*Cheiracanthus intricatus* sp. nov., *Acanthodes?* sp. C) развита бесканальная эмалеподобная ткань — дуродентин (рис. 20, фиг. 1 а, б). Как и у гистологического типа «*Nostolepis*», в шейке и кроне чешуй отчетливо обособлены крупные циркулярные и радиальные сосудистые каналы. В отличие от типа «*Nostolepis*», выделяются два участка основного их сосредоточения. Первый располагается над поверхностью основания. Каналы здесь наиболее крупные. Радиальные каналы, пронизывающие шейку снаружи и направленные центростремительно, иногда очень сложные, многоветвистые (рис. 17, фиг. 6). Второй участок развит на месте перегиба, где пластина шейки переходит в горизонтальную пластину кроны. Циркулярные, радиальные и восходящие каналы здесь могут образовывать крупные, сложные «узлы». В отличие от носто-

лепидных, у чешуй типа «*Acanthodes*» лучше выражены восходящие дентиновые каналы, поднимающиеся от радиальных и циркулярных. Они крупные, длинные и прямые, реже слабоветвистые. В вертикальных срезах отчетливо вырисовывается строгая их приуроченность к каждой пластине нарастания (рис. 25, фиг. 1). Горизонтальные дентиновые каналы поверхностного слоя кроны длинные, направленные центростремительно, неодинаковой ветвистости. У чешуй *Cheiracanthus intricatus* sp. nov. (рис. 20) отмечена своеобразная структура восходящих дентиновых каналов и их отростков. Под сравнительно мощным слоем дуродентина, слагающего несколько поверхностных пластин кроны, располагается слой дентина, густо пронизанного восходящими каналами с многочисленными дентиновыми отростками. Эти каналы сложно переплетаются, напоминая простейшую разновидность мезодентина.

Среди всех остальных представителей этого гистологического типа строения резко выделяется необычной шириной циркулярных каналов в кроне *Maracanthus costulatus* gen. et sp. nov. Каналы часто распадаются на дугообразные участки и содержат пучки дентиновых канальцев (рис. 22, фиг. 5 б).

Чешуи гистологического типа «*Acanthodes*», как правило, имеют наиболее сложно построенную «эмбриональную чешую» (самую раннюю из всех пластин нарастания). Пронизывающие ее сосудистые каналы многочисленные, широкие и ветвистые, особенно у рода *Cheiracanthus*.

Бесклеточная костная ткань основания пронизана большим числом мелких, извилистых канальцев неопределенного генезиса. Канальцы отходят преимущественно вниз от основных сосудистых каналов шейки. Шарпеевы волокна отчетливые, образуют изопединовую полосчатость.

Чешуи, относящиеся к гистологическому типу «*Diplacanthus*», по внутреннему строению более близки к типу «*Acanthodes*», а не «*Nostolepis*», как отмечалось ранее Р. Майлзом (Miles, 1966). По некоторым признакам чешуи этого типа занимают промежуточное положение между типами «*Nostolepis*» и «*Acanthodes*». В отличие от ностолепидных, в основании чешуй типа «*Diplacanthus*» костные клетки не обнаружены. Оно сложено бесклеточной костной тканью, притом, в отличие от типа «*Acanthodes*», пронизано многочисленными крупными, поднимающимися от его наружной поверхности, сосудистыми (?) каналами (рис. 8), иногда ветвистыми, как в кроне (чешуи рода *Diplacanthus*?). Восходящие каналы шейки чешуй менее отчетливы, чем у типа «*Acanthodes*», но резко отличаются от ностолепидных. Нередко они усложнены лакунообразными расширениями. Дентиновая ткань кроны пронизана многочисленными горизонтальными каналами с лакунами. Они устремлены к заднему отделу кроны и могут располагаться параллельно или размещаться радиально (как у *Diplacanthus? carinatus* Gross), повторяя рисунок скульптуры кроны. Такие каналы установлены даже на самых поверхностных уровнях кроны (рис. 11, фиг. 5 б, в). По этому признаку ткань напоминает мезодентин.

Очень своеобразным гистологическим строением выделяются чешуи рода *Ptychodictyon*. У них отмечены сложные системы поровых и слизистых каналов. Примечательно, что поровые каналы функционально

действуют только в самой поверхностной пластине кроны (Gross, 1973), а в более ранних они замещаются дентином (дентеоны, по Гроссу). Для *P. sulcatum* Gross характерна своеобразная мезодентиноподобная ткань, пронизанная в каждой пластине нарастания кроны обильными короткими, устремленными вверх дентиновыми канальцами. Последние формируются обособленными одонтобластиками, располагающимися в базисных частях пластин (рис. 9, фиг. 5 б). Очень широкий основной канал «эмбриональной чешуи», в отличие от ветвистого, сложного, развитого у типа «*Acanthodes*», превращен в полость.

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ СРЕДНЕДЕВОНСКИХ АКАНТОДОВ

Существующая систематика акантодов разработана на основе строения цельных экземпляров (головного отдела, плечевого пояса, плавниковых шипов и др.), происходящих главным образом из олдреда Британских островов. Имеется несколько точек зрения на выделение таксонов более высокого ранга. История развития взглядов на систематику акантодов приведена в литературе (Denison, 1979). Нет необходимости подробно останавливаться на ней, изложим лишь свои взгляды на выделение некоторых таксонов более высокого ранга, при этом подчеркиваем, что выводы базируются исключительно только на строении чешуй.

Одна из наиболее полных систем была предложена Л. С. Бергом в 1940 и 1955 гг. Она принята нами за основу. В ней класс *Acanthodii* подразделен на семь отрядов: *Climatiiformes*, *Mesacanthiformes*, *Ischnacanthiformes*, *Gyracanthiformes*, *Diplacanthiformes*, *Cheiracanthiformes*, *Acanthodiformes*. Отряды *Mesacanthiformes*, *Ischnacanthiformes* и *Gyracanthiformes* не будут рассматриваться, поскольку чешуи их представителей в большинстве случаев детально не изучались. В среднедевонских отложениях Главного девонского поля чешуи акантодов, принадлежащих к этим отрядам, не установлены. В отдельный отряд Л. С. Берг выделил *Diplacanthiformes*, что, на наш взгляд, очень важно. В последующем авторы склонны были выделять подотряд *Diplacanthoidei* в составе отряда *Climatiiformes* (Miles, 1966, 1973) или, если и выделяют отряд *Diplacanthida* (Новицкая и Обручев, 1964), то объединяют в нем семейства *Diplacanthidae* и *Climatiidae*. Аналогичная точка зрения высказана и в последней сводке по акантодам (Denison, 1979), где оба семейства помещены в отряд *Climatiida*. Автор указывает, что акантоды обоих семейств роднит облик чешуй, наличие измененных чешуй, тессер на голове и хорошо выраженный плечевой пояс. Притом *Climatiidae* могут рассматриваться как предковое семейство акантодов или допускается параллельное, несколько специализированное развитие обоих.

Ныне установлено, что чешуи, условно относимые к диплакантидам (*Diplacanthus? carinatus* Gross), не обладают столь родственными признаками с чешуями климатиид. Исследованиями В. Гросса (Gross, 1947, 1971, 1973) установлены большие различия в их гистологическом строении: чешуи сем. *Climatiidae* сложены по гистологическому типу «*Nosto-*

lepis», а у диплакантидных чешуй костная ткань основания не содержит костных клеток, мезодентин в кроне более простого строения и совсем отсутствует его разновидность с крупными, горизонтально ориентированными лакунами.

Р. Майлз указывает (Miles, 1966, с. 169), что *Diplacanthus* помещен им в отряд *Climatiiformes* еще и по наличию чешуй модифицированного типа «*Nostolepis*», хотя он устанавливает также ряд существенных различий в строении внутреннего скелета рыб. На этом основании в отряде *Climatiiformes* автор выделяет два подотряда: *Climatioidei* и *Diplacanthoidei*. Установить сходство гистологического строения чешуй затруднительно из-за возможной ошибки номенклатурного характера. Чешуи, описанные В. Гроссом как *Diplacanthus? carinatus* Gross (Gross, 1973), в действительности могут не принадлежать роду *Diplacanthus* (на возможность этого указывает и сам автор).

Выделенные Л. С. Бергом отряды *Cheiracanthiformes* и *Acanthodiformes* всеми последующими авторами объединяются в один отряд *Acanthodiformes* с семействами *Cheiracanthidae* и *Acanthodidae*. Чешуи представителей обоих семейств схожи по гистологическому строению (тип «*Acanthodes*») и обнаруживают много общего в деталях строения дентиновой ткани кроны.

Приведенная ниже система в большей степени соответствует системе, основанной на строении внутреннего скелета достоверных акантодов, и дополнена данными изучения гистологического строения чешуй.

Класс *Acanthodii* Berg, 1922

Отряд *Climatiiformes* Berg, 1940

Семейство *Climatiidae* Berg, 1940: роды *Nostolepis* Pander, 1856; *Cheiracanthoides* Wells, 1944; *Minioracanthus* gen. nov.; *Laliacanthus* Karatajūtė-Talimaa (1981); *Watsonacanthus* Valiukevičius, 1979

Отряд *Diplacanthiformes* Berg, 1940

Семейство *Diplacanthidae* Woodward, 1891: роды *Diplacanthus* Agassiz, 1844; *Ptychodictyon* Gross, 1973; *Rhadinacanthus* Traquair, 1888

Отряд *Acanthodiformes* Berg, 1940

Семейство *Cheiracanthidae* Berg, 1940: роды *Cheiracanthus* Agassiz, 1835; *Markacanthus* gen. nov.; *Isodendracanthus* Valiukevičius, 1979; *Ectopacanthus* Valiukevičius, 1979

Семейство *Acanthodidae* Agassiz, 1844: род *Acanthodes* Agassiz, 1833.

Все таксономические единицы характеризуются по особенностям гистологического строения чешуй. Морфологические же признаки более существенную роль играют лишь при выделении таксонов самого низкого ранга — родов и видов.

Характеристика отрядов основывается на общем типе гистологического строения чешуй: отряд *Climatiiformes* — тип «*Nostolepis*», отряд *Acanthodiformes* — тип «*Acanthodes*». У среднедевонских акантодов нами выявлен третий тип гистологического строения — «*Diplacanthus*» — и на этом основании выделен отряд *Diplacanthiformes*.

Характеристика семейств основана на более подробных деталях внутреннего строения чешуй: разновидности дентиновой ткани в кроне и соотно-

шении разных ее модификаций, наличии или отсутствии поровых каналов, принципе расположения главных сосудистых каналов в шейке и кроне, строении «эмбриональной чешуи» и ткани основания.

При характеристике рода необходимо учитывать: 1) наличие и расположение скульптурных элементов на кроне чешуй; 2) общий облик чешуй и соотношение отдельных морфологических элементов; 3) степень сложности дентиновых каналов; 4) соотношение дентина и дуродентина в пластинах нарастания кроны; 5) детали строения основания: количество, форму костных клеток и их отростков у чешуй типа «*Nostolepis*» и длину, характер извилистости, густоту канальцев у чешуй гистологического типа «*Acanthodes*».

Характеристика вида основана на выявлении пределов морфологической изменчивости чешуй. Для этой цели составлены ряды последовательно изменяющихся форм, притом главным признаком служила изменчивость скульптуры на кроне. В гистологическом строении необходимо учитывать все детали структуры дентиновых каналов кроны: характер их расположения в самом поверхностном слое и изменение облика во внутренних; густоту, извилистость, ветвистость и расположение отростков дентиновых каналов в каждой пластине нарастания; степень их выдержанности или прерывистости (толщину, длину). Характерным показателем в ряде случаев является расположение радиальных каналов в нижней части шейки чешуй.

Отряд *Climatiiformes* Berg, 1940. Чешуи преимущественно крупные, с сильно выпуклым основанием. Крона с продольными грубыми гребешками и широкими бороздками, реже гладкая. Шейка низкая, слабо выраженная. Гистологическое строение типа «*Nostolepis*». Одно семейство.

Сем. *Climatiidae* Berg, 1940. Крона чешуй сложена мезодентином нескольких разновидностей. Хорошо выражен мезодентин с крупными горизонтально ориентированными лакунами в заднем отделе чешуй. Пластинчатая кость основания с крупными костными клетками. Суперпозиционный и ареальный тип роста чешуй.

В состав семейства включены роды: *Nostolepis* Pander, 1856; *Cheiracanthoides* Wells, 1944; *Laliacanthus* Karatajūtė-Talimaa (1981); *Watsonacanthus* Valiukevičius, 1979 и *Minioracanthus* gen. nov. Роды *Laliacanthus* и *Watsonacanthus* в настоящей работе не рассматриваются. Первый, представленный единственным видом *Laliacanthus singularis* Karatajūtė-Talimaa (1981), встречен в отложениях пярнуского и резекненского горизонтов Прибалтики и Белоруссии, а второй известен из основания серии Грей-Хук Западного Шпицбергена и описан как *Watsonacanthus oervigi* Valiukevičius, 1979.

Отряд *Diplacanthiformes* Berg, 1940. Чешуи со сложно скульптурированной кроной в виде радиальных или продольных гребешков, реже гладкой. Гистологическое строение типа «*Diplacanthus*». Одно семейство.

Сем. *Diplacanthidae* Woodward, 1891. Крона чешуй сложена мезодентином. Бесклеточная костная ткань основания пронизана крупными сосудистыми (?) каналами. Суперпозиционный тип роста чешуй.

В состав семейства включены роды: *Ptychodictyon* Gross, 1973; *Diplacanthus* Agassiz, 1844 и *Rhadinacanthus* Traquair, 1888.

Родственные связи между *Diplacanthus* и *Rhadinacanthus* не вызывают сомнений, так как установлены по строению внутреннего скелета рыб. Чешуи рода *Ptychodictyon* по микростроению значительно отличаются (наличие системы слизистых и поровых каналов и др.), и их систематическое положение не совсем ясно. В дальнейшем возможно подразделение на два семейства.

Отряд *Acanthodiformes* Berg, 1940. Чешуи различного морфологического облика, корона от резко скульптурированной продольными гребешками до гладкой. Гистологическое строение типа «*Acanthodes*». Два семейства.

Сем. *Cheiracanthidae* Berg, 1940. Чешуи с продольными, часто конвергирующими гребешками и бороздками на короне. Один или два более крупных центральных гребня. Корона сложена бесканальным эмалеподобным дентином и дентином особой разновидности (?промежуточная форма между орто- и мезодентином). Крупные восходящие дентиновые каналы, поднимающиеся от сложных радиальных и циркулярных.

В семейство включены роды: *Cheiracanthus* Agassiz, 1835; *Markacanthus* gen. nov.; *Isodendracanthus* Valiukevičius, 1979 и *Ectopacanthus* Valiukevičius, 1979. Два последних обнаружены в серии Грей-Хук Западного Шпицбергена и представлены соответственно видами *Isodendracanthus ramiformis* Valiukevičius, 1979 и *Ectopacanthus cristiformis* Valiukevičius, 1979.

Сем. *Acanthodidae* Agassiz, 1833. Чешуи с гладкой, нескульптурированной короной. Гистологическое строение типа «*Acanthodes*». Многочисленные тонкие пластины нарастания короны сложены дентином и бесканальным эмалеподобным дентином. Суперпозиционный тип роста чешуй.

Семейство представлено предположительно одним родом, который традиционно определен нами как *Acanthodes*?. Выделены четыре разновидности чешуй и обозначены *Acanthodes*? sp. A, *Acanthodes*? sp. B, *Acanthodes*? sp. C, *Acanthodes*? sp. D. В последнее время (Denison, 1979) принадлежность таких чешуй к роду *Acanthodes* Agassiz, 1833 отрицается.

ОПИСАНИЕ ЧЕШУЙ

КЛАСС ACANTHODII BERG, 1922

ОТРЯД CLIMATIIFORMES BERG, 1940

СЕМ. CLIMATIIDAE BERG, 1940

РОД NOSTOLEPIS PANDER, 1856

Типовой вид — *Nostolepis striata* Pander, 1856. S₂, охесаареский горизонт (K₄) о-ва Сааремаа.

Диагноз. Крупные чешуи с параллельными или сходящимися к заднему отделу короны грубыми гребешками и широкими бороздами. Осно-

вание сильно выпуклое. Шейка низкая или почти совсем не выражена. Крона сложена мезодентином двух-трех разновидностей, содержит лакуны и костные клетки. Развита крупная циркулярная и радиальная сосудистые каналы. Костная ткань основания с крупными костными клетками, располагающимися ориентированно по пластинам нарастания.

Видовой состав. Кроме типового вида, еще известны: *N. robusta* (Brotzen), 1934, диттонские валуны Германии; *N. gracilis* Gross, 1947, валуны бейрихиевого известняка (S_2) Германии; *N. costata* Goujet, 1976, Франция, Армориканский массив, низы формации Сен-Сенере, верхний лохов, D_1 ; *N. applicata* Vieth, 1980, *N. arctica* Vieth, 1980, *N. multicostata* Vieth, 1980 — все из нижнего девона Арктической Канады; *N. kernavensis* sp. nov., кярнавская свита наровского горизонта и ее возрастные аналоги в Прибалтике, Белоруссии и Ленинградской обл.

Сравнение. От других родов семейства отличается по скульптуре кроны. В гистологическом строении различия незначительные: по расположению дентиновых канальцев, количеству костных клеток, форме и расположению участков концентрации лакун в мезодентиновой ткани кроны.

Геологическое и географическое распространение. Чешуи рода *Nostolepis* широко распространены в верхнесилурийских и нижнедевонских отложениях Главного девонского поля, Подолии, Северной Земли, Шпицбергена, Северо-Востока СССР, Тимано-Печорской провинции, Швеции, Канады, нижнедевонской формации Сен-Сенере Франции и др. Самый молодой представитель этого рода установлен в верхней части наровского горизонта (D_2 , эйфель) Прибалтики, Белоруссии и Ленинградской обл. РСФСР.

NOSTOLEPIS KERNAVENSIS SP. NOV.

Табл. I, фиг. 9—13; табл. III, фиг. 17; табл. VIII, фиг. 6; табл. XIV, фиг. 4—5; рис. 1; рис. 2; рис. 5, фиг. 6—7*.

Название вида — от местности Кярнаве (Kernavė — лит.), где чешуи впервые обнаружены.

Голотип. ЛитНИГРИ, чешуя № 45-1071 (табл. I, фиг. 11). Литва, скв. Шаравай-427, глуб. 309,4 м; D_2 , эйфель, верхненаровский подгоризонт, кярнавская свита.

Диагноз. Крупные (до 1,7 мм), удлиненные чешуи. Крона с тремя-пятью продольными гребнями, расположенными параллельно или в заднем отделе постепенно попарно сходящимися. Шейка низкая. Основание сильно выпуклое. Костные клетки в основании многочисленные, полигональные, с короткими тонкими отростками. В кроне развиты все три разновидности мезодентиновой ткани. Циркулярные и радиальные каналы крупные. Каналы, пронизывающие основание, отсутствуют.

Описание. Морфология. Преобладают крупные чешуи (0,7—1,7 мм), но встречаются также и мелкие (около 0,15 мм). Крона варьирует от правильно-ромбовидной (рис. 1, фиг. 3, 14) до овальной (рис. 1, фиг.

* В этой главе все ссылки делаются на палеонтологические рисунки, помещенные в конце книги.

9—13). На кроне три—пять продольных грубых гребней с широкими бороздами между ними. Гребни острые, лишь у старых чешуй сглаженные. Иногда медиальная борозда значительно шире остальных (табл. I, фиг. 12). Гребни протягиваются через всю крону, расположены параллельно или в заднем отделе веерообразно сближены. У редких чешуй соседние гребни в заднем отделе кроны попарно сходятся (табл. I, фиг. 11). Основание чешуй сильно выпуклое, ромбовидное. Макушка основания округленная и сдвинута за передний край кроны (рис. 1, фиг. 6 б). Шейка низкая (высота ее обычно меньше половины толщины основания), часто совсем слабо выраженная.

Гистология. Две—четыре толстые, суперпозиционно перекрывающиеся пластины роста кроны. Дентиновая ткань поверхностного слоя кроны пронизана многочисленными узкими дентиновыми каналцами. Они поднимаются под прямым углом от крупных и сложных циркулярных и радиальных каналов (рис. 2, фиг. 2 а, б; фиг. 4 б; рис. 5, фиг. 6 а, б). Последние располагаются в базисных частях каждой из пластин. Дентиновые каналцы около устьев с главными каналами (в нижних частях пластин) имеют очень сложный рисунок. Они переплетаются между собой, образуя густую сеть (рис. 2, фиг. 4 б, в; рис. 5, фиг. 6 б), часто имеют лакунообразные расширения (вторая разновидность мезодентина). Канальцы различных пластин нарастания кроны разного облика: в самых внутренних, наиболее ранних, они сложные, расчлененные (рис. 2, фиг. 4 в), а в более поздних — упорядоченные и выдержанные. В самой поверхностной пластине каналцы, не доходя до ее поверхности, характерно разветвляются (рис. 5, фиг. 6 б). Мезодентиновая ткань с крупными ориентированными лакунами — *Stranggewebe* (Gross, 1971) — слагает задний отдел кроны, изредка захватывая и «эмбриональную чешую». Горизонтально ориентированные лакуны (*Stranglakunen*, по Гроссу) содержат короткие и утолщенные отростки (рис. 2, фиг. 1 б, 6 в). Основание чешуй сложено пластинчатой костной тканью и содержит множество костных клеток, расположенных большей частью ориентированно по пластинам нарастания. Клетки крупные, полигональные (рис. 5, фиг. 7), соединяются между собой тонкими отростками. Содержание костных клеток около «эмбриональной чешуи» увеличено. Шарпеевы волокна отчетливые.

Сравнение. Чешуи *N. kernavensis* sp. nov. отличаются от всех известных видов *Nostolepis* постоянным количеством продольных гребней на кроне и характером их расположения. Внешне чешуи нового вида немного напоминают *Nostolepis costata* Goujet, однако отличаются от нее скульптурой заднего отдела кроны: у *N. costata* продольные гребни, как правило, в этой части сходятся (Goujet, 1976; pl. 62, fig. 1—10). Часть чешуй этого вида в заднем отделе кроны вообще лишена скульптуры.

Микростроение чешуй *N. kernavensis* sp. nov. по ряду особенностей отличается от других известных видов. От *N. costata* отличается строением мезодентина в кроне. Восходящие каналы в шейке *N. kernavensis* более упорядоченные и узкие, а костных клеток в кроне значительно меньше. Мезодентин с крупными ориентированными лакунами у *N. costata* почти не выражен (Goujet, 1976; text fig. 55), а дентиновые каналцы

в каждой пластине кроны расположены отдельными пучками. С *Nostolepis striata* Pander новый вид роднит наличие схожего мезодентина с ориентированными лакунами в заднем отделе кроны. Основные каналы (особенно восходящие в области шейки и радиальные) у *N. striata* имеют иной характер расположения и значительно крупнее (Gross, 1971; Abb. 1, Fig. D; Abb. 3, Fig. C). От двух других видов — *Nostolepis robusta* (Brotzen) и *N. gracilis* Gross — чешуи *N. kernavensis* отличаются как по морфологическим, так и по гистологическим признакам. У *N. robusta* иной характер роста чешуй. Чешуи *N. gracilis* содержат крупные поры и поровые каналы, пронизывающие шейку и крону.

Геологическое и географическое распространение. Средний девон, эйфельский ярус, наровский горизонт, верхний подгоризонт, кярнавская свита и ее возрастные аналоги: верхняя часть городенкинской подсвиты Эстонии, костюковичская свита Белоруссии, верхи хотнежской пачки и основание лужских слоев Ленинградской обл. РСФСР.

Материал. Вид обычно представлен в пробах немногочисленными экземплярами. В коллекции более ста чешуй.

РОД CHEIRACANTHOIDES WELLS, 1944

Типовой вид — *Cheiracanthoides comptus* Wells, 1944. Основание среднего девона (эйфель) США и Канады: Columbus, Delaware, Jeffersonville, Boyle limestones.

Диагноз. Крупные ромбовидные чешуи. Гребешки и бороздки выражены только в передней части кроны. Шейка низкая, но отчетливая. Крона сложена мезодентином трех разновидностей. Крупные радиальные, циркулярные и восходящие сосудистые каналы. Отчетливый мезодентин с крупными ориентированными лакунами в заднем отделе кроны. Пластинчатая костная ткань основания с многочисленными костными клетками.

Видовой состав. Кроме типового, еще один вид — *Cheiracanthoides progius* sp. nov. из отложений верхненаровского подгоризонта Главного девонского поля.

Сравнение. По морфологическим признакам чешуи обособлены и легко отличимы. Гистологическое строение имеет много общего с представителями рода *Nostolepis*.

Геологическое и географическое распространение. Нижний девон и основание среднего девона (эйфель), пярнуский и резекненский горизонты и нижненаровский подгоризонт Главного девонского поля, гротовская, вечернинская, урультунская и сарыньская свиты (D₁—D₂) Омудевских гор и Момского хребта (Северо-Восток СССР), нижний девон и основание среднего девона Северной Земли, Шпицбергена, США и Канады.

Табл. III, фиг. 19; табл. VIII, фиг. 4—5; рис. 3, фиг. 1—7.

Cheiracanthoides comptus: Wells, 1944, pl. 2, fig. 17—25; pl. 6, fig. 3—4; text fig. 4a—g; Gross, 1973, Taf. 26, Fig. 23—26; Taf. 27, Fig. 1—7; Abb. 4—5; Abb. 6, Fig. A—C.

Cheiracanthoides comus: Wells, 1944, pl. 2, fig. 26—27; pl. 6, fig. 2; text fig. 4h.

Cheiracanthoides venustus: Wells, 1944, pl. 2, fig. 28—32; text fig. 4i; Legault, 1968, pl. 2, fig. 13; pl. 3, fig. 5—8.

Cheiracanthoides breviplicatus: Wells, 1944, pl. 2, fig. 33; text fig. 4f, k.

Helolepis bellarugosus: Wells, 1944, pl. 2, fig. 34—36; text fig. 5c—e.

Helolepis venustuloides: Wells, 1944, pl. 2, fig. 37—38; text fig. 5a—b.

Диагноз. Чешуи длиной до 3 мм (в отложениях наровского горизонта представлены мелкими формами — до 0,6 мм). Крона ромбовидная, овальная или ромбовидно-удлиненная. На кроне гребешки и бороздки выражены только в передней части, к задней конвергируют. Шейка умеренной высоты. Основание правильной ромбовидной формы. Самый верхний слой дентина в кроне с несколькими продольными каналами, густо переплетенными дентиновыми отростками. В кроне и шейке отчетливо обособлены участки, сложенные мезодентином трех разновидностей. Крупные дентиновые каналы — радиальные и восходящие. В основании и шейке обильные костные клетки.

Описание. *Морфология.* Однообразные мелкие чешуи (длиной до 0,6 мм). Крона округленно-ромбовидная до овальной, с расширенным передним краем. На кроне 6—11, реже до 13 коротких невысоких гребешков и узких борозд, располагающихся слабо веерообразно. У переднего края кроны они выражены лучше, а к середине постепенно затухают. Задний отдел кроны гладкий. Шейка гладкая, тонкая, в плане ромбовидная. Основание умеренно или слабо выпуклое, округленно-ромбовидное. Ширина его примерно соответствует максимальной ширине кроны. Макушка расположена в центральной части или слегка сдвинута к переднему краю чешуи.

Гистология. Поверхностный слой из более простого мезодентина. Под каждой бороздкой расположены 1—3 более широких горизонтальных дентиновых канала, от которых в стороны и вверх отходят сложные разветвленные канальцы (рис. 3, фиг. 1, а также Gross, 1973, Abb. 5, Fig. B). Во внутренних слоях кроны выражены две другие разновидности мезодентина. В заднем отделе, в сравнительно толстых пластинах нарастания, наблюдается мезодентин с ориентированными продолговатыми лакунами (рис. 3, фиг. 2). Эта ткань почти никогда не выражена в «эмбриональной чешуе». Периферийные участки каждой пластины нарастания имеют кайму из мезодентина со сложными, полигональными лакунами и многочисленными тонкими дентиновыми отростками. Мезодентин переднего отдела кроны густо пронизан узкими, ветвящимися на разных уровнях дентиновыми канальцами с многочисленными лакунами. Количество последних сильно увеличено в более ранних пластинах роста кроны и особенно в шейке (рис. 3, фиг. 3). В кроне и шейке имеются крупные костные клетки. В шейке, непосредственно над поверхностью основания, сосредоточены расширенные радиальные и восходящие каналы (рис. 3, фиг. 4 б; а также Gross, 1973, Abb. 5, Fig. D), от которых

к основанию ответвляются мелкие отростки. В «эмбриональной чешуе» много костных клеток, соединенных узкими каналцами, а также лакунообразных их расширений. Костные клетки основания очень крупные. У некоторых экземпляров отмечены крупные удлиненные каналы, возможно, пронизывающие основание (рис. 3, фиг. 6). Шарпеевы волокна отчетливые.

Сравнение. См. описание *Cheiracanthoides proprius* sp. nov.

Геологическое и географическое распространение. Основание среднего девона: эйфель, пярнуский и резекненский горизонты и нижненаровский подгоризонт Главного девонского поля, верхи голышевской и сарыньская свита Момского хребта, верхи вечернинской и урультунская свита Омуплевских гор (Северо-Восток СССР), альбановская свита о-ва Октябрьской Революции (Северная Земля), эмские и эйфельские отложения США и Канады, низы серии Грей-Хук Западного Шпицбергена.

В Главном девонском поле чешуи *Cheiracanthoides comptus* наиболее характерны для отложений нижненаровского подгоризонта. В количественном отношении они на этом стратиграфическом уровне преобладают над другими видами.

Материал. Более шестисот чешуй различной степени сохранности.

CHEIRACANTHOIDES PROPRIUS SP. NOV.

Табл. III, фиг. 13—14; табл. VIII, фиг. 1—3; рис. 5, фиг. 1—5; рис. 3, фиг. 8; рис. 4.

Proprius (лат.) — своеобразный.

Голотип. ЛитНИГРИ, чешуя № 45-1196 (табл. VIII, фиг. 2). Литва, скв. Канюкай-261, глуб. 204,6 м; D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт, кярнавская свита.

Диагноз. Чешуи величиной от 0,1 до 2 мм. Крона округленно-ромбовидная до округлой, ровная или с загнутым вниз передним краем. Задний край приподнят. Невысокие продольные гребни (5—10) протягиваются обычно до половины длины кроны. Единичные чешуи с извилистыми и прерывистыми гребнями. Шейка хорошо обособленная, высотой больше половины максимальной толщины основания. Основание сильно выпуклое. В кроне до 10 пластин нарастания. Развита отчетливая система радиальных, циркулярных и восходящих каналов. В заднем отделе кроны мезодентин с крупными ориентированными лакунами слагает всю толщину пластин нарастания. В кроне и основании костные клетки не столь многочисленные, как у *C. comptus*. Дентиновые каналцы в переднем отделе кроны сильно расчлененные и мозаично переплетенные, с многочисленными сложными лакунами.

Описание. Морфология. Невысокие и узкие продольные гребешки (5—10) тянутся лишь до половины длины кроны (рис. 4, фиг. 4—7). Гребешки располагаются слабо веерообразно. Лишь у единичных экземпляров они доходят до заднего конца кроны, могут быть слабо извилистыми и снабжены промежуточными поперечными или косонаправленными бороздками (рис. 4, фиг. 1). Чешуи с двумя центральными, более высокими гребешками встречаются редко. В переднем и боковых отделах

кроны иногда развиты веерообразно расположенные короткие гребешки, упирающиеся в центральные (рис. 4, фиг. 2 а). Шейка хорошо выраженная, высокая, толстая. Основание ромбовидное до округлого, сильно выпуклое, наиболее толстой частью и закругленной макушкой сдвинуто вперед и выступает за передний край кроны. Поэтому чешуи иногда резко асимметричны (рис. 4, фиг. 14 а).

Гистология. В кроне до 10 тонких пластин суперпозиционного роста. Восходящие дентиновые каналы в шейке отчетливые, но узкие (рис. 5, фиг. 5 б), при переходе в горизонтальные пластины кроны сложно разветвляются. Их отростки в плане образуют сетчатый рисунок (рис. 5, фиг. 2 б, 3). Во внутренних уровнях кроны, кроме многочисленных и сложных лакун, присутствуют также костные клетки (рис. 3, фиг. 8 б; рис. 5, фиг. 3). Содержание их увеличено в нижних уровнях шейки (рис. 5, фиг. 4), где сосредоточены основные радиальные и циркулярные сосудистые каналы. Клетки соединены многочисленными короткими отростками с лакунообразными расширениями. В заднем отделе кроны мезодентин с ориентированными лакунами занимает всю толщину пластин нарастания (рис. 3, фиг. 8 б; рис. 5, фиг. 5 б). «Эмбриональная чешуя» с множеством лакун и костных клеток. Увеличенное содержание последних особенно характерно для мезодентина в переднем отделе кроны (рис. 5, фиг. 5 в). Строение основания такое же, как и у других представителей гистологического типа «*Nostolepis*», за исключением, возможно, меньшего количества костных клеток.

Сравнение. В нашем распоряжении имеются чешуи *Cheiracanthoides comptus* Wells из известняка Columbus (основание среднего девона штата Огайо, США) типового местонахождения. Выявляются отчетливые различия между *Cheiracanthoides comptus* и *C. prorgius* sp. nov. Новый вид отличается большим, сильно выпуклым, резко сдвинутым вперед основанием и значительно более толстой кроной. Скульптура кроны без существенных различий, за исключением наличия редких форм с промежуточными поперечно-извилистыми бороздками или с лучше выраженными центральными гребешками у *C. prorgius*. У *C. comptus* лучше, чем у нового вида, выражены радиальные каналы. Дентиновые каналы, особенно в поверхностных пластинах кроны, имеют иной характер расположения. Восходящие дентиновые каналы в мезодентине передней части кроны у *C. comptus* отчетливее, менее извилистые, обычно с одним основным стволом и мелкими ответвлениями. У *C. prorgius* эти каналы более сложные, мозаично переплетены и не столь строго ориентированы, как у *C. comptus*. Костных клеток в кроне чешуй нового вида заметно меньше. Строение мезодентина с крупными ориентированными лакунами в заднем отделе кроны у сравниваемых видов различное. У *C. prorgius* отсутствует кайма из мезодентина второй разновидности, покрывающая у *C. comptus* периферийные части каждой пластины нарастания.

Геологическое и географическое распространение. Средний девон, Эйфель, верхненаровский подгоризонт Главного девонского поля.

Материал. Около сорока чешуй различной степени сохранности. В пробах они представлены единичными экземплярами.

ПОД MINIORACANTHUS GEN. NOV.

Miniogios (греч.) — недолговечный, akantha (греч.) — шип, колючка.

Типовой вид — *Minioracanthus laevis* sp. nov. Средний девон, эйфель, верхненаровский подгоризонт Главного девонского поля.

Диагноз. Чешуи длинные, узкие, преимущественно с гладкой кроной. Шейка не выражена или очень низкая. Основание маленькое, многоугольное, плоское. В кроне до 5 пластин роста. Поверхностный слой дентина со сложными горизонтальными дентиновыми каналами. В более внутренних частях кроны неплохо выражены циркулярные каналы и лакунообразные расширения дентиновых канальцев. Основание с костными клетками (?) и обильными короткими дентиновыми (?) отростками.

Видовой состав. Один типовой вид.

Сравнение. От чешуй родов *Nostolepis* и *Cheiracanthoides* резко отличается по морфологическим признакам. Большие различия в гистологическом строении кроны. Нет характерного для гистологического типа «*Nostolepis*» мезодентина с ориентированными продолговатыми лакунами в заднем отделе кроны. Расположение дентиновых канальцев имеет индивидуальный характер. По присутствию циркулярных сосудистых каналов, лакун и лакунообразных расширений дентиновых канальцев в кроне структура дентина нового рода напоминает мезодентин ностолепидных чешуй. Сближает их также возможное присутствие в основании у *Minioracanthus* костных клеток.

Геологическое и географическое распространение. Чешуи рода *Minioracanthus* обнаружены в кярнавской свите и ее возрастных аналогах (нарровский горизонт) и низах арукюлаского горизонта Главного девонского поля.

MINIORACANTHUS LAEVIS SP. NOV.

Табл. III, фиг. 15—16; табл. XIV, фиг. 1—3; рис. 6.

Laevis (лат.) — гладкий.

Голотип. ЛитНИГРИ, чешуя № 45-1111 (табл. XIV, фиг. 3). Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м; D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт, кярнавская свита.

Диагноз. Такой же, как и рода *Minioracanthus*.

Описание. *Морфология.* Чешуи длиной до 1,2, шириной до 0,5 мм. Крона гладкая или с точечными и штриховидными углублениями, узкая, расширенная у переднего края, в заднем иногда образует острие (табл. III, фиг. 15). Многочисленны чешуи с каплевидной или треугольной кроной (табл. XIV, фиг. 2 а). Характерны резко асимметричные, изогнутые в боковом направлении чешуи (табл. XIV, фиг. 1—2). В переднем медиальном, реже боковых отделах кроны развиты слабые вогнутости. У единичных экземпляров на переднем крае кроны имеется несколько коротких бороздовидных углублений (табл. XIV, фиг. 2 а). На нижней поверхности кроны изредка наблюдается продольный медиальный киль. Шейка не выражена и передняя часть кроны непосредственно насажена на основание (табл. XIV, фиг. 3 а). Основание маленькое, сдвинутое впе-

ред. В плане оно от четырехугольной, вытянутой по поперечной оси (табл. XIV, фиг. 2 б), до овальной или многоугольной (табл. XIV, фиг. 1 б) формы с боковыми выростами неправильных форм. Обычно основание плоское, без макушки, иногда с незначительной сложной вогнутостью в центральной части (табл. III, фиг. 16 б).

Гистология. Дентиновая ткань кроны пронизана многочисленными горизонтальными, устремленными к заднему отделу дентиновыми каналами. Они узкие, длинные, слабо разветвленные в поверхностном слое, и широкие глубже (рис. 6, фиг. 2 в, 5 в). Дентиновые каналы отличаются от канальцев ностолепидного типа. В более внутренних уровнях кроны неплохо прослеживаются пластины роста и расширенные циркулярные дентиновые каналы (рис. 6, фиг. 5). От них ответвляется множество мелких канальцев, протягивающихся в пределах каждой из пластин. Лакуны многочисленные, неориентированные, располагаются строго по пластинам роста (рис. 6, фиг. 3 з). В основании также наблюдаются многочисленные канальцы (рис. 6, фиг. 1 а) с крупными лакунообразными расширениями. Предположительно имеются костные клетки (рис. 6, фиг. 1 б). Лакуны и лакунообразные расширения дентиновых канальцев встречаются по всей глубине кроны и шейки.

Сравнение. См. описание рода.

Геологическое и географическое распространение. Средний девон, эйфель, верхненаровский подгоризонт (кярнавская свита Литвы и ее возрастные аналоги в Латвии и Эстонии); основание арукюлаского горизонта Прибалтики и Белоруссии.

Материал. Сорок семь чешуй.

ОТРЯД DIPLACANTHIFORMES BERG, 1940

СЕМ. DIPLACANTHIDAE WOODWARD, 1891

РОД DIPLACANTHUS AGASSIZ, 1844

Типовой вид — *Diplacanthus crassisimus* Duff, 1842; средний девон Шотландии. Вид установлен по цельным экземплярам. Чешуи этого вида детально не изучены. Приводимый ниже диагноз основывается на исследованиях чешуй *Diplacanthus? carinatus* Gross, 1973.

Диагноз. Преимущественно мелкие чешуи. Продольные гребешки на кроне узкие, высокие, разделенные глубокими бороздками. В переднем отделе кроны они расположены радиально или веерообразно, в заднем — часто поперек кроны. Обычно резко выступает более широкий и высокий центральный гребень. Шейка высокая, гладкая или с отростками на боковых стенках. Основание небольшое, выпуклое. Крона сложена мезодентином. Бесклеточная костная ткань основания пронизана крупными ветвистыми сосудистыми каналами. Шарпеевы волокна отчетливые. Радиальные каналы над поверхностью основания и восходящие каналы в шейке прерывистые, с лакунами.

Видовой состав. Кроме типового вида, еще известны: *Diplacanthus? carinatus* Gross, 1973 из валунов Северогерманской низменности (предположительно D₂ nr Эстонии); *D. horridus* Woodward, 1892, верхний девон, фран, формация Escuminac (Канада); *D. tenuistriatus* Traquair, 1894, средний девон, Шотландия.

Сравнение. Чешуи морфологически и гистологически отчетливо обособленные и легко отличимы от представителей родов *Rhadinacanthus* и *Ptychodictyon*. Только одна морфологическая разновидность чешуй *Diplacanthus?* немного схожа с чешуями *Ptychodictyon sulcatum* Gross по присутствию гребешков, расположенных в виде «елочки». От чешуй рода *Rhadinacanthus* отличаются отсутствием коротких придаточных гребешков на переднем крае кроны. По внутреннему строению отличаются от представителей рода *Ptychodictyon* отсутствием поровых каналов и структурой дентиновых каналов в кроне.

Геологическое и географическое распространение. Средний девон, эйфель, верхи наровского—арукюлаский горизонты Прибалтики, Белоруссии и Ленинградской обл., валуны Северогерманской низменности (D₂), средний девон Шотландии и верхний девон Канады. Кроме того, схожие чешуи установлены в среднедевонских отложениях Северной Земли.

Замечание. В низах эйфельского яруса Главного девонского поля (пярусский и резекненский горизонты) род *Diplacanthus* представлен чешуями нового вида, отличающегося от *carinatus*.

DIPLACANTHUS? CARINATUS GROSS, 1973

Табл. I, фиг. 1—5; табл. III, фиг. 1—4; табл. XI, фиг. 7—9; табл. XIII, фиг. 5—8; рис. 7; рис. 8; рис. 15, фиг. 8.

Diplacanthus? carinatus: Gross, 1973, Taf. 36, Fig. 8—10.

Диагноз. Чешуи величиной от 0,12 до 1,4 мм. Скульптура кроны сложная, резко выраженная. Многочисленные узкие, острые продольные гребешки, разделенные глубокими бороздками, располагаются радиально, сходясь в медиальной части у более высокого одноствольного или расчлененного центрального гребня. На его месте у некоторых чешуй развита сложная желобовидная борозда. Дентиновые каналы кроны с крупными лакунообразными расширениями. Основание пронизано отчетливыми шарпеевыми волокнами и крупными ветвистыми сосудистыми каналами, поднимающимися от наружной его поверхности.

Описание. Морфология. Выделяется несколько морфологических разновидностей чешуй. Наиболее часто встречаются чешуи с очень сложной скульптурой кроны (табл. I, фиг. 1—3; рис. 7, фиг. 1—5). Величина этих чешуй от 0,2 до 1,4 мм, но преобладают крупные. Форма кроны ромбовидная, вытянуто-ромбовидная с узким задним отделом (рис. 7, фиг. 2), округлая или многоугольная. На кроне скульптура в виде высоких, узких гребешков, расположенных радиально и упирающихся в центральный гребень. Много сложных, извилистых и в окраинных частях разветвленных гребешков. Резко выступает высокий и более широкий центральный гребень, иногда отчетливо выраженный лишь у задней оконечности кроны. Он может быть одноствольный (табл. I, фиг. 2 а; рис. 7,

фиг. 1) или расчлененный в передней части кроны глубокими желобообразными бороздами на две (табл. I, фиг. 3; рис. 7, фиг. 2, 3) или несколько ветвей (рис. 7, фиг. 4, 6). Встречаются чешуи, у которых центральный гребень около переднего края резко расширенный, пониженный и расчлененный короткими бороздами. Иногда на его месте располагается глубокая борозда (табл. I, фиг. 5). Шейка таких чешуй наиболее толстая и высокая, основание более выпуклое, чем у других разновидностей.

Вторая разновидность (табл. III, фиг. 3—4; табл. XIII, фиг. 6—8) имеет более простую скульптуру кроны, меньшие размеры (обычно чешуи не превышают 0,5 мм) и более тонкую шейку. Центральный гребень может отсутствовать. Продольные боковые гребешки располагаются веерообразно, сходясь в заднем отделе обычно в одну или две ветви (табл. III, фиг. 3 а). У единичных экземпляров гребни конвергируют и не доходят до заднего отдела кроны. В переднем же отделе, как и у чешуй первой разновидности, нередко отмечаются придаточные гребешки или ответвления.

Третья разновидность чешуй обладает однообразными, радиально расположенными гребешками, сходящимися с противоположных боковых отделов кроны. Этим они напоминают чешуи *Ptychodictyon sulcatum* Gross (табл. III, фиг. 2; табл. XIII, фиг. 5; рис. 7, фиг. 11—13). В отличие от *Ptychodictyon*, гребешки *D. ? carinatus* могут быть извилистые, неправильные и упираться в узкий, слабо выраженный центральный гребень (табл. III, фиг. 2) или продольную борозду. В центральном отделе шейки иногда развиты два боковых, вытянутых в вертикальном направлении валикообразных отростка (рис. 7, фиг. 15 б).

Четвертая морфологическая разновидность чешуй имеет слабо расчлененную скульптуру кроны и отчасти напоминает *Diplacanthus striatus* Ag. (Gross, 1947, Taf. 6, Fig. 3). Крона этих чешуй округленная, реже ромбовидная, с более узким, вытянутым задним отделом. Центральный гребень выступает лишь у крайней задней оконечности кроны (табл. I, фиг. 4 а; табл. XI, фиг. 7 а; рис. 7, фиг. 17) или слабо выделяется незначительной выпуклостью (рис. 7, фиг. 15 а, 16). В средней части кроны он обычно снижается до уровня остальных. Гребешки и бороздки очень неглубокие и располагаются полукругом, повторяя очертания заднего отдела кроны.

Гистология. Крона чешуй сложена мезодентином. В вертикальных срезах установлено небольшое число толстых пластин роста кроны (предположительно не более четырех). Восходящие дентиновые каналы небольших размеров, без столь отчетливых основных стволов, характерных для чешуй отряда *Acanthodiformes*. Часты лакунообразные расширения. Радиальные каналы над поверхностью основания также не столь хорошо обособлены. Особенно характерно присутствие крупных, ветвистых сосудистых каналов, пронизывающих основание (рис. 8, фиг. 3 в) и поднимающихся также в шейку, в нижней части которой содержится много крупных лакун (рис. 8, фиг. 1 в). Поверхностный слой дентина кроны пронизан многочисленными, сравнительно крупными дентиновыми каналами, устремленными к центру чешуи (рис. 8, фиг. 4 б). В более

внутренних уровнях кроны лучше других выражены циркулярные каналы (рис. 15, фиг. 8). Они представлены не сплошными, концентрически расположенными ветвями, как у других родов, а короткими дугообразно изогнутыми их частями. При пересечении с восходящими каналами образуются расширенные «узловые» участки. От циркулярных и восходящих каналов отходят узкие дентиновые отростки, направленные преимущественно под прямым углом (рис. 15, фиг. 8).

Сравнение. Чешуи резко отличаются от всех остальных среднедевонских форм отчетливой скульптурой кроны. Гистологическое их сходство с родом *Ptychodictyon* ограничивается присутствием в основании крупных ветвистых каналов. По структуре дентина кроны, форме и характеру расположения дентиновых каналов чешуи *Diplacanthus? carinatus* Gross выделяются среди других представителей семейства.

Геологическое и географическое распространение. Средний девон, эйфель, верхненаровский подгоризонт—арукюлааский горизонт Главного девонского поля.

Чешуи известны также из валунов Северогерманской низменности и встреченской свиты (D₂, эйфель) о-ва Октябрьской Революции (Северная Земля).

Материал. Несколько сот чешуй. Как правило, чешуи в пробах представлены немногочисленными экземплярами.

РОД PTYCHODICTYON GROSS, 1973

Установлен исключительно по чешуям.

Типовой вид — *Ptychodictyon rimosum* Gross, 1973; валуны Северогерманской низменности (предположительно наровский горизонт Эстонии).

Диагноз. Чешуи различных размеров. Много крупных форм. Крона гладкая или с многочисленными тонкими линейными бороздками, расположенными «елочкой». Наиболее характерный признак чешуй с гладкой кроной — присутствие сложной системы поровых и слизистых каналов, просвечивающихся через тонкий слой поверхностного дентина. В более ранних пластинах нарастания они частично или полностью замещены простыми одонтодами (Gross, 1973). Мезодентин кроны пронизан короткими, устремленными вверх отростками дентиновых каналов. Между восходящими каналами в шейке развиты сложные узкие дентиновые каналы. Основание содержит крупные сосудистые каналы.

Видовой состав. Кроме типового, имеются еще два вида — *P. sulcatum* Gross, 1973 из валунов Северогерманской низменности и *P. distinctum* Valiukevičius, 1979 из верхов серии Грей-Хук (D₂, эйфель) Западного Шпицбергена.

Сравнение. Гистологическое строение показывает исключительную индивидуальность рода *Ptychodictyon*. Поровые и слизистые каналы, как отмечал В. Гросс (Gross, 1973), в каждой новой пластине нарастания кроны закладываются по-новому, а не являются органом продолжительного существования, как у *Poracanthodes*. Функционируют лишь каналы

самой поверхностной пластины. У чешуй других родов не отмечено характерного расположения устремленных вверх, коротких дентиновых канальцев.

Геологическое и географическое распространение. Средний девон, эйфель, резекненский—низы арукюлаского горизонтов Прибалтики, Белоруссии, Ленинградской обл.; валуны Северогерманской низменности (предположительно из нарвского горизонта Эстонии); верхняя часть серии Грей-Хук Западного Шпицбергена.

PTYCHODICTYON SULCATUM GROSS, 1973

Табл. IV, фиг. 17—19; рис. 9.

Ptychodictyon sulcatum: Gross, 1973, Taf. 27, Fig. 24; Taf. 28, Fig. 1—6; Abb. 9E—L; Abb. 11A.

Диагноз. Преимущественно средней величины чешуи, с небольшим выпуклым основанием и высокой шейкой. Крона ромбовидная или впереди округленная. На ее поверхности многочисленные тонкие бороздки, расположенные в виде «елочки» и сходящиеся в медиальном отделе. Поровые каналы располагаются под бороздками. В кроне до 9 пластин роста. Мезодентин в шейке и кроне пронизан густой сетью сложно разветвленных отростков главных дентиновых каналов. Для кроны характерны отростки, устремленные перпендикулярно вверх. Развита очень крупный, но неразветвленный канал над основанием «эмбриональной чешуи».

Описание. Морфология. Максимальная величина чешуй — 0,9 мм. Характерно сравнительное постоянство величины в пределах 0,4—0,6 мм. Крона преимущественно неправильно-ромбовидная. Чешуи с правильно-ромбовидной кроной редки. В медиальном отделе кроны выражено продольное углубление, располагающееся между двумя центральными, слабо выступающими выпуклостями (табл. IV, фиг. 17). Скульптура отчетливая и постоянная, в виде неглубоких, узких бороздочек, расположенных «елочкой». В переднем медиальном отделе они могут располагаться веерообразно. Бороздки с противоположных краев кроны сходятся и соединяются в медиальном углублении. Между бороздками, протягивающимися через всю крону, на переднем крае развиты промежуточные — короткие, не достигающие и до половины кроны. Вдоль переднего края кроны расположена узкая валикообразная нескульптурированная кайма, отделенная от остальной части углублением. Основание небольшое, выпуклое, в плане ромбовидной формы, с острой макушкой, расположенной ближе к переднему краю чешуи. Шейка высокая, тонкая и гладкая. На заднебоковых ее стенках иногда наблюдаются вертикальные линейные борозды или два небольших шариковидных отростка.

Гистология. Мезодентиновая ткань кроны содержит сложную систему радиальных, циркулярных и восходящих каналов, соединенных многочисленными отростками. Дентиновые каналы поверхностного слоя кроны длинные, располагаются центростремительно и в переднем отделе кроны заключены между поровыми каналами, а в остальной части пересекать их (Gross, 1973, Abb. 9, Fig. E, F). Поровые каналы в поверхностной пластине кроны располагаются под бороздками. В медиальной

части проходит зигзагообразный, а в заднем отделе иногда ветвистый центральный поровый канал, в который впадают радиальные боковые (Gross, 1973, Abb. 10, Fig. H). В вертикальных поперечных срезах чешуй можно наблюдать, как поровые каналы заново закладываются в каждой пластине роста. В более ранних пластинках они превращаются в дентиновые каналы с характерными короткими отростками, устремленными вверх (рис. 9, фиг. 4 а, 5 б, а также Gross, 1973, Abb. 11, Fig. A). Восходящие каналы в шейке выдержанные, крупные, соединяющие их узкие дентиновые отростки сетчатые (рис. 9, фиг. 2 б, 4 б). Характерно присутствие очень крупной, обширной полости над основанием «эмбриональной чешуи» (рис. 9, фиг. 3 а, 5 а). В отличие от хейракантид, она представлена одним каналом, а не несколькими ветвями. Бесклеточная костная ткань основания пронизана многочисленными крупными сосудистыми каналами, поднимающимися вверх от нижней его поверхности (рис. 9, фиг. 3 б). Шарпеевы волокна сравнительно широкие, отчетливые.

Сравнение. Чешуи *Ptychodictyon sulcatum* Gross отнесены нами к сем. Diplacanthidae по наличию сложного строения основания чешуй — присутствию крупных каналов, пронизывающих его. Во всем остальном, как по морфологическим, так и по гистологическим признакам, они резко отличаются от остальных чешуй акантодов. От *P. distinctum* Valiukevičius отличаются наличием придаточных промежуточных бороздочек и постоянством скульптуры на кроне.

Геологическое и географическое распространение. D₂, эйфель, верхне-наровский подгоризонт и нижняя часть арукюлаского горизонта Главного девонского поля. Чешуи известны также из валунов Северогерманской низменности и верхов отложений серии Грей-Хук (D₂, эйфель) Западного Шпицбергена.

Материал. Несколько сот чешуй хорошей сохранности.

PTYCHODICTYON RIMOSUM GROSS, 1973

Табл. IV, фиг. 12—16; табл. XII, фиг. 1—6; рис. 10, рис. 11.

Ptychodictyon rimosum: Gross, 1973, Taf. 27, Fig. 20—23; Abb. 11B—E; Abb. 12A—H; Abb. 13A—C.

Диагноз. Чешуи с гладкой кроной, различной величины. В поверхностной пластине нарастания кроны сложная сетчатая система слизистых и поровых каналов с многочисленными мелкими порами, открывающимися наружу. Крупные восходящие каналы соединены узкими дентиновыми отростками. В горизонтальных пластинках кроны дентиновые каналы расположены параллельно, содержат устремленные вертикально вверх короткие отростки. Основание пронизано сосудистыми каналами различной величины.

Описание. *Морфология.* Чешуи размерами от 0,1 до 1,3 мм. Наиболее крупные встречаются редко. Крона гладкая, у части чешуй правильно-ромбовидная, слегка вытянутая в длину, с округленным, более широким передним и узким, вытянутым задним отделом (табл. IV, фиг. 14; табл. XII, фиг. 3, 5). Преобладают чешуи с неправильной кроной: оваль-

ной, вытянутой в ширину или округленно-четыреугольной. Редко встречаются чешуи с резко опущенным вниз передним медиальным участком кроны (рис. 10, фиг. 9). У таких чешуй шейка в переднем отделе низкая. Через тонкий поверхностный слой дентина кроны просвечиваются поровые и слизистые каналы. Они покрывают всю поверхность кроны или отсутствуют вдоль переднего края (рис. 10, фиг. 1—2). Шейка невысокая, ромбовидная, овальная или округленно-четыреугольная. У некоторых экземпляров на заднебоковых стенках шейки выражено несколько вертикальных борозд или два валикообразных отростка (табл. XII, фиг. 1 в, 2 б). Основание у чешуй с ромбовидной кроной выпуклое, с отчетливой макушкой (рис. 10, фиг. 7 б), а у чешуй с неправильной, вытянутой поперек четырехугольной кроной, как правило, плоское, почти без выпуклости (табл. XII, фиг. 2 б). У обеих разновидностей чешуй основание резко вытянуто поперек.

Гистология. Сложная система слизистых и поровых каналов, в плане образующая неправильно-ячеистую сетку (рис. 11, фиг. 4; а также Gross, 1973, Abb. 11, Fig. B), превосходно выражена лишь в самой поверхностной пластине кроны. Расположение слизистых каналов может быть весьма разнообразным. У части чешуй ячейки, образованные ими в центральном отделе кроны, более крупные, ориентированные, вытянутые в длину, а по краям кроны — неправильно многоугольные и расположены беспорядочно. У большинства чешуй слизистые каналы на всей плоскости кроны расположены беспорядочно (рис. 10). В более глубоких пластинах кроны поровые каналы замещаются дентиновыми. Поверхностный слой кроны пронизан многочисленными дентиновыми каналами, расположенными параллельно и устремленными к заднему отделу кроны (рис. 11, фиг. 5 а, б). Концы их характерным образом соединены (Endschlingen, по Гроссу. Gross, 1973, Abb. 11, Fig. E). Дентиновые отростки не очень многочисленные и отходят перпендикулярно в стороны и вверх. В вертикальных срезах чешуй видно характерное для рода *Ptychodictyon* расположение коротких дентиновых канальцев, устремленных вверх в пределах каждой пластины нарастания (рис. 11, фиг. 2, 3 в; а также Gross, 1973, Abb. 12, Fig. B). Восходящие дентиновые каналы в шейке крупные, с утолщениями, лакунами (рис. 11, фиг. 3 б, в) и отростками. «Эмбриональная чешуя» не выделяется сложностью каналов от остальной части чешуи. Бесклеточная костная ткань основания пронизана многочисленными каналами различной величины и формы (рис. 11, фиг. 2). Шарпеевы волокна отчетливые, располагаются полосчато.

Сравнение. От *Ptychodictyon sulcatum* Gross описываемый вид отличается отсутствием скульптуры кроны. Поровые и слизистые каналы обоих видов существенно различаются: у *P. sulcatum* они располагаются ориентированно, согласно бороздкам на кроне, а у *P. gimosum* — беспорядочной сеткой. Строение мезодентиновой ткани кроны и шейки без заметных различий. У *P. gimosum* не развит столь крупный канал над основанием «эмбриональной чешуи», как у *P. sulcatum*.

Геологическое и географическое распространение. Чешуи *P. gimosum*, как правило, появляются в верхней части наровского горизонта. Наиболее характерны они для пачки пестроцветных мергелей и их фаци-

альных аналогов (верхи лядайской свиты Литвы, третья пачка наровской свиты Латвии, нижняя часть городенкинской подсвиты Эстонии, лемовжская пачка Ленинградской обл., верхи городокской свиты Белоруссии), венчающих разрез средненаровского подгоризонта Главного девонского поля. Выше по разрезу — в самых верхах наровского и низах арукюлаского горизонтов — чешуи встречаются значительно реже. Кроме рассматриваемого региона, они известны также из валунов Северогерманской низменности.

Материал. Более десяти тысяч чешуй.

РОД RHADINACANTHUS TRAQUAIR, 1888

Самостоятельность этого рода является дискуссионной. В последнее время большинство исследователей принимают род *Rhadinacanthus* как синоним рода *Diplacanthus*.

В. Гросс в 1973 г. вновь ввел род *Rhadinacanthus* для среднедевонских чешуй, обнаруженных в валунах Северогерманской низменности. Подобные чешуи исследовались им и ранее и были описаны как *Diplacanthus longispinus* Ag. (Gross, 1947).

В Прибалтийском регионе нами установлены чешуи, морфологически очень схожие с изображенными Гроссом (Gross, 1973, Taf. 28, Fig. 13—15), но, очевидно, отличающиеся по гистологическому строению.

RHADINACANTHUS BALTICUS? GROSS, 1973

Табл. IV, фиг. 1—3; табл. VIII, фиг. 10; табл. IX, фиг. 7—9; рис. 19, фиг. 5; рис. 22, фиг. 5.

Diplacanthus longispinus: Gross, 1947, Taf. 6, Fig. 1 (non Fig. 2); Abb. 14.

Rhadinacanthus balticus: Gross, 1973, Taf. 28, Fig. 13—15; Abb. 8 I—K; Abb. 9 A—D.

Диагноз. Мелкие и средней величины чешуи с ромбовидной, иногда округленной кроной. На кроне скульптура в виде конвергирующих к заднему отделу продольных гребешков. Гребешки у переднего края с многочисленными дополнительными бороздками или зазубринами. Основание небольшое, расположенное по центру чешуи. Шейка невысокая, но отчетливая. Толстые пластины роста содержат крупные восходящие дентиновые каналы. Дентиновые каналы в переднем отделе кроны располагаются кустообразно.

Описание. *Морфология.* Размеры большинства чешуй 0,2—0,6, редко достигают 1 мм. Крона варьирует от правильно-ромбовидной до округлой или неправильно-овальной. Скульптура в виде продольных гребешков, входящих, как правило, только до середины длины кроны. Задний ее отдел гладкий. Гребешки располагаются преимущественно параллельно, часто извилистые и прерывистые (табл. IV, фиг. 2). У некоторых чешуй они расположены веерообразно (табл. IV, фиг. 3). Вдоль переднего края кроны гребешки наиболее высокие, имеют короткие промежуточные бороздки, зазубрины, иногда «зубчики» (табл. IX, фиг. 7 а; табл. IV, фиг. 2). Нередки экземпляры, у которых несколько сосед-

них гребешков постепенно сходятся. Шейка гладкая, невысокая. У некоторых чешуй на заднебоковых стенках шейки имеются шариковидные отростки (табл. IX, фиг. 7 б). Основание слабо выпуклое, обычно ромбовидное, по ширине равно ширине кроны или несколько меньше.

Гистология. Присутствуют крупные восходящие дентиновые каналы в шейке, но, в отличие от описанных В. Гроссом чешуй, расположение их менее отчетливое, беспорядочное. Они более извилистые. Зачастую в шлифах наблюдались лишь отдельные их части. Отмеченные В. Гроссом немногочисленные (до трех) толстые пластины роста кроны, возможно, характерны и для прибалтийских чешуй. По крайней мере их количество явно меньше, чем у представителей рода *Cheiracanthus*. Радиальные каналы в нижней части шейки широкие, сложноветвистые (рис. 19, фиг. 5 б), более беспорядочные. Канал над основанием «эмбриональной чешуи» состоит из одной широкой, объемистой полости и нескольких ответвлений. Часть их направлена в глубь основания. Наиболее характерным признаком, сближающим прибалтийские чешуи с описанными В. Гроссом (Gross, 1973, Abb. 9 A—D), является своеобразное расположение дентиновых каналов в переднем отделе кроны. На местах пересечения восходящих и циркулярных каналов отмечается заметное утолщение, а иногда и дополнительное разветвление. Циркулярные каналы извилистые. От изогнутых или дугообразных их ветвей отходят короткие, сложно разветвленные и располагающиеся кустообразно дентиновые канальцы (рис. 22, фиг. 5 б). Длинные, горизонтальные каналы с характерным ветвлением, отмеченные В. Гроссом (Gross, 1973, Abb. 9 A—B), не наблюдались. Основание по структуре несколько отличается от такового у других представителей семейства: бесклеточная костная ткань пронизана многочисленными шарпеевыми волокнами и узкими, прерывистыми канальцами, соединяющимися в верхней, приконтактной с шейкой части с восходящими и радиальными сосудистыми каналами.

Сравнение. Чешуи по морфологическим признакам близки к *Cheiracanthus intricatus* sp. nov. У последнего также иногда наблюдается схожая усложненность гребешков в переднем отделе кроны и подобное кустообразное расположение дентиновых канальцев. Сходство *R. balticus*? с *Cheiracanthus brevicostatus* Gross только морфологическое — у обоих видов единый принцип расположения конвергирующих гребешков в передней части кроны. Только у *C. brevicostatus* они более упорядоченные (нет извилистых, сходящихся) и отсутствуют дополнительные бороздки и зазубрины. Гистологические различия в строении кроны сравниваемых видов существенные. Как и у *Diplacanthus*? *carinatus* Gross, в переднем отделе кроны располагаются ветвистые, дугообразные циркулярные каналы. Устремленные вверх дентиновые отростки в горизонтальных пластинах кроны напоминают таковые у рода *Ptychodictyon* (Gross, 1973, Abb. 8, Fig. I, K).

Геологическое и географическое распространение. Чешуи *Rhadinacanthus balticus*? Gross встречаются в разрезе начиная с нижней половины отложений средненаровского подгоризонта и выше обнаруживаются по

всему изученному стратиграфическому интервалу, включая низы арукюлаского горизонта.

Материал. Несколько сот чешуй.

ОТРЯД ACANTHODIFORMES BERG, 1940

СЕМ. CHEIRACANTHIDAE BERG, 1940

РОД CHEIRACANTHUS AGASSIZ, 1835

Типовой вид — *Cheiracanthus murchisoni* Ag., 1835; средний девон Шотландии. Вид установлен по цельным экземплярам. Нижеприведенный диагноз основывается на исследовании среднедевонских чешуй рода *Cheiracanthus*.

Диагноз. На кроне скульптура в виде параллельных или сходящихся веером гребешков, протягивающихся через всю крону или в заднем отделе постепенно конвергирующих. В задней части медиального отдела иногда выступают два (или один) центральных гребня. Шейка высокая. Основание крупное, выпуклое. Крупные, очень сложные (многоярусные) радиальные и циркулярные сосудистые каналы, расположенные в шейке над поверхностью основания. От них поднимаются крупные восходящие каналы, изгибающиеся в плоскости кроны и протягивающиеся веерообразно в задний ее отдел. Сложный канал над основанием «эмбриональной чешуи». В бесклеточной костной ткани основания много мелких канальцев неопределенного генезиса.

Видовой состав. Кроме типового, еще известны: *Cheiracanthus latus* Egerton, 1861 и *C. grandispinus* M'Coу, 1848 — средний девон Шотландии; *C. brevicostatus* Gross, 1973; *C. longicostatus* Gross, 1973 и *C. splendens* Gross, 1973 — валуны Северогерманской низменности, предположительно среднедевонского возраста; *C. talimae* sp. nov. — средний девон, эйфель, верхненаровский подгоризонт и, возможно, низы арукюлаского горизонта Прибалтики и Белоруссии; *C. crassus* sp. nov. — средний девон, эйфель, пярнуский, резекненский и основание наровского горизонта Прибалтики и Белоруссии; *C. intricatus* sp. nov. — средний девон, эйфель, верхи наровского — низы арукюлаского горизонтов Прибалтики и Белоруссии. Из них только первые два вида установлены по цельным экземплярам.

Сравнение. От наиболее родственного *Markacanthus* gen. nov. чешуи рода *Cheiracanthus* отличаются скульптурой кроны. Чешуи рода *Cheiracanthus* в большинстве случаев имеют один или два центральных медиальных гребня, разделенных глубокой, иногда ямчатой бороздой. Гребешки у *Markacanthus* протягиваются через всю крону, их конвергенция крайне редка. Структура дентина кроны также имеет ряд отличий: у *Markacanthus* даже в поверхностном слое кроны (за исключением медиальной части) прослеживаются очень крупные дентиновые каналы с немногочисленными отростками. Восходящие сосудистые каналы в шейке чешуй обоих родов имеют много общего, но у *Markacanthus* они не

столь гладкие и правильные, а более извилистые и располагаются по пластинам нарастания менее отчетливо, иногда кустообразно. Чешуи рода *Cheiracanthus* отличаются также большей сложностью каналов «эмбриональной чешуи».

Геологическое и географическое распространение. Среднедевонские отложения Главного девонского поля, Северо-Востока СССР, Шотландии, Шпицбергена, Северной Земли, валуны Германии (предположительно среднедевонского возраста).

CHEIRACANTHUS LONGICOSTATUS GROSS, 1973

Табл. II, фиг. 1—10; табл. IV, фиг. 10—11; табл. VI, фиг. 1—2; табл. VIII, фиг. 7—8; табл. X; табл. XI, фиг. 10; рис. 12—14.

Cheiracanthus longicostatus: Gross, 1973, Taf. 28, Fig. 16—20; Abb. 33 E; Abb. 34 A—C.

Диагноз. Чешуи ромбовидные и округленно-ромбовидные. На кроне скульптура в виде веерообразно сходящихся гребешков. В заднем медиальном отделе выступают два центральных гребня, разделенные глубокой бороздой. Дентиновые каналы кроны сложные. В шейке развиты крупные, но мало разветвленные восходящие каналы, поднимающиеся от радиальных и расположенные в каждой пластине роста. При переходе в горизонтальную плоскость кроны они разветвляются, соединяясь между собой многочисленными узкими отростками. Над основанием «эмбриональной чешуи» расположен очень сложный канал.

Описание. Морфология. Чешуи длиной до 1 мм. Выделяется несколько морфологических разновидностей. Чешуи, предположительно происходящие из области головы рыб, имеют два центральных рельефно выступающих гребня (рис. 12, фиг. 1—12). Форма кроны таких чешуй разнообразная, обычно округленная, а ширина нередко превышает длину. Центральные гребни отчетливые на протяжении всей кроны и лишь в передней части иногда снижаются до уровня боковых гребешков. Они толстые, широкие, часто занимают всю ширину заднего отдела кроны (рис. 12, фиг. 6 а). Между центральными гребнями хорошо выражено бороздовидное понижение различных форм. Иногда оно развито лишь в крайней задней части кроны, широкое, имеет резкие овальные очертания и на передний край не переходит (рис. 12, фиг. 1, 2). Наряду с задним, резким, клиновидным или овальным ямчатым понижением наблюдается борозда и на переднем крае кроны (рис. 12, фиг. 8—10). Многочисленные боковые гребешки и тонкие бороздки между ними протягиваются через всю крону, примыкая в заднем отделе к центральным. У некоторых чешуй вдоль переднего края кроны располагается лишенная скульптуры кайма.

Преобладающую часть чешуй *C. longicostatus* можно отнести к туловищным. Для них характерна ромбовидная, слегка удлиненная крона. Два центральных гребня также хорошо выражены, но борозда между ними не столь глубокая, более узкая (рис. 12, фиг. 17—20). Центральные гребни у таких чешуй к переднему краю кроны понижаются постепенно. Нередки чешуи, у которых оба гребня образуют один широкий

медиальный приподнятый участок со слабо выраженным понижением посередине (рис. 12, фиг. 23, 24). Изредка встречаются чешуи, у которых центральная борозда узкая, неглубокая и короткая, а широкие гребни в центральной части кроны имеют извилистые очертания (рис. 12, фиг. 25).

Шейка у чешуй всех разновидностей высокая, гладкая или с двумя небольшими округлыми выростами на заднебоковых стенках. Основание выпуклое, почти всегда меньше кроны. Макушка его расположена в центральной части или слегка сдвинута вперед.

Гистология. В кроне до 12 пластин нарастания. Дентин кроны пронизан многочисленными канальцами преимущественно центростремительного простираения (рис. 13, фиг. 2). Среди них выделяются главные ветви, являющиеся продолжениями восходящих каналов шейки. Они соединены сетью коротких узких отростков. Самый поверхностный слой кроны пронизан однообразными канальцами. На более глубоких ее уровнях вырисовываются расширенные каналы с отростками, расположенные соответственно скульптуре на поверхности (рис. 14, фиг. 3 в, г). В заднем отделе кроны дентиновые канальцы отходят от главных почти под прямым углом (рис. 14, фиг. 2 а, б). Канал над основанием «эмбриональной чешуи» широкий, но менее сложный, чем у других представителей хейракантид (рис. 13, фиг. 3 а). Восходящие дентиновые каналы в шейке широкие, сравнительно гладкие, располагаются по одному в каждой пластине нарастания (рис. 14, фиг. 5). В горизонтальных пластинах кроны они сложно ветвятся. Отмечаются две области, где максимально сосредоточены радиальные каналы: одна непосредственно над поверхностью основания, каналы здесь наиболее крупные и ветвистые, и вторая — на месте изгиба и перехода пластины шейки в горизонтальную пластину кроны (рис. 13, фиг. 1 в). В вертикальных поперечных срезах в некоторых случаях удается наблюдать резко выраженную концентрацию дентиновых канальцев в обособленных пластинах (рис. 13, фиг. 4 б). Над «эмбриональной чешуей» пять последующих пластин нарастания исключительно тонкие и не имеют видимых каналов (напоминают дуродентин). Следующая же пластинка намного толще предыдущих и содержит множество дентиновых каналов и устремленных вверх тонких отростков. Основание чешуй *Cheiracanthus longicostatus* пронизано густой сетью полосчато расположенных шарпеевых волокон и коротких, извилистых канальцев неопределенного генезиса.

Сравнение. По морфологическим признакам чешуи *Cheiracanthus longicostatus* Gross наиболее близки к *C. crassus* sp. nov. У последнего крона более толстая, основание значительно крупнее и более выпуклое, а скульптура на кроне менее выраженная. Чешуи *C. talimae* sp. nov. резко отличаются как общим видом, так и характером скульптуры на кроне. По гистологическому строению извилистые канальцы в основании у *C. longicostatus* менее выражены, чем у других хейракантид. Восходящие каналы у *C. brevicostatus*, и особенно у *C. talimae*, более сложные, равно как и каналы внутренних, наиболее ранних пластин нарастания кроны. Канал над основанием «эмбриональной чешуи» у этих видов

сильно разветвленный, более сложный, с густо отходящими в глубь основания дентиновыми отростками.

Геологическое и географическое распространение. Средний девон, эйфель, резекненский—арюкюлаский горизонты Главного девонского поля, валунный материал Северогерманской низменности (возраст среднедевонский). Морфологически схожие чешуи обнаружены в среднедевонских отложениях архипелага Северная Земля, Северо-Востока СССР (Омулевские горы и Момский хребет) и серии Грей-Хук Западного Шпицбергена.

Материал. Несколько тысяч чешуй.

CHEIRACANTHUS BREVICOSTATUS GROSS, 1973

Табл. II, фиг. 11—15; табл. XI, фиг. 1—6; рис. 15, фиг. 1—7.

Cheiracanthus brevicostatus: Gross, 1973, Taf. 28, Fig. 7—11 (non Fig. 12); Abb. 8 E—H; Abb. 9 M—N.

Диагноз. Ромбовидные чешуи с параллельными, постепенно конвергирующими к заднему отделу кроны гребешками и неглубокими бороздками. В медиальной части иногда слабо выражены два срединных продольных возвышения с пологим углублением между ними. Задний отдел кроны гладкий. Основание выпуклое, почти равное величине кроны. Шейка выражена хорошо. Развита очень сложная система восходящих, циркулярных и радиальных каналов. «Эмбриональная чешуя» пронизана крупными сосудистыми каналами.

Описание. *Морфология.* Мелкие чешуи, длиной до 0,6 и шириной до 0,4 мм. Крона обычно правильно- и округленно-ромбовидная. Крона незначительной части чешуй вытянута поперек. Иногда в медиальной части имеются два слабо выраженных возвышения с неглубоким пологим углублением посередине (табл. II, фиг. 12; а также Gross, 1973, Taf. 28, Fig. 7—11). На передней половине кроны развиты невысокие тонкие гребешки, расположенные параллельно и постепенно конвергирующие к заднему отделу. Шейка хорошо выраженная, высокая, гладкая. У части чешуй на заднебоковых ее стенках развиты два шаровидных или продолговатых отростка. Основание выпуклое, средних размеров. Макушка обычно расположена по центру, изредка слабо сдвинута к переднему краю чешуи.

Гистология. Восходящие дентиновые каналы в шейке крупные, нередко переплетенные многочисленными отростками. Основные радиальные каналы, располагающиеся над поверхностью основания, сложные, с несколькими ответвлениями (рис. 15, фиг. 1). В центральной части чешуи, в нескольких самых первоначальных пластинах роста радиальные и восходящие каналы образуют густое сплетение без выраженной приуроченности их к соответствующим пластинам нарастания (рис. 15, фиг. 2). На более глубоких уровнях кроны, на месте изгиба восходящих каналов и их переходе в горизонтальные пластины кроны, открываются крупные циркулярные каналы, ориентированно расположенные по пластинам роста (рис. 15, фиг. 7 б). В горизонтальных срезах чешуй, проведенных

через внутренние уровни кроны, вырисовывается сложная система пересекающихся широких циркулярных и радиальных каналов (рис. 15, фиг. 6 б). В более поверхностных слоях кроны выдержанными остаются лишь веерообразно направленные, более узкие каналы, соединенные у вершин тонкими отростками (рис. 15, фиг. 3 б; а также Gross, 1973, Abb. 8, Fig. G). Канал над основанием «эмбриональной чешуи» очень сложный. Он может быть выражен как одна обширная полость с крупными ответвлениями (рис. 15, фиг. 4 а) или содержать несколько расширенных сложных каналов. Поверхностный дуродентин прослеживается тонкими прослоями в медиальной части кроны. В верхней части основания, прилегающей к шейке, развиты многочисленные мелкие, извиленные каналы, более крупные около «эмбриональной чешуи».

Сравнение. Чешуи *C. brevicostatus* отличаются от других видов рода *Cheiracanthus* скульптурой кроны. По этому признаку они наиболее близки к *Rhadinacanthus balticus* Gross. Однако у последнего передний край обычно зазубренный или снабжен дополнительными короткими гребешками, а продольные гребешки не имеют выдержанного параллельного простирания. По гистологическому строению чешуи *C. brevicostatus* близки к таковым у остальных представителей рода. При сравнении с *C. crassus* sp. nov., кроме морфологических отличий, отмечается иной порядок расположения канальцев, соединяющих главные восходящие каналы. От *C. talimae* sp. nov. описываемый вид отличается отсутствием резко выраженного центрального гребня. Во внутреннем строении также имеются различия как в облике расположения дентиновых каналов в шейке и кроне, так и в порядке их ветвления. От *C. murchisoni* Ag. отличается главным образом скульптурой кроны (Gross, 1947, Taf. 6, Fig. 5). Горизонтальные дентиновые каналы в кроне *C. murchisoni* более прямые, выдержанные, у переднего края почти исключительно одноствольные и разветвленные лишь на концах. Узкие дентиновые канальцы у *C. brevicostatus* в заднем отделе поверхностного слоя кроны не соединяются таким характерным способом, как у *C. murchisoni* (Gross, 1947, Textabb. 13E).

Геологическое и географическое распространение. Чешуи *C. brevicostatus* встречаются в отложениях всех горизонтов эйфельского яруса Главного девонского поля. Наряду с *C. longicostatus* они наиболее широко вертикально распространены. Кроме Главного девонского поля, чешуи обнаружены в валунном материале Северогерманской изменности, в отложениях серии Грей-Хук Западного Шпицбергена и предположительно в сарыньской свите Момского хребта и урультунской свите Омудевских гор (D₂).

Материал. Несколько тысяч чешуй.

CHEIRACANTHUS TALIMAE SP. NOV.

Табл. III, фиг. 9—12; табл. VIII, фиг. 9; табл. IX, фиг. 1—6; рис. 16; рис. 17.

Вид назван в честь В. Н. Каратайте-Талимаа (Вильнюс).

Голотип. ЛитНИГРИ, чешуя № 45-1160 (табл. III, фиг. 12 а, б). Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м; D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт, кярнавская свита.

Диагноз. Чешуи мелкие, длиной 0,5—0,6, редко до 1 мм. Крона правильно-ромбовидная, слегка удлиненная. Резко выступает продольный медиальный гребень, узкий в заднем отделе и расширяющийся в переднем. По сторонам от него развиты мелкие боковые бороздки, протягивающиеся через всю крону и веерообразно сближающиеся в заднем отделе. Шейка низкая. Основание резко сдвинуто вперед и острой оконечностью выступает за передний край кроны. Хорошо развиты крупные циркулярные дентиновые каналы в кроне. Радиальные каналы над поверхностью основания многоветвистые. Своеобразное ветвление восходящих каналов. Канал над основанием «эмбриональной чешуи» сильно разветвленный. Гистологическое строение основания как и у других представителей рода.

Описание. Морфология. Длина чешуй не превышает 0,5—0,6 мм и лишь единичные экземпляры достигают 1 мм. Они сильно вытянуты вдоль. Основание резко сдвинуто вперед. Ромбовидная или вытянуторомбовидная крона изредка с небольшими отростками на заднебоковых краях (рис. 16, фиг. 2). В медиальном ее отделе выступает продольный гребень. Он протягивается через всю крону и может быть с ровными, извилистыми или асимметричными краями. Задняя оконечность гребня гладкая, а в передней всегда развито несколько коротких параллельных борозд. В боковых отделах кроны хорошо выражены многочисленные, веерообразно расположенные продольные гребешки. На переднем крае гребешки, примыкающие к центральному, более короткие (рис. 16, фиг. 4—12). Они обычно ровные, узкие, хорошо выдержанные и лишь изредка незначительно извилистые или попарно сходящиеся (рис. 16, фиг. 18). Основание в плане ромбовидное. Макушка острая (рис. 16, фиг. 3). На переднем и боковых краях основания отчетливо развит уступ (рис. 16, фиг. 3, 8, 11), подчеркивающий место сочленения основания с шейкой. Шейка низкая, у большинства чешуй слабо выраженная, правильной ромбовидной формы.

Гистология. В вертикальных срезах прослеживается до 8 пластин роста кроны. Восходящие дентиновые каналы в шейке и кроне, как и у других хейракантид, широкие, длинные, хорошо выдержанные. В разных частях чешуи они заметно различаются. Так, в переднем отделе шейки эти каналы поднимаются от крупных, сравнительно гладких, менее сложных, часто одноствольных радиальных (рис. 17, фиг. 3 б, 6). Сами же восходящие каналы здесь более прямые, расположенные строго по пластинам роста. Короткие промежуточные ветви и их отростки здесь встречаются редко. В заднем отделе шейки (рис. 17, фиг. 6) радиальные каналы, расположенные над поверхностью основания, сложные и распадаются на несколько более коротких ветвей. Они изгибаются, переплетаются, а поднимающиеся от них восходящие каналы извилистые, невыдержанные, с многочисленными утолщениями на местах ветвления. Своеобразный и очень сложный канал развит над основанием «эмбриональной чешуи» (рис. 17, фиг. 6, 7 б), многоветвистый, занимает значи-

тельно большую площадь, чем у других видов рода. В верхней части он снабжен многочисленными тонкими дентиновыми отростками. Ниже «эмбриональной чешуи», в основании, много мелких и прерывистых канальцев, переплетающихся с шарпеевыми волокнами. Хорошо выражены сложные циркулярные каналы, особенно отчетливые в горизонтальных срезах чешуй на уровне шейки (рис. 17, фиг. 2 б, 4). Дентиновые каналы поверхностного слоя кроны узкие, расположенные главным образом веерообразно в направлении к заднему отделу (рис. 17, фиг. 2 в). На более внутренних уровнях кроны, возможно, присутствуют лакунообразные их расширения (рис. 17, фиг. 1 б).

Сравнение. Хорошая выдержанность характерных морфологических признаков, главным образом скульптуры кроны, своеобразное строение дентиновых каналов шейки и кроны, сложность каналов «эмбриональной чешуи» отличает этот вид от других представителей рода *Cheiracanthus*.

Геологическое и географическое распространение. Чешуи *Cheiracanthus talimae* sp. nov. распространены в отложениях верхненаровского подгоризонта Главного девонского поля. Возможно их присутствие также в низах арукюлаского горизонта.

Материал. Более ста пятидесяти чешуй.

CHEIRACANTHUS CRASSUS SP. NOV.

Табл. VI, фиг. 3—4; табл. VII, фиг. 1—2; рис. 18, рис. 19, фиг. 1—3; рис. 23, фиг. 4—5.

Crassus (лат.) — толстый.

Голотип. ЛитНИГРИ, чешуя № 45-1182 (табл. VII, фиг. 1 а, б). Белоруссия, скв. Эйвидовичи-328, глуб. 219,3 м; D₂, эйфель, нижненаровский подгоризонт, западнодвинская свита.

Диагноз. Чешуи длиной 0,3—1,2 мм, массивные, высокие. Крона толстая, округленно-ромбовидная. Скульптура на кроне в виде двух центральных, резко выступающих гребней с бороздой посередине и мелких боковых гребешков, постепенно затухающих к заднему отделу. Шейка высокая, основание сильно выпуклое, с макушкой в центре. В шейке крупные восходящие дентиновые каналы изменчивого облика: от прямых, линейно вытянутых до извилистых, сложно переплетенных. «Эмбриональная чешуя» по сложности каналов не выделяется от последующих пластин роста. Эмалеподобный дентин в поверхностных частях пластин нарастания кроны не выражен или слагает тонкие полоски нескольких поверхностных пластин нарастания.

Описание. *Морфология.* Чешуи средней величины (преобладают 0,3—0,7 мм) и лишь единичные экземпляры превышают 1 мм (до 1,1—1,2). Мелкие чешуи (0,1—0,2 мм) также редки. Крона обычно правильно-ромбовидная, иногда округленная (рис. 18, фиг. 1, 8), у редких экземпляров округлая (рис. 18, фиг. 11 а). Незначительная часть чешуй имеет вытянутую в длину овальную крону (рис. 18, фиг. 7 а), с тупыми и как бы обрубленными передним и задним краями. Размеры кроны редко превышают размеры основания. Два центральных продольных гребня

выражены всегда, но неодинаково отчетливо: иногда они высокие и широкие (рис. 18, фиг. 2 а, 3, 7 а), с широкой бороздой посередине, а иногда прослеживаются с трудом (рис. 18, фиг. 11) и представлены лишь незначительными выпуклостями. Редки чешуи, у которых центральные гребни очень узкие, как бы сросшиеся, а срединная борозда выражена слабо (табл. VI, фиг. 3). Форма центральной борозды изменчивая. Чаще всего она узкая, неглубокая, протягивается почти через всю крону. Встречаются чешуи с максимально углубленной, ямчатой, с резкими очертаниями бороздой, выраженной только в заднем отделе кроны (рис. 18, фиг. 8 а). Кроме центральных гребней, на кроне развиты веерообразно или параллельно расположенные узкие гребешки, наиболее отчетливые на переднем крае. Нередки чешуи, у которых эти гребешки отсутствуют (рис. 18, фиг. 10—11). Иногда вдоль переднего края кроны проходит узкая нескульптурованная кайма (рис. 18, фиг. 3). Шейка толстая, гладкая, высокая, по высоте нередко превышает максимальную толщину основания. На заднебоковых стенках шейки, ближе к основанию, у некоторых экземпляров выступают два шариковидных отростка (рис. 18, фиг. 9 б). Основание крупное, сильно выпуклое, обычно незначительно превышает размеры кроны. Макушка основания острая или слабо округленная.

Гистология. Крупные восходящие дентиновые каналы в шейке, облик которых изменчив: от прямых (рис. 19, фиг. 3) до извилистых, сложно переплетенных (рис. 19, фиг. 2; рис. 23, фиг. 4 б). Эмалеподобный дентин в поверхностных частях пластин роста кроны выражен слабо. Дентин даже самых верхних частей пластин пронизан дентиновыми канальцами, которые в вертикальных поперечных срезах чешуй по устремленности вверх и облику (рис. 19, фиг. 2; рис. 23, фиг. 4 в) напоминают канальцы *Ptychodictyon sulcatum* Gross.

Сравнение. По морфологическим признакам (общий выдержанный облик чешуй, их массивность, форма и размеры шейки и основания, толщина кроны и частая редуцированность боковых гребешков) чешуи отличаются от наиболее близкого *S. longicostatus* Gross. Гистологическое строение повторяет характерные признаки рода *Cheiracanthus*. От наиболее близкого *S. longicostatus* отличается строением радиальных и восходящих дентиновых каналов.

Геологическое и географическое распространение. Чешуи *Cheiracanthus crassus* встречаются в нижненаровском подгоризонте Главного девонского поля и выше по разрезу не обнаружены. Они также представлены в поднардовской толще эйфельского яруса (пярунский и резекненский горизонты) рассматриваемого региона.

Материал. Около семидесяти чешуй.

CHEIRACANTHUS INTRICATUS SP. NOV.

Табл. IV, фиг. 4—5; рис. 20; рис. 21, фиг. 1—2.

Intricatus (лат.) — запутанный.

Голотип. ЛитНИГРИ, чешуя № 45-1167 (табл. IV, фиг. 5). Калининградская обл., скв. Дворики-2, глуб. 1009,2 м; D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт, кярнавская свита.

Диагноз. Преимущественно крупные чешуи (0,6—1,2 мм) с плоской, ромбовидно-вытянутой кроной, высокой шейкой и массивным, выпуклым основанием. На кроне параллельные или веерообразно расположенные невысокие гребешки и бороздки, не достигающие до заднего отдела. Передний край кроны усложнен короткими промежуточными бороздками, а задний — изредка узкой, короткой медиальной бороздой. Крона сложена дентином и эмалеподобным дентином. Главные восходящие дентиновые каналы шейки и горизонтальные кроны характерного хейракантидного облика. Радиальные каналы шейки расположены заметно выше поверхности основания. Эмалеподобный дентин слагает несколько верхних пластин нарастания кроны. Короткие, узкие и прерывистые каналцы основания располагаются между ориентированными волокнами Шарпи, переплетают их. Они более крупные только под «эмбриональной чешуей».

Описание. Морфология. Чешуи правильно-ромбовидные или слегка вытянутые в длину, величиной 0,6—1,2 мм. Мелкие из них составляют лишь незначительную часть. Неглубокие бороздки и гребешки кроны, располагающиеся параллельно или веерообразно, сближаются в заднем отделе (табл. IV, фиг. 4 а). Обычно они развиты только в передней половине кроны и лишь у редких экземпляров доходят до заднего отдела. Часто гребешки расширяются у переднего края и снабжены промежуточными короткими бороздками, иногда слабо извилистыми. Лишь у редких чешуй в медиальной части заднего отдела кроны выражена узкая, короткая борозда (табл. IV, фиг. 5) наподобие *Cheiracanthus longicostatus* Gross. Центральные гребни не развиты. Шейка высокая, иногда сравнительно тонкая. Основание в плане ромбовидное, сильно выпуклое, с хорошо выраженной, заостренной макушкой, расположенной примерно по центру или незначительно сдвинутой вперед.

Гистология. В кроне развит толстый слой эмалеподобного пластинчатого дентина, слагающего несколько поверхностных пластин нарастания (рис. 20, фиг. 1 а, 5 а; рис. 21, фиг. 2 а). Лишь у единичных экземпляров восходящие дентиновые каналы после изгиба еще протягиваются и в крайние боковые отделы горизонтальных пластин кроны (рис. 20, фиг. 2 а). Крупные центростремительные радиальные дентиновые каналы, пронизывающие шейку, состоят из многих ветвей и расположены, в отличие от других хейракантидов, значительно выше поверхности основания (рис. 21, фиг. 2 б). Поднимающиеся от них восходящие каналы имеют многочисленные промежуточные ветви и отростки (рис. 20, фиг. 2 б, 5 б). В вертикальных срезах в большинстве случаев наблюдалось характерное расположение восходящих каналов и ветвление их вершин. Не доходя до самой нижней пластины, сложенной эмалеподобным дентином (дуродентином), эти каналы на выдержанном по всей площади уровне сложно ветвятся, образуя сеть тонких отростков, напоминая каналцы мезодентиновой ткани (рис. 20, фиг. 1 б). Горизонтальный срез через более внутренний уровень кроны, в котором содержатся каналы, показывает очень сложный, мелкосетчатый характер расположения дентиновых каналцев (рис. 20, фиг. 4 а). Более поверхностный уровень этого же отдела содержит длинные, ветвистые дентиновые каналы, направленные

ные центростремительно. Циркулярные каналы образуют широкие, изогнутые полукругом ветви, с густой сетью коротких, сильно разветвленных и расположенных кустообразно дентиновых канальцев. Канал над основанием «эмбриональной чешуи» разветвленный (рис. 21, фиг. 2 а), с многочисленными канальцами, протягивающимися в глубь основания. От «эмбриональной чешуи» вниз и в стороны отходит несколько более широких каналов, переплетенных мелкими, прерывистыми (рис. 21, фиг. 2 в). В остальной части основание равномерно пронизано тонкими, однообразными канальцами, образующими вместе с шарпеевыми волокнами сложно переплетенную мелкую сеть (рис. 20, фиг. 5 в).

Сравнение. Морфологически чешуи *Cheiracanthus intricatus* наиболее близки чешуям *C. brevicostatus* Gross, но отличаются от них не столь отчетливым параллельным расположением гребешков и присутствием промежуточных, дополнительных бороздочек вдоль переднего края кроны. По этому признаку *C. intricatus* напоминает *Rhadinacanthus balticus* Gross. От других представителей хейракантид отличается резко. В гистологическом строении выявляется ряд признаков, отличающих *C. intricatus* от родственных ему форм: присутствие необычно толстого слоя эмалеподобного дентина в кроне, характерное ветвление восходящих каналов на нижних уровнях кроны, своеобразная форма и характер ветвления дентиновых канальцев в переднем отделе кроны.

Геологическое и географическое распространение. Чешуи распространены в отложениях сравнительно большого стратиграфического интервала: от верхов средненаровского подгоризонта до арукюлаского горизонта включительно.

Материал. Около пятисот чешуй.

CHEIRACANTHUS? SP.

Табл. I, фиг. 8; табл. III, фиг. 5; рис. 19, фиг. 4, 6.

В среднедевонских отложениях рассматриваемого региона часто присутствуют трудно определимые чешуи, в морфологическом облике которых как бы соединены признаки многих представителей родов *Cheiracanthus*, *Diplacanthus* и *Ptychodictyon*.

Чешуи, как правило, мелкие и не превышают в длину 0,4 мм. Крона ромбовидная, сильно округленная или вытянуто-ромбовидная, плоская. На ее поверхности отчетливые мелкие гребешки и узкие бороздки протягиваются, как правило, через всю крону (табл. III, фиг. 5). Расположение гребешков непостоянное. Они могут симметрично и радиально расходиться на переднем крае и сходиться к центру на заднем, чем напоминают чешуи *Ptychodictyon sulcatum* Gross. Гребешки могут быть ровные или слабо извилистые и прерывистые, и тогда по характеру скульптуры они напоминают чешуи *Diplacanthus? carinatus* Gross, но отличаются от них отсутствием центрального, иногда рассеченного глубокой бороздой, гребня.

Ряд признаков гистологического строения сближает их с чешуями рода *Cheiracanthus*: такое же расположение разветвленных дентиновых канальцев в кроне (рис. 19, фиг. 4), схожий принцип строения шейки — крупные, усложненные радиальные и поднимающиеся от них отчетли-

вые восходящие дентиновые каналы (рис. 19, фиг. 6). У некоторых чешуй восходящие каналы по характеру расположения и ветвистости несколько отличаются от хейракантидных. Они неправильные, со множеством крупных боковых ветвей, иногда направленных косо или даже поперек шейки. Основание пронизано мелкими прерывистыми каналцами.

В среднедевонских отложениях Главного девонского поля чешуи *Cheigacanthus?* sp. обнаружены в сравнительно ограниченном стратиграфическом интервале. Появление их приурочено к верхней части средненаровского подгоризонта. Выше по разрезу они обнаружены также в верхненаровском подгоризонте и, вероятно, переходят в отложения арукюлаского горизонта. Особенно часты находки подобных чешуй в отложениях лемовжской и хотнежской пачек наровской свиты Ленинградской обл.

РОД MARKACANTHUS GEN. NOV.

Назван в честь Э. Ю. Марк-Курик (Таллин); *akantha* (греч.) — шип, колючка.

Типовой вид — *Markacanthus costulatus* sp. nov.; верхненаровский подгоризонт (D₂, эйфель) Главного девонского поля.

Диагноз. Мелкие чешуи с разнообразной по форме кроной. Скульптура кроны в виде продольных, сравнительно высоких гребешков, проходящих через всю ее длину. Гребешки параллельные или веерообразно сближающиеся в заднем отделе. Реже 3—4 центральных гребешка сходятся в толстый, особенно не выделяющийся медиальный гребень. Шейка высокая, основание небольшое, выпуклое. В кроне развиты необычайно широкие циркулярные и радиальные дентиновые каналы с характерно разветвляющимися отростками. Канал над основанием «эмбриональной чешуи» сложный, широкий. В центральном отделе кроны толстым слоем развит бесканальный эмалеподобный дентин. Основание пронизано многочисленными мелкими, прерывистыми каналцами.

Видовой состав. Кроме типового вида, еще *Markacanthus* sp. nov. из арукюлаского горизонта Главного девонского поля.

Сравнение. От чешуй рода *Cheigacanthus* отличаются присутствием одинаково хорошо выраженных на всей поверхности кроны продольных гребешков. У *Cheigacanthus* может резко выделяться один или два центральных гребня, задний отдел кроны может быть снабжен конвергирующими, параллельными или веерообразно расположенными гребешками, или быть нескульптированным, гладким. У *Markacanthus* гребешки доходят до заднего отдела и расположены равномерно. Чешуи *Rhadinacanthus* отличаются конвергирующими, у переднего края кроны усложненными короткими, сходящимися, разделенными дополнительными бороздками или сильно зазубренными гребешками. По характеру расположения, величине, ветвистости дентиновых каналов в кроне чешуи *Markacanthus* выделяются среди других представителей сем. *Cheigacanthidae*.

Геологическое и географическое распространение. Средний девон, эйфель, верхненаровский подгоризонт и арукюлаский горизонт Главного девонского поля.

Табл. II, фиг. 16—19; табл. XIII, фиг. 1—4; рис. 23, фиг. 1—3; рис. 22, фиг. 1—4, 6.

Costulatus (лат.) — с ребрышками.

Голотип. ЛитНИГРИ, чешуя № 45-1103 (табл. II, фиг. 18). Белоруссия, скв. Орша-2, глуб. 323,7—328,1 м; D₂, Эйфель, верхненаровский подгоризонт, костюковичская свита.

Диагноз. Такой же, как и рода.

Описание. *Морфология.* Чешуи мелкие и редко превышают в длину 0,5 мм. Форма кроны разнообразная: правильно-ромбовидная, неправильно-треугольная, овальная, вытянутая в ширину или в длину, ромбовидная, четырех- или многоугольная. У большинства чешуй вдоль переднего края развита узкая валикообразная нескульптурированная кайма (табл. II, фиг. 16, 18). На кроне резко выраженные продольные гребешки и сравнительно глубокие борозды. Гребешки тупые, протягиваются через всю крону, в заднем отделе несколько понижаются (табл. II, фиг. 19). Нередко в переднем центральном отделе имеются короткие продольные дополнительные бороздки (табл. II, фиг. 19). Гребешки протягиваются параллельно, а в заднем медиальном отделе постепенно сближаются (табл. XIII, фиг. 2—3) и крайне редко сходятся (табл. II, фиг. 16, 18). У части чешуй гребешки располагаются веерообразно. Основание чешуй обычно небольшое, меньше кроны, выпуклое, нередко вытянутое поперек. Шейка высокая, в плане округленно-ромбовидной формы до округлой.

Гистология. Центральная часть кроны сложена эмалеподобным (лишенным каналов) дентином (рис. 22, фиг. 2 а; рис. 23, фиг. 3 а), заполняющим несколько поверхностных пластин нарастания. Глубже, особенно в шейке и на более внутренних уровнях кроны, сосредоточены крупные сосудистые каналы. Радиальные каналы, расположенные над поверхностью основания, широкие, сложно разветвленные. От них вниз, в верхнюю часть основания, направлены многочисленные тонкие дентиновые отростки (рис. 23, фиг. 3 б). Восходящие каналы шейки широкие, сложные. В отличие от рода *Chelacanthus*, их расположение по пластинкам роста не столь отчетливое из-за большого количества промежуточных ветвей и сплетающихся их отростков (рис. 22, фиг. 4 б; рис. 23, фиг. 3 б). Нередки случаи, когда несколько восходящих каналов в приустьевых частях располагаются кустообразно, поднимаясь от одного участка радиального канала. При переходе в горизонтальные пластины кроны восходящие каналы очень быстро становятся тонкими, а на верхних уровнях полностью отсутствуют. На более глубоком уровне кроны восходящие каналы объединены с циркулярными в крупноячеистую сетку (рис. 22, фиг. 1). Радиальные каналы, направленные к центру чешуи, также очень широкие, но сильно извилистые, поэтому в одном сечении можно наблюдать только короткие их части (рис. 23, фиг. 1). Дентиновые каналы короткие, разветвленные и располагаются в пределах каждой пластины роста (рис. 22, фиг. 3 б). Канал над основанием «эмбриональной чешуи» широкий, сильно разветвленный (рис. 22, фиг. 2, 4),

а иногда по размерам и характеру ветвистости не выделяется среди остальных восходящих каналов (рис. 23, фиг. 3). Граничащая с шейкой полоса основания пронизана многочисленными тонкими канальцами, в остальной же части они встречаются редко.

Сравнение. По гистологическому строению чешуи *Markacanthus costulatus* наиболее близки к *Cheiracanthus intricatus*. У обоих видов в верхней части кроны хорошо выражен толстый слой эмалеподобного дентина. Сходен принцип расположения восходящих дентиновых каналов в шейке, хотя по характеру ветвления имеются отчетливые различия. Дентиновые каналы в кроне чешуй *M. costulatus* располагаются своеобразно, выделяясь тем среди всех представителей семейства. В отличие от *Rhadinacanthus balticus* Gross, пластины роста в кроне чешуй *M. costulatus* значительно тоньше, количество их больше, а облик восходящих дентиновых каналов в шейке и их отростков в кроне отличается весьма резко. По морфологическим признакам чешуи *M. costulatus* обособлены отчетливо.

Геологическое и географическое распространение. Чешуи *M. costulatus* встречаются только в самой верхней части наровского и низах арукюлаского горизонтов Главного девонского поля. Наиболее характерны они для верхненаровского подгоризонта.

Материал. Около тысячи чешуй.

СЕМ. ACANTHODIDAE AGASSIZ, 1844

РОД ACANTHODES AGASSIZ, 1833

Ф. Бротцен (Brotzen, 1934) отнес мелкие чешуи с гладкой кроной к двум родам: *Acanthoides* gen. nov. и *Acanthodes* Ag. Как показали дальнейшие исследования (Denison, 1979), эти чешуи принадлежат роду *Gomphodus* (в понимании Х. Пандера), переименованного в последующем В. Гроссом в *Gomphonchus* (Gross, 1971). В 1938 г. подобные чешуи описал К. Штауффер из основания среднего девона США и Канады под названием *Acanthodes? dublinensis*. И. Веллс (Wells, 1944) установил опять же из среднедевонских отложений США и Канады три вида *Acanthoides*: *A. hardyi*, *A. sciotoensis*, *A. dublinensis*. В. Гросс (Gross, 1973), изучавший позже эти чешуи, отметил, что все они имеют однообразное гистологическое строение, а незначительные морфологические различия не могут служить достаточным диагностическим признаком. Им же все нескульптурированные чешуи среднедевонских акантодов были отнесены к единственному виду *Acanthodes? dublinensis* Stauffer. Однако в настоящее время выяснено (Denison, 1979), что эти среднедевонские чешуи не принадлежат к роду *Acanthodes*, достоверно установленному еще Л. Агассизом из карбона Саара (Германия). В среднедевонских отложениях Главного девонского поля чешуи с гладкой, нескульптурированной кроной, относимые нами традиционно к роду *Acanthodes?*, количественно преобладают над другими видами. Выделяемые ниже четыре морфологические разновидности этих чешуй имеют определенную стратиграфическую приуроченность.

ACANTHODES? SP. A

Табл. IV, фиг. 6; рис. 21, фиг. 6 а, б.

Чешуи этой разновидности выделяют тонкость и хрупкость. По размерам они редко превышают 0,6 мм. Крона варьирует от правильно- и округленно-ромбовидной до округлой или сильно вытянутой в длину, неправильной. Лишь у незначительной части чешуй ширина кроны превышает длину. Поверхность кроны, как правило, в передней медиальной части вогнутая. Вогнутость может быть резкая, ямчатая, с крутым передним краем, который к заднему отделу чешуи выволаживается. Основание небольшое, слабо выпуклое, шейка тонкая. Поверхностный дуродентиновый слой слабо развит. Крупные восходящие дентиновые каналы в шейке расположены по пластинам роста. При изгибе и переходе в горизонтальную плоскость кроны они длинными ветвями устремлены к заднему отделу и расположены параллельно. Большинство таких каналов поднимаются из шейки и сосредоточены в области медиального углубления (рис. 21, фиг. 6 а, б). Мелкие дентиновые отростки очень редкие или вовсе отсутствуют.

Чешуи обнаружены только в Прибалтике, в отложениях верхненаровского подгоризонта и нижней части арукюлаского горизонта.

ACANTHODES? SP. B

Табл. III, фиг. 6—8; табл. VII, фиг. 3—5; рис. 21, фиг. 3—5.

Чешуи значительно крупнее *Acanthodes?* sp. A и нередко достигают длины 1, а единичные экземпляры — 1,2 мм. Размер кроны не превышает размеров шейки. Форма ее варьирует от ромбовидной с округленным передним краем до округлой. Шейка низкая, слабо выраженная. Основание очень массивное, сильно выпуклое, обычно превышает размеры кроны. Характерно расположение восходящих каналов в шейке и кроне. Отчетливо различаются отдельные их стволы, располагающиеся по пластинам роста, со сравнительно немногочисленными отростками (рис. 21, фиг. 3, 5 б). Восходящие дентиновые каналы не загибаются и не переходят в горизонтальную плоскость кроны, как у других акантодов. Достигнув поверхности кроны, они прерываются (рис. 21, фиг. 3—5). «Эмбриональная чешуя» обычно не выделяется сложностью дентиновых каналов, и только у редких экземпляров отмечен значительно расширенный с крупными отростками центральный канал (рис. 21, фиг. 3), от которого в глубь основания направлены многочисленные мелкие каналы. Узкие, извилистые, слабветвистые каналы пронизывают всю толщину основания (рис. 21, фиг. 5 а).

Чешуи обнаружены в Главном девонском поле, в формации Грей-Хук Западного Шпицбергена, среднедевонских отложениях архипелага Северная Земля и Северо-Востока СССР (Омулевские горы и Момский хребет). В Главном девонском поле они чаще встречаются в нижней половине наровского горизонта.

ACANTHODES? SP. C

Табл. IV, фиг. 7; табл. V, фиг. 7; табл. VII, фиг. 9; рис. 24; рис. 25, фиг. 1.

По сравнению с другими разновидностями, это наиболее крупные чешуи — нередко в длину достигают 1,3—1,7 мм. Крона их обычно ромбовидная, вытянутая в длину, с округленным передним и узким, заостренным задним краем. Нередки чешуи с сильно сплюсненной, длинной и узкой кроной. Передний и боковые края кроны узкой полоской слегка опущены вниз, а в центральном отделе часто развита незначительная медиальная вогнутость (табл. VII, фиг. 9). Шейка высокая, гладкая, сравнительно толстая. Основание выпуклое. В шейке и кроне насчитывается до 17 тонких пластин роста. В шейке они более толстые, сложенные дентином. В кроне, особенно в поверхностных слоях пластин, а в центральном отделе почти во всю их глубину, развит дуродентин (рис. 24, фиг. 1 а; рис. 25, фиг. 1). Восходящие каналы в шейке широкие, гладкие и маловетвистые (рис. 24, фиг. 1 б; рис. 25, фиг. 1). В отличие от хейракантидных чешуй, радиальные каналы в шейке не выражены. Восходящие каналы, переходя в горизонтальную плоскость, в поверхностных пластинах кроны быстро заканчиваются. Только на более глубоких уровнях кроны можно наблюдать дентин, густо пронизанный каналами. Всегда выделяются продольные, веерообразно расположенные главные каналы, длинные, с густой сетью переплетающихся их отростков (рис. 24, фиг. 2 в). В поверхностных уровнях кроны они быстро суживаются (рис. 24, фиг. 3) и совсем не выделяются среди отростков, образуя ячеистую сеть однообразных канальцев (рис. 24, фиг. 5 в). В «эмбриональной чешуе» в редких случаях наблюдается более расширенный центральный канал. Обычно она пронизана тонкими переплетающимися канальцами (рис. 24, фиг. 4). Основание содержит прерывистые канальцы.

Чешуи *Acanthodes?* sp. C в Главном девонском поле наиболее характерны для отложений пярнуского и особенно резекненского горизонтов (основание среднего девона), где часто преобладают над другими видами. Единичные чешуи также представлены и в нижней части наровского горизонта, а выше по разрезу не обнаружены.

ACANTHODES? SP. D

Табл. IV, фиг. 8—9; табл. VII, фиг. 6—8; рис. 25, фиг. 2—5.

Как правило, мелкие чешуи, не превышающие в длину 0,5 мм. В пробах они многочисленны и представлены большим разнообразием форм. У *Acanthodes?* sp. D чаще, чем у других разновидностей, встречаются узкие, сильно вытянутые в ширину чешуи. Наряду с ромбовидными часты также округлые и четырехугольные чешуи. Крона не превышает размеров основания. Шейка преимущественно низкая, а основание слабо выпуклое или плоское. В кроне этих чешуй лучше, чем у других разновидностей, выражены крупные сложноразветвленные циркулярные кана-

лы (рис. 25, фиг. 4 б). В местах их пересечения с восходящими каналами образуются крупные расширения. Восходящие каналы в шейке обычно извилистые, непродолжительные, с небольшим количеством узких прерывистых отростков (рис. 25, фиг. 3, 5). Имеются также чешуи, у которых упорядоченные восходящие каналы расположены строго по пластинам роста и устремлены вверх от крупных, многоветвистых радиальных (рис. 25, фиг. 2 б). От последних вниз, в глубь основания, протягиваются многочисленные прерывистые каналы. Дуродентин в кроне развит слабо.

Эта разновидность чешуй в большом количестве распространена по всему разрезу наровского, а также арукюлаского горизонтов Главного девонского поля.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ФАЦИАЛЬНАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ СТРАТИГРАФИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ ЧЕШУЙ АКАНТОДОВ

Комплекс из подстилающих отложений пярнуского и резекненского горизонтов Главного девонского поля един для обоих подразделений. По имеющимся в нашем распоряжении данным, видовой состав акантодов в этом стратиграфическом интервале не претерпевает существенных изменений. Здесь обнаружены *Laliacanthus singularis* Kar.-Tal. (Талимаа, 1981), *Cheiracanthoides comptus* Wells, *Cheiracanthoides* sp., *Nostolepis* sp., *Cheiracanthus* cf. *brevicostatus* Gross, *C. crassus* sp. nov., *C. sp. nov. 1* (вид морфологически близок к *C. longicostatus* Gross, но отличается по гистологическому строению), *C. sp. nov. 2*, *Diplacanthus?* sp. nov. 1, *Rhadinacanthus* sp. nov. 1, *Ptychodictyon* sp. nov. 1, *Acanthodes?* sp. B, *Acanthodes?* sp. C, *Acanthodes?* sp. D и чешуи, по морфологическим признакам близкие к чешуям из серии Грей-Хук Западного Шпицбергена, описанным как *Watsonacanthus oervigi* Valiuk. и *Estopacanthus cristiformis* Valiuk. (Валюкявичюс, 1979). Руководящими видами являются *Laliacanthus singularis* Kar.-Tal., *Cheiracanthus* sp. nov. 1, *C. sp. nov. 2*, *Diplacanthus* sp. nov. 1, *Rhadinacanthus* sp. nov. 1, *Ptychodictyon* sp. nov. 1, не встреченные в вышележающих отложениях наровского горизонта. *Cheiracanthoides comptus* Wells, *Nostolepis* sp., *Cheiracanthus crassus* sp. nov., *Acanthodes?* sp. B, *Acanthodes?* sp. C являются общими для пярнуско-резекненского и ранненаровского комплексов.

Наиболее полно этот комплекс чешуй представлен в разрезах северной и северо-восточной частей Белоруссии, в пярнуских слоях и витебской свите. В скважинах Дрисса-1СТ (инт. 294,5—301,5 м), Браслав-7 (261—266); Браслав-8 (288—292); Браслав-6 (289—327); Браслав-14 (225—240); Купчели-325 (273,1—276,9) обнаружен комплекс в полном составе или близком к полному. Большой частью чешуи приурочены к терригенно-карбонатным отложениям витебской свиты. Менее представительные комплексы чешуй, содержащие руководящие виды *Laliacanthus singularis* Kar.-Tal., *Rhadinacanthus* sp. nov. 1, встречены в скважинах Эйви-

довичи-328 (инт. 253—258,5 м); Дубино-319 (302,8—307,4) и др. В северо-восточной части Белоруссии (Оршанской впадине и Жлобинской седловине) комплекс обнаружен в скважинах Лиозно-1 (инт. 486,7—516,5 м); Богушевск-1 (глуб. 476,3 м); Чериков-1 (411,8—429,2); Вильчицы-1 (344,5); Чашники (287,3—290,4).

В крайней восточной части Литвы и юго-восточной Латвии, в мало-мощной пярнуской и более мощной резекненской свитах акантоды обнаружены главным образом в отложениях последней. На территории Литвы они известны из скв. Решутине-321, инт. 286,4—292,5 м (*Laliacanthus singularis* Kar.-Tal., *Cheiracanthus* sp. nov. 1, *Rhadinacanthus* sp. nov. 1, *Cheiracanthoides* sp., *Acanthodes?* sp. C). В скважинах Друкшай-324 (инт. 300,6—309,8 м) и Гярконис-326 (308—315,5) обнаружены *Laliacanthus singularis* Kar.-Tal., *Cheiracanthoides* sp., *Acanthodes?* sp. C. Из пярнуской свиты Литвы в скв. Крякянава-7 (глуб. 382,1 м) известны чешуи *Diplacanthus?* sp. nov. 1 и *Acanthodes?* sp. D. В юго-восточной части Латвии акантоды этого комплекса встречены в скважинах Шкяуне-103 (инт. 380,2—387,6 м); Малта-105 (406,5—424,8); Краслава-104 (324—328,4); Лудза-15 (430,8—431,6), где представлены руководящими видами *Laliacanthus singularis* Kar.-Tal., *Cheiracanthus* sp. nov. 1, а также *Acanthodes?* sp. C, *Acanthodes?* sp. B, *Cheiracanthus* cf. *brevicostatus* Gross.

В последнее время руководящие виды акантодов этого стратиграфического комплекса обнаружены в разрезах западной части региона. В пярнуской свите в скв. Вентспилс-ЗД (инт. 185—188,2 м) обнаружены *Laliacanthus singularis* Kar.-Tal., *Ectopacanthus* cf. *cristiformis* Valiuk., *Cheiracanthus* sp. nov. 1 и *Acanthodes?* sp. C. Глубже, в отложениях, отнесенных к кемерскому горизонту, встречены: в инт. 205,9—206,3 м — *Laliacanthus singularis* Kar.-Tal., *Ectopacanthus* cf. *cristiformis* Valiuk., *Cheiracanthus* sp. nov. 1, *C. crassus* sp. nov., *Rhadinacanthus* sp. nov. 1, *Acanthodes?* sp. C, *Acanthodes?* sp. B, а в инт. 227,8—229,3 м, кроме этих видов, еще *Ptychodictyon* sp. nov. 1 и *Diplacanthus?* sp. nov. 1. Последний обнаружен также в скв. Дворики-2 (Калининградская обл.) на глуб. 1150 м (верхи внешвильской свиты).

На территории Эстонии комплекс чешуй акантодов этого стратиграфического уровня впервые обнаружен в скв. Мехикоорма-421 (Клеесмент и др., 1975). Он приурочен к двум нижним ритмам резекненской свиты. По нашим данным, в нижнем ритме отложений встречены *Laliacanthus singularis* Kar.-Tal., *Nostolepis* sp., *Diplacanthus?* sp. nov. 1, *Ectopacanthus* cf. *cristiformis* Valiuk., *Ptychodictyon* sp. nov. 1, *Rhadinacanthus* sp. nov. 1, *Acanthodes?* sp. C, *Acanthodes?* sp. D, *Cheiracanthus* sp. nov. 1 (инт. 242—246,1 м). Несколько обеднен видовой состав акантодов верхней части среднего ритма: в инт. 231—237,1 м встречены *Ectopacanthus* cf. *cristiformis* Valiuk., *Diplacanthus?* sp. nov. 1, *Acanthodes?* sp. C, а на глуб. 225,5 м — два последних совместно с *Laliacanthus singularis* Kar.-Tal. В стратотипическом разрезе пярнуского горизонта — обнажении Тори — в 2 м над уровнем воды в р. Пярну найдены *Laliacanthus singularis* Kar.-Tal., *Ectopacanthus* cf. *cristiformis* Valiuk., *Acanthodes?* sp. C, *Acanthodes?* sp. D.

СТРАТИГРАФИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ ЧЕШУИ АКАНТОДОВ НАРОВСКОГО ГОРИЗОНТА

В отложениях наровского горизонта выявлены четыре стратиграфических комплекса чешуй акантодов (рис. 2). По ним проведено расчленение и корреляция отложений.

Первый стратиграфический комплекс чешуй выявлен в низах наровского горизонта и приурочен к доломитовым мергелям, глинам и алевролитам нижненаровского подгоризонта. В его составе наиболее часто присутствуют *Cheiracanthoides comptus* Wells, *Cheiracanthus crassus* sp. nov., *C. brevicostatus* Gross, *C. longicostatus* Gross, *Acanthodes?* sp. B, *Acanthodes?* sp. D, *Acanthodes?* sp. C. Изредка встречаются *Nostolepis* sp., *Rhadinacanthus balticus?* Gross. Руководящими видами являются *Cheiracanthoides comptus* Wells, *Cheiracanthus crassus* sp. nov., *Acanthodes?* sp. C. Первый часто количественно преобладает над всеми остальными видами. В вышележащих отложениях средненаровского подгоризонта эти виды не обнаружены, но присутствуют в отложениях прынского и резекненского горизонтов. Остальные виды имеют более широкое вертикальное распространение.

Наиболее полно первый наровский комплекс чешуй представлен в разрезах Эстонии. В скв. Каагвере-1 (глуб. 125 м); Холдре-2 (инт. 212,3—216,5 м); Ристикюла-174 (61,4—70,2); скв. 6950 (13,9—24,6); скв. 6826 (23,7—24) обнаружены все три руководящих вида чешуй. В скв. Пыльва-423 (глуб. 222,7 м); Луутнику-451 (380,9); скв. 6949 (26,4) присутствует лишь *Cheiracanthoides comptus* Wells. В образцах из котлована Эстонской теплоэлектростанции выявлен комплекс полного видового состава, а из карьера горючего сланца № 2 — *Cheiracanthoides comptus* Wells, *Cheiracanthus crassus* sp. nov., *Acanthodes?* sp. B, *Acanthodes?* sp. D. В обнажении на р. Нарве около устья речки Городенки руководящие виды *Cheiracanthoides comptus* Wells и *Cheiracanthus crassus* sp. nov. встречены с сопутствующими *Cheiracanthus longicostatus* Gross, *C. brevicostatus* Gross, *Rhadinacanthus balticus?* Gross, *Acanthodes?* sp. B, *Acanthodes?* sp. D (рис. 3).

На территории Латвии комплекс выявлен в первой (нижней) пачке наровской свиты. Все три руководящих вида совместно встречены лишь в скв. Стренчи-8 (глуб. 231 м). В скв. Видрижи-10 (инт. 304,6—308,5 м) встречены *Cheiracanthoides comptus* Wells, *Cheiracanthus crassus* sp. nov., *Acanthodes?* sp. B, *Acanthodes?* sp. D, а в скв. Валдемарпилс-16 (инт. 291,8—295 м) к ним присоединяется *Cheiracanthus brevicostatus* Gross. Первые два руководящих вида и *Acanthodes?* sp. B встречены в скв. Лонасте-8 на глуб. 163—163,2 м. В скважинах Шкяуне-103 (глуб. 358,8 м); Балтинава-17 (403,5); Олайне-50 (420,2) руководящие виды не обнаружены. Чаще всего здесь представлены лишь *Acanthodes?* sp. B, *Acanthodes?* sp. D, реже — *Cheiracanthus brevicostatus* Gross.

В Литве этот комплекс обнаружен (рис. 4) в низах лядайской свиты скв. Лядай-179 (глуб. 359,4 м); Салантай-59 (836,5); Таураге-83 (765,8) и Ликенай-398 (375,3). В первом разрезе он представлен чешуями *Cheiracanthus crassus* sp. nov. и *Acanthodes?* sp. C, во втором — *Cheiracan-*

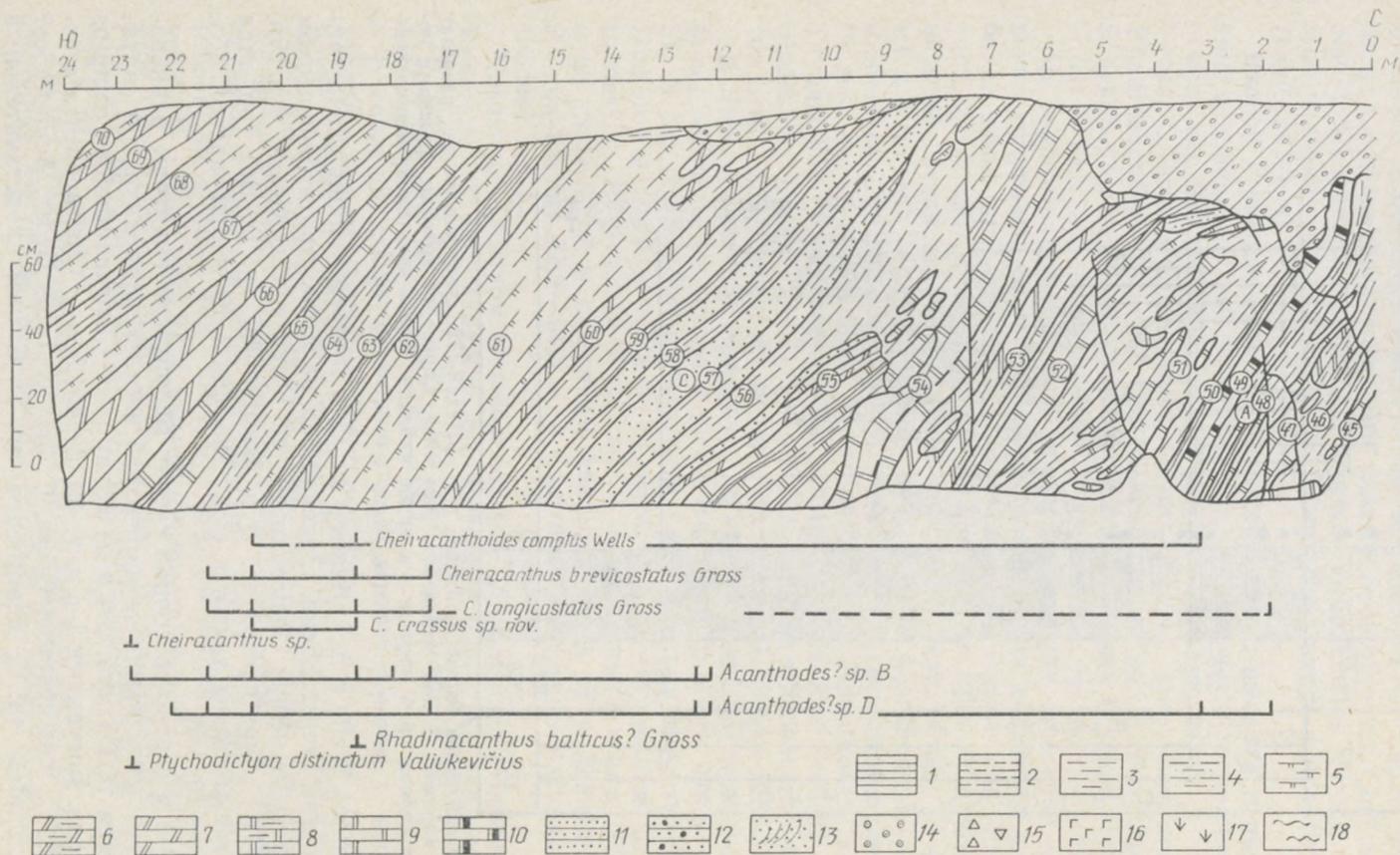


Рис. 3. Распространение чешуй акантодов в разрезе обнажения на р. Нарве (около д. Городенки) Разрез по Э. Ю. Марк-Курик, 1976, с дополнениями:

1 — глины; 2 — глины и сильно глинистые алевролиты; 3 — алевролиты; 4 — алевролиты слабокарбонатные; 6 — сильно глинистые доломитовые мергели; 7 — доломитовые мергели; 8 — доломиты глинистые; 9 — доломиты; 10 — доломиты палевые; 11 — песчаники горизонтально-слоистые; 12 — конгломераты; 13 — песчаники косослоистые; 14 — кальцитовые глобулы; 15 — брекчия; 16 — гипс; 17 — кальцит; 18 — волнистая слоистость

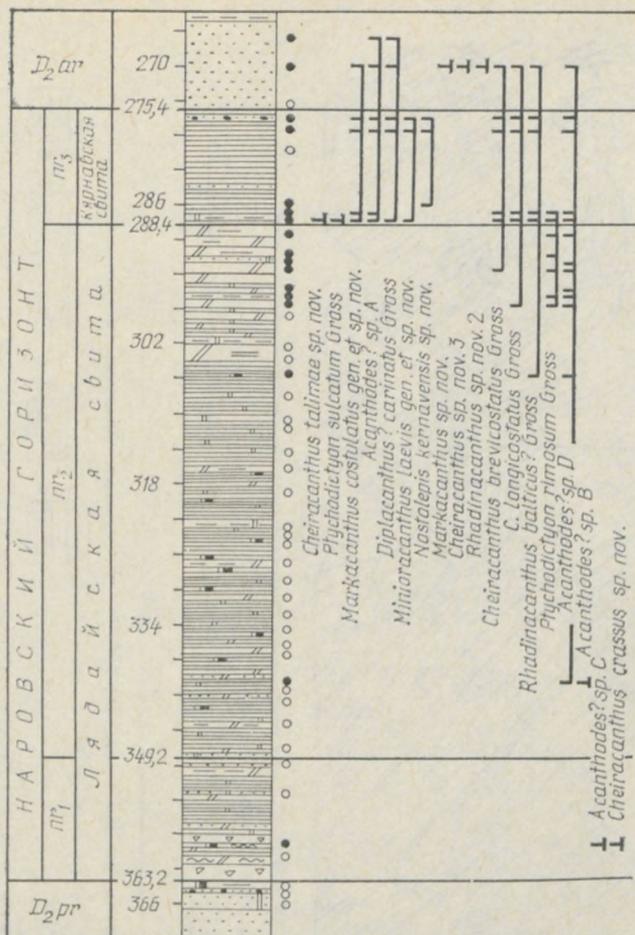


Рис. 4. Распространение чешуй акантодов в скв. Лядай-179, стратотипических разрезах лядайской и кярнаўскай свит Наровского горизонта. Справа от колонки кружками показаны места отбора проб: черные — в пробе найдены чешуи акантодов; незакрашенные — не найдены. Усл. обознач. см. на рис. 3

thoides comptus Wells и *Acanthodes?* sp. C, в третьем — лишь *Cheiracanthoides comptus* Wells. В скв. Ликенай-398 на этом стратиграфическом уровне встречены чешуи *Cheiracanthus* cf. *brevicostatus* Gross, а в скв. Буткунай-241 — *Acanthodes?* sp. B и *Acanthodes?* sp. D. Все три вида совместно обнаружены также в скв. Дворики-2 Калининградской обл. (инт. 1093,6—1095,5).

В северной и северо-восточной частях Белоруссии акантоды ранненаровского комплекса известны из верхней части западнодвинской свиты. В скв. Дрисса-1СТ (глуб. 284,2 м) обнаружен *Cheiracanthoides comptus* Wells, а в скв. Богушевск-1 в инт. 427,8—431,5 м — *Cheiracanthus crassus* sp. nov., *C. longicostatus* Gross, *C. brevicostatus* Gross, *Acanthodes?* sp. B, *Acanthodes?* sp. C, *Acanthodes?* sp. D. Самый представительный

комплекс чешуй содержится в скв. Чериков-1 (инт. 386,8—400,8 м), где наряду с вышеперечисленными видами присутствуют *Cheiracanthus* sp. nov. 1 и *Ectoparacanthus* cf. *crisiformis* Valiukevičius. В скв. Заскорки-2 этот уровень представлен лишь *Acanthodes?* sp. B и *Acanthodes?* sp. D (глуб. 267,3 м).

Второй стратиграфический комплекс чешуй выявлен в нижней половине средненаровского подгоризонта. Он включает в основном виды широкого вертикального распространения: *Cheiracanthus longicostatus* Gross, *C. brevicostatus* Gross, *C. intricatus* sp. nov., *Cheiracanthus?* sp., *Rhadinacanthus balticus?* Gross, *Acanthodes?* sp. B, *Acanthodes?* sp. D. В некоторых разрезах комплекс включал также *Ptychodictyon rimosum* Gross — вид, характерный для следующего — третьего — комплекса.

На территории Литвы и Калининградской обл. комплекс преимущественно приурочен к сероцветной (нижней) части лядайской свиты и наиболее полно представлен в восточной части Литвы: скв. Решутине-321 (инт. 219,8—227,9 м); Кушлишкяй-339 (125,4—135). В других разрезах видовой состав акантодов менее полный. В скв. Лядай-179 (глуб. 340,8 м) и Буткунай-241 (296) обнаружены только *Acanthodes?* sp. B и *Acanthodes?* sp. D; Свядасай-252 — *Cheiracanthus brevicostatus* Gross и *Acanthodes?* sp. D (глуб. 266,4 м); Салантай-59 — *Acanthodes?* sp. B (817); Таураре-83 — *Cheiracanthus longicostatus* Gross, *Acanthodes?* sp. B, *Acanthodes?* sp. D (инт. 744,7—756 м); Дворики-2 — *Cheiracanthus brevicostatus* Gross, *Acanthodes?* sp. B, *Acanthodes?* sp. D (1054—1088,2).

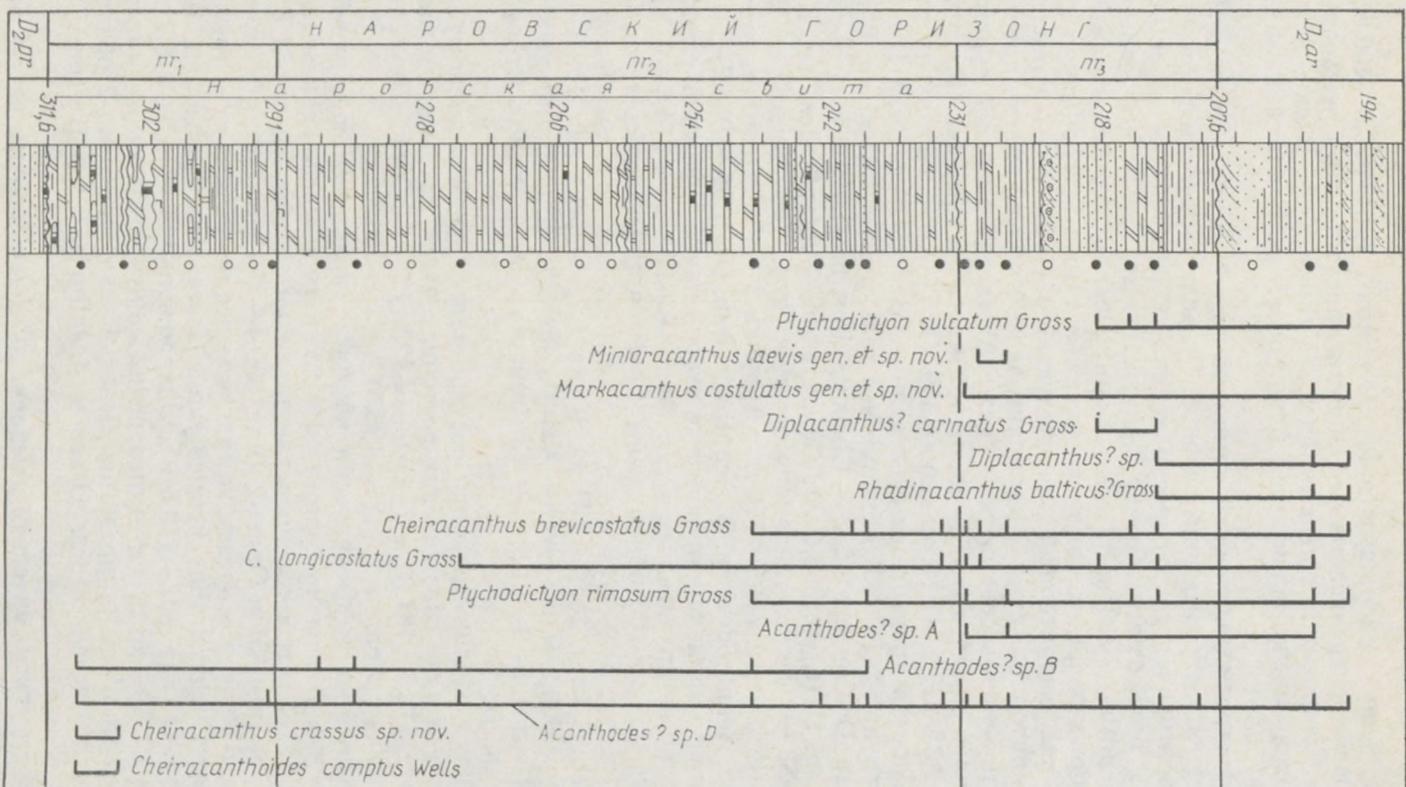
В Латвии комплекс приурочен ко второй пачке наровской свиты. Наиболее полно он представлен в скв. Видрижи-10 в инт. 274,6—287 м (рис. 5). В скв. Нагли-106 обнаружены *Cheiracanthus longicostatus* Gross и Лужни-4 в инт. 51,9—61,5 м — *Cheiracanthus brevicostatus* Gross и *Acanthodes?* sp. B (инт. 265,5—273 м). В скв. Стренчи-8 в инт. 162,3—173,9 м и на глуб. 209,3 м встречены *Acanthodes?* sp. B и *Acanthodes?* sp. D; Лужни-4 в инт. 51,9—61,5 м — *Cheiracanthus brevicostatus* Gross и *Acanthodes?* sp. D.

Комплекс в полном видовом составе или близком к полному обнаружен также в ряде скважин юго-восточной части Эстонии: Мехикоорма-421 (инт. 174,5—181,3 м); Пыльва-423 (207,8—208); Луутснику-451 (363,2—366,4); Холдре-2 (186—195,5).

В северной части Белоруссии комплекс приурочен к верхней части мергельной и мергельно-доломитовой пачке городокской свиты (Валюкявичюс, 1981). Наиболее представителен он в скв. Дрисса-1СТ в инт. 242—266 м (рис. 6) и Орша-2 (инт. 380,4—398,5 м), где обнаружены те же виды. В других разрезах комплекс менее полный. В скв. Богушевск-1 встречены *Cheiracanthus brevicostatus* Gross, *Acanthodes?* sp. B, *Acanthodes?* sp. D (инт. 402—410,5 м); Эйвидовичи-328 (218,3—219,7) и Купчели-325 (223,4—233,2) к вышеперечисленным трем видам присоединяется *Cheiracanthus longicostatus* Gross. В скв. Заскорки-2 обнаружены *Cheiracanthus brevicostatus* Gross и *Acanthodes?* sp. B (инт. 238,2—255,5 м).

Третий стратиграфический комплекс включает больше видов, чем предыдущий. Он обнаружен в верхней части средненаровского подгоризон-

Рис. 5. Распространение чешуй акантодов в наровской свите скв. Видрижи-10. Усл. обознач. см. на рис. 3



та. Как правило, в нем резко преобладают чешуи *Ptychodictyon rimosum* Gross. Нередко их количество превышает количество остальных видов вместе взятых. Впервые в разрезе наровского горизонта появляются диплакантидные чешуи. Они определены нами *Diplacanthus?* sp., так как имеют ряд морфо- и гистологических отличий от широко представленного в следующем комплексе *Diplacanthus? carinatus* Gross. Появление третьего наиболее важного вида — *Ptychodictyon distinctum* Valiuk. — также приурочена к верхам средненаровского подгоризонта. Кроме того, в комплексе более многочисленны, чем в предыдущих, *Cheiracanthus longicostatus* Gross, *C. brevicostatus* Gross, *C. intricatus* sp. nov., *Cheiracanthus?* sp., *Rhadinacanthus balticus?* Gross. Как и в других комплексах, часты находки многочисленных нескulptированных чешуй, относимых условно к роду *Acanthodes*. В комплексе резко увеличено содержание *Acanthodes?* sp. B. В единственной скв. Дрисса-1СТ комплекс включает чешуи *Ptychodictyon sulcatum* Gross, характерные для четвертого комплекса.

В Литве и Калининградской обл. комплекс приурочен к верхам лядайской свиты и в полном видовом составе выявлен в скважинах: Решути-не-321 (инт. 198,2—219,8 м); Свядасай-252 (222,2—232,5); Салантай-59 (739—747,5); Буткунай-241 (263,6—296); Шаравай-427 (321,9—322); Ликенай-398 (290—330,6). Менее представительный комплекс, но с характерным преобладанием чешуй *Ptychodictyon rimosum* Gross и *Acanthodes?* sp. B, обнаружен в скважинах: Шилуте-76 (глуб. 846,8 м); Лядай-179 (инт. 288,4—297,4 м); Стационай-8 (511,3); Куркляй-260 (191,1—219,7); Гелува-99 (394,2); Лигумай-45 (601—612,9); Науйойи-Акмяне-70 (554,1); Зибалай-187 (201,7—205); Кункояй-12 (557,1); Паровея-9 (286,9—297,5). В других детально изученных разрезах Литвы чешуи этого стратиграфического уровня обнаружены в скв. Каниюкай-261 (глуб. 210,5 м); Таурге-83 (инт. 707,7—724,7 м); Кушлишкяй-339 (92,5—122,2); Римшенай-331 (200,5—201,1), но руководящие виды среди них отсутствуют. Здесь представлены преимущественно лишь виды родов *Cheiracanthus* и *Acanthodes?*. В Калининградской обл. комплекс полно представлен в скв. Дворики-2 в инт. 1038,5—1052,2 м (рис. 7).

В Латвии комплекс приурочен к третьей пачке наровской свиты. В полном видовом составе он выявлен в скв. Элерне-17 (инт. 228,9—256,8 м). В других разрезах встречены количественно преобладающие *Ptychodictyon rimosum* Gross и *Acanthodes?* sp. B вместе с сопутствующими *Cheiracanthus longicostatus* Gross, *C. brevicostatus* Gross, *Rhadinacanthus balticus?* Gross, *Acanthodes?* sp. D. Комплексы такого состава обнаружены в скв. Шкяуне-103 (инт. 304,1—322 м); Балтинава-17 (340—365); Видрижи-10 (232,4—249,2); Стренчи-8 (99,5—131,6). В скважинах Олайне-50 (глуб. 352,2 м); Гарзде-1 (130,3); Валдемарпилс-16 (190,6—231,1); Лужни-4 (42) комплекс обедненный, без руководящих видов.

В Эстонии комплекс выявлен в нижней части городенкинской подсвиты. В полном составе он обнаружен в обнажениях на речке Боровне (сводный разрез см. на рис. 22) и скважинах Пыльва-423 (инт. 166,2—196 м); Луутснику-451 (341—353,5); Холдре-2 (152,3—180,4); Мехикоорма-421 (153,3—168,2); скв. 6950 (12,5—13). Менее представитель-

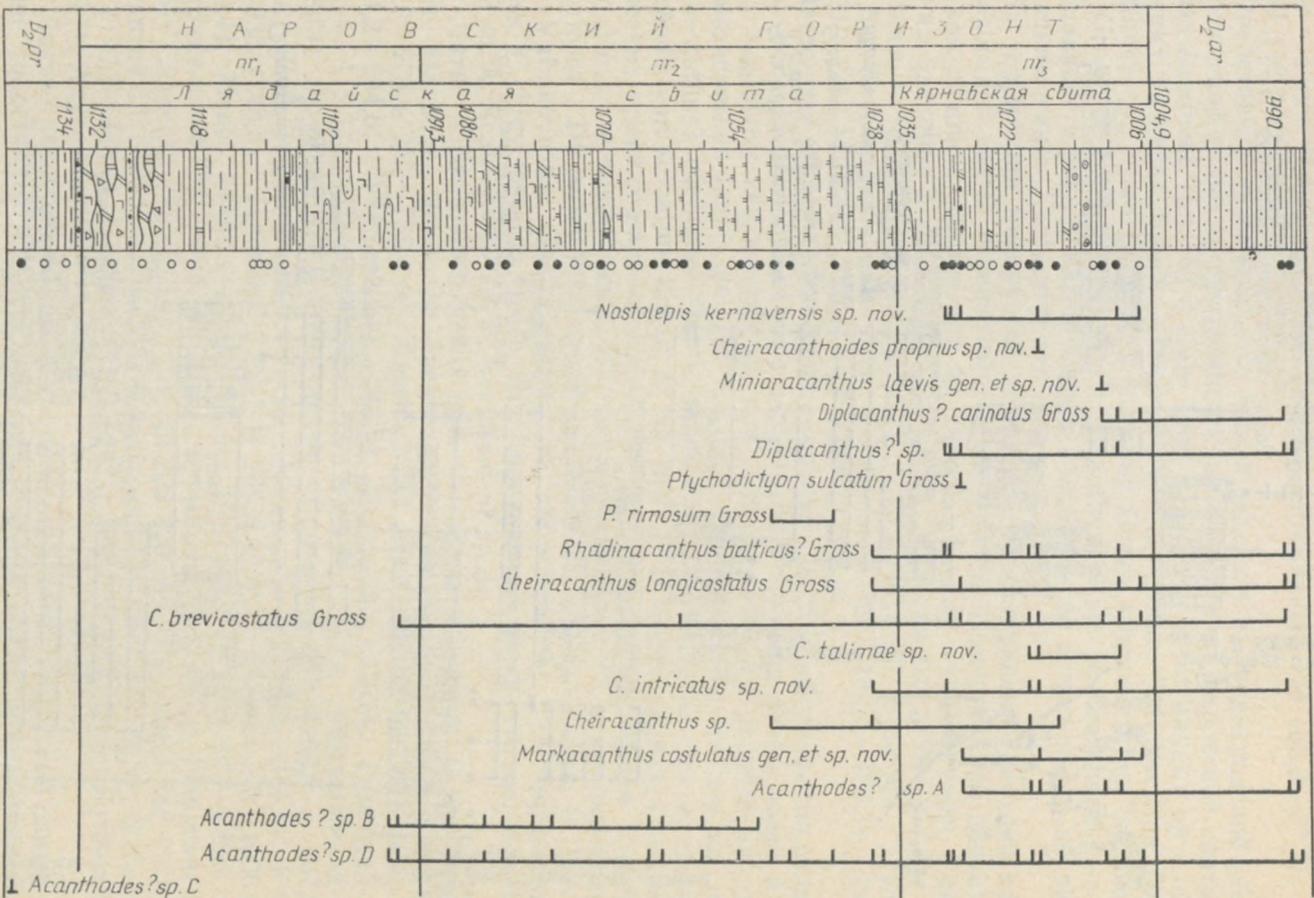


Рис. 7. Распространение чешуй акаптодов в отложениях наровского горизонта св. Дворники-2. Усл. обознач. см. на рис. 3

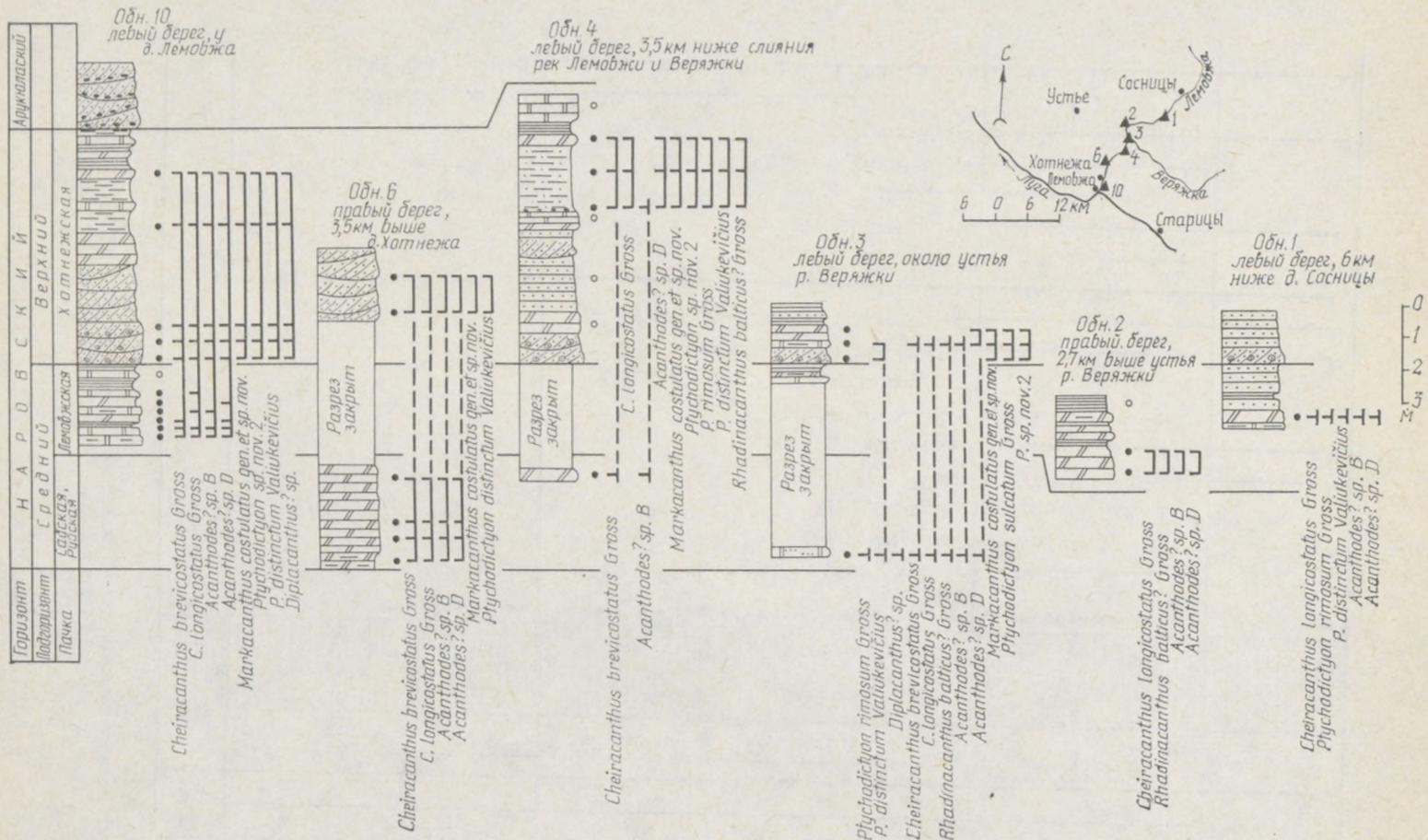


Рис. 8. Распространение чешуй акантодов в стратотипических разрезах подразделений наровской свиты на р. Лемовже. Усл. обознач. см. на рис. 3

ный — в скв. Каагвере-1 (99,4—104,2); Ристикюла-174 (35,3—37,2); скв. 6949 (13,7—13,9).

Представительный комплекс чешуй выявлен в Ленинградской обл. в лемовжской пачке, в стратотипических обнажениях наровской свиты на реках Лемовже (рис. 8) и Луге (рис. 9). Менее богат видами он в обнажениях на реках Вруде (*Ptychodictyon distinctum* Valiukevičius, *Diplacanthus?* sp., *Rhadinacanthus balticus?* Gross, *Cheiracanthus longicostatus* Gross, *C. brevicostatus* Gross, *Acanthodes?* sp. B, *Acanthodes?* sp. D) и Славянке в двух обнажениях у д. Марьино, где встречены те же виды, за исключением *Diplacanthus?* sp.

На территории Белоруссии комплекс распространен в верхней части городокской свиты (преимущественно в глинисто-мергельной пачке). В полном видовом составе или близком к полному он обнаружен в скважинах Заскорки-2 (инт. 203,4—214,1 м); Купчели-325 (199—217,2); Богушевск-1 (375,3—394,8), Чериков-1 (305—311,3); Браслав-7 (189—202,5); Глубокое-15 (119—128); Эйвидовичи-328 (180,7—186,3); Дубино-319 (223—227,3); Дрисса-1СТ (214,9—238,8).

Четвертый стратиграфический комплекс чешуй наиболее резко отличается от предыдущих. Для него характерно появление новых родов и видов: *Nostolepis kernavensis* sp. nov., *Cheiracanthoides proprius* sp. nov., *Minioracanthus laevis* gen. et sp. nov., *Cheiracanthus talimae* sp. nov., *Diplacanthus?* *carinatus* Gross, *Markacanthus costulatus* gen. et sp. nov., *Ptychodictyon sulcatum* Gross, *P.* sp. nov. 2. В более низких стратиграфических уровнях наровского горизонта они, за исключением *P. sulcatum* Gross, не обнаружены. Из сопутствующих видов в комплексе присутствуют *Diplacanthus?* sp., *Ptychodictyon rimosum* Gross, *P. distinctum* Valiukevičius, *Cheiracanthus intricatus* sp. nov., *C. longicostatus* Gross, *C. brevicostatus* Gross, *Rhadinacanthus balticus?* Gross, *Acanthodes?* sp. A, *Acanthodes?* sp. B, *Acanthodes?* sp. D.

В Литве и Калининградской обл. комплекс приурочен к кярнавской свите. Наиболее полно он представлен в скважинах Лядай-179 (инт. 276,2—278 и 287—288,4 м); Бияйкяй-257 (глуб. 207,65 м); Канюкай-261 (204,2—204,6); Увайняй-242 (246,4); Пусне-286 (179,8); Грибенай-290 (117,4—118,3); Шабалдаускай-258 (184,9—185,1); Мядининкай-126 (368,6); Шаравай-427 (307,7—319,9); Римшенай-331 (160,9 и 167,8—170,4); Вайшноришкес-574 (155,9); Канчишкес-182 (213—214,5); Кяручяй-235 (228,5); Паровея-9 (258,5 и 265,3—272,1); Дворики-2 (1006,8—1029,4). Менее полно — в скважинах Шилуте-76 (инт. 823—833,8 м); Аштрякальнис-254 (глуб. 197,8 м); Трумпонис-244 (214); Решутине-321 (185); Свядасай-252 (213,4); Стакяй-255 (205,8); Юодпенай-248 (253,4); Салантай-59 (723,4—726); Науйойи-Акмяне-70 (544,2—548,2); Зибалай-187 (192,9—196,7); Шилюнай-180 (247); Бяржай-185 (206); Кункоай-12 (529,7); Адутишкис-334 (115,6 м).

В Латвии комплекс приурочен к четвертой пачке наровской свиты. Он лучше представлен в центральной и восточной частях республики и обнаружен в скважинах Балтинава-17 (инт. 322,15—337,8); Видрижи-10 (213,5—230,7); Шкяуне-103 (283,2 и инт. 293,7—299,1 м); Стренчи-8 (78—97,2); Олайн-50 (317—329,7); Элерне-17 (211,5—219,3). В запад-

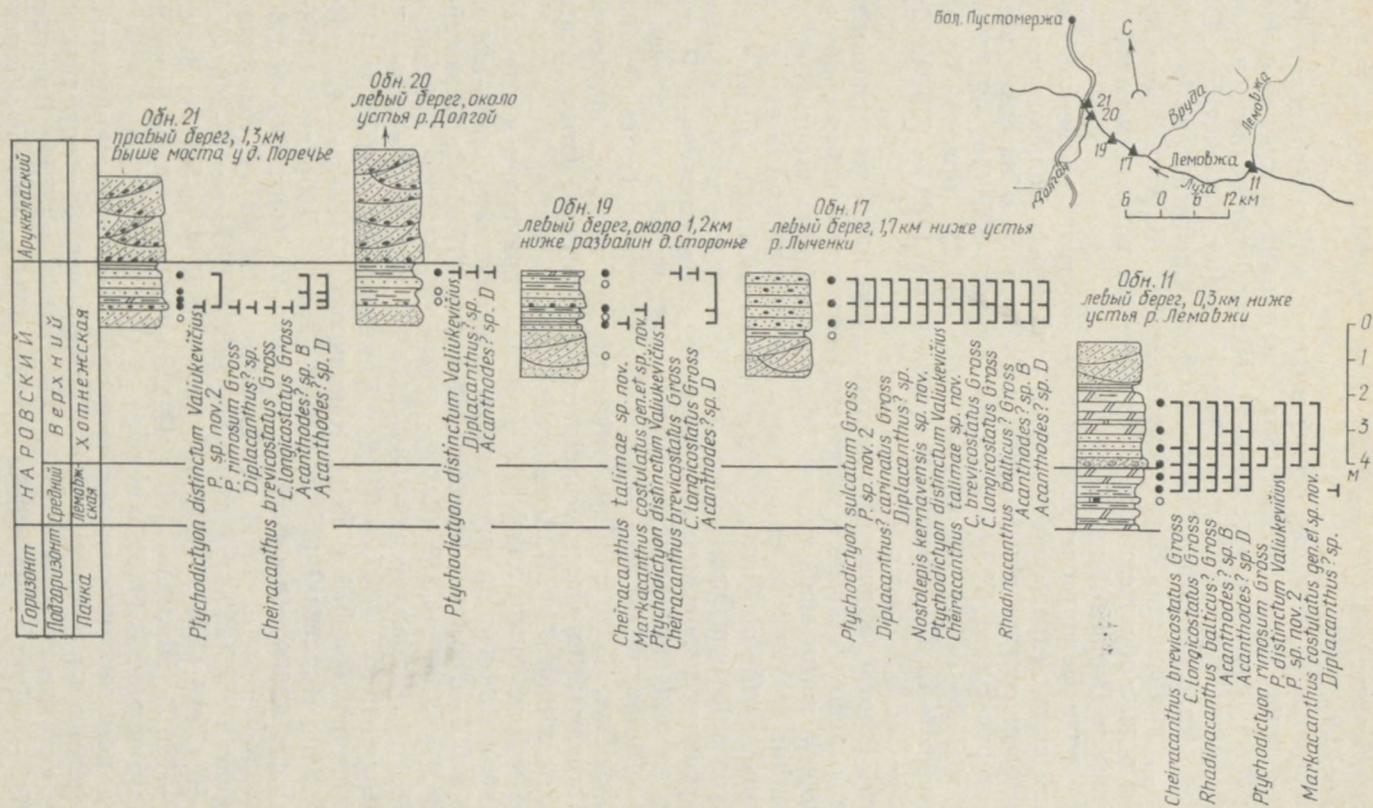


Рис. 9. Распространение чешуй акантодов в стратотипических разрезах лемовжской и хотнежской пачек наровской свиты на р. Луге. Усл. обознач. см. на рис. 3

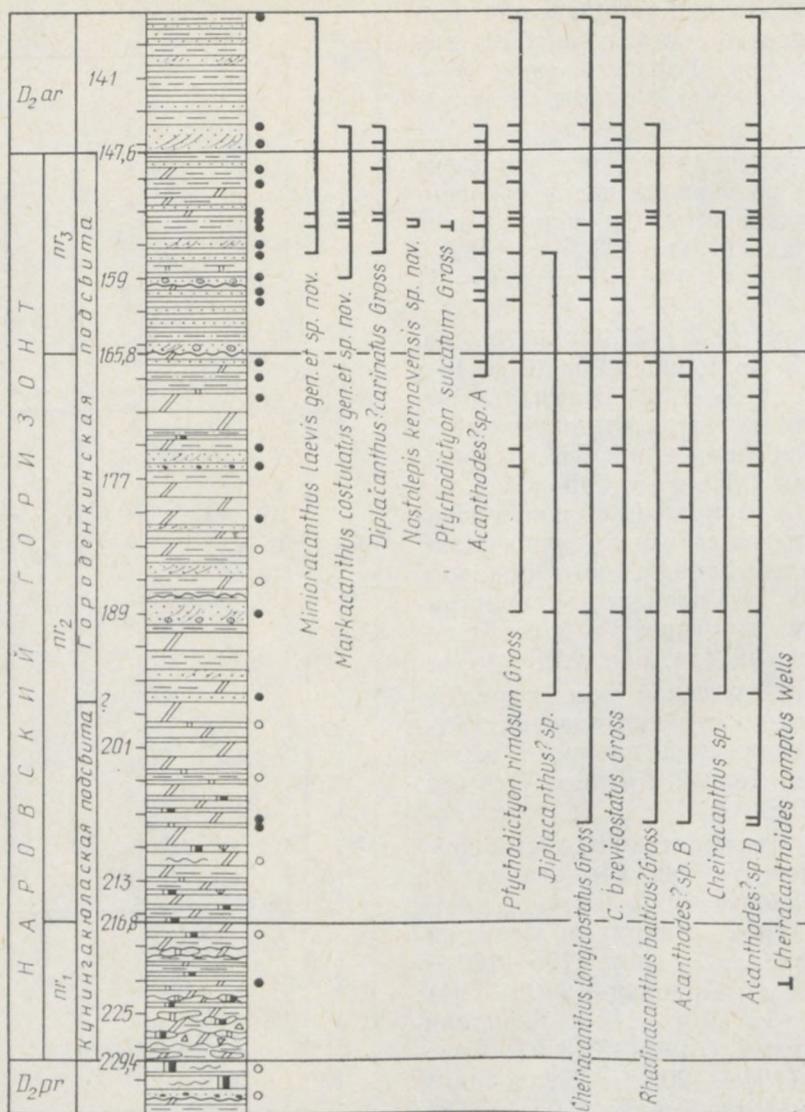


Рис. 11. Распространение чешуй акантодов в отложениях наровской свиты скв. Пыльва-423. Усл. обознач. см. на рис. 3

с комплексом чешуй из отложений арукюлаского горизонта. Из руководящих видов только *Nostolepis kernavensis* sp. nov., *Cheiracanthoides proprius* sp. nov. и, возможно, *Cheiracanthus talimae* sp. nov. не переходят в арукюлаский горизонт. Другие же в равной степени характерны как для верхов наровского, так и для нижней части арукюлаского горизонтов. Однако наряду с этими общими видами в арукюласком комплек-

се появляется ряд новых морфологических разновидностей хейракантид и диплакантид, которые пока детально нами не изучены и определены как *Cheiracanthus* sp. nov. 3, *Markacanthus* sp. nov., *Diplacanthus*? sp. nov. 2, *Rhadinacanthus* sp. nov. 2. Здесь также представлены и чешуи широкого вертикального распространения: *Cheiracanthus brevicostatus* Gross, *C. longicostatus* Gross, *Ptychodictyon rimosum* Gross, *P. distinctum* Valiukevičius, *Rhadinacanthus balticus*? Gross, *Diplacanthus*? sp., *Acanthodes*? sp. A, *Acanthodes*? sp. D.

Комплекс такого видового состава обнаружен в нижней части упнической свиты в Южной Прибалтике в скв. Лядай-179 (инт. 246—270,5 м); Шилуте-76 (755—810); Тауреге-83 (682); Дворики-2 (965,9—989); в арукулаской свите в Латвии и Эстонии в скважинах: Балтинава-17 (инт. 290,2—317,3 м); Видрижи-10 (196,3—199,4); Гарзде-1 (глуб. 71,8 м); Каарвере-1 (56,6—59,5); Пыльва-423 (134,7—147,5); Луутскику-451 (253,5—288,8); Холдре-2 (120,3).

ФАЦИАЛЬНАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ КОМПЛЕКСОВ ЧЕШУИ НАРОВСКОГО ГОРИЗОНТА

Первый — ранненаровский комплекс чешуй акантодов лучше всего представлен в Эстонии и северной части Курземского полуострова в Латвии — на площади четвертого литолого-фациального поля (рис. 12). Отложения здесь в отличие от остальных фациальных полей незагипсованные или содержат лишь очень редкие прослои селенита (в южной части поля). Акантоды на этой территории обнаружены в большинстве разрезов. Их находки чаще всего приурочены к прослоям доломитовых мергелей, карбонатных глин или алевролитов. На большей части Латвии, где распространены алевролиты-мергелевые отложения (второе литолого-фациальное поле), акантоды ранненаровского комплекса обнаружены на редких, невыдержанных уровнях, в прослоях незагипсованных доломитовых мергелей (скв. Олайне-50, Стренчи-8) или в брекчированных, комковатых алевритистых мергелях, залегающих непосредственно над брекчией (скв. Видрижи-10). Брекция или сильно брекчированные доломито-мергелевые отложения, рассеченные прожилками и прослоями коричневатого гипса или розового селенита, акантодов не содержат. В Южной Прибалтике, где литолого-фациальные схемы составлены нами для каждого из трех выделяемых подгоризонтов, ранненаровские акантоды очень редки во всех фациальных полях отложений (рис. 13). В западной части, где резко преобладают бескарбонатные алевролиты над доломитовыми мергелями и отмечается значительная опесчаненность разреза, единичные акантоды встречены лишь в скважинах Дворики-2, Салантай-59 и Ликенай-398. В сообществе органических остатков здесь преобладают окатанные неопределимые фрагменты рыб и *Heterostraci*. Во втором литолого-фациальном поле, где в разрезе преобладают доломитовые мергели, акантоды также редки, представлены одним-двумя родами и малочисленными экземплярами. В сообществе с ними чаще встречаются остатки кистеперых сем. *Osteolepididae* и лучеперые рода *Orvikuina*. В

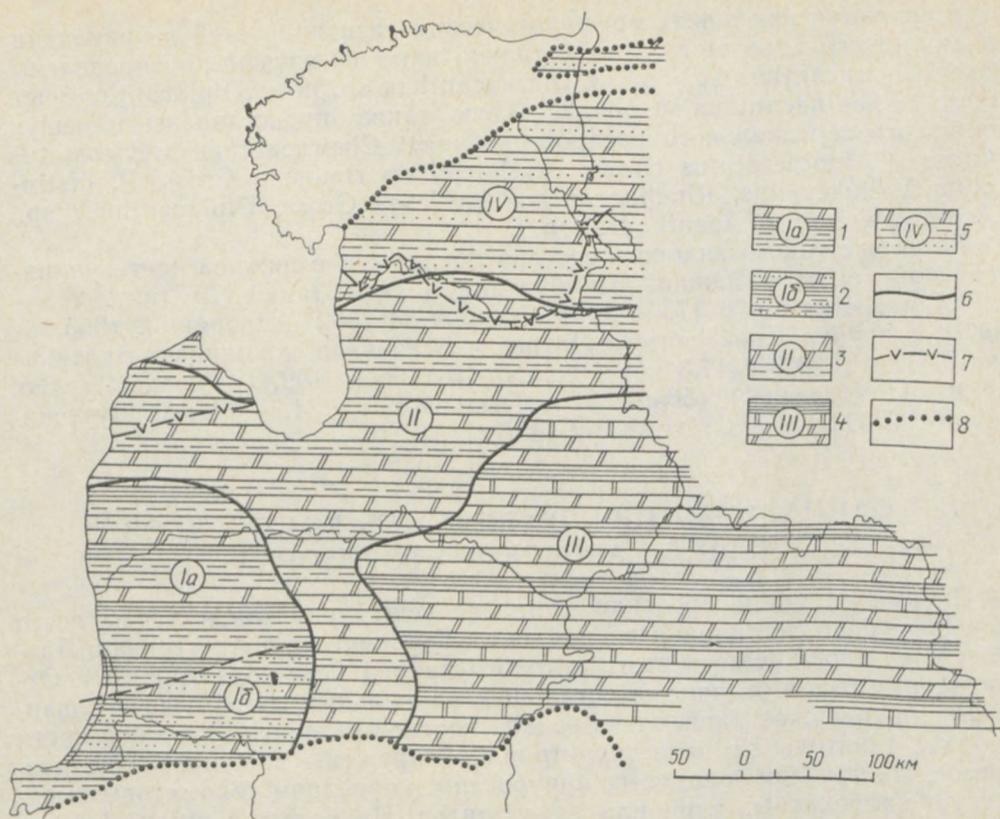


Рис. 12. Литолого-фациальная схема отложений наровского горизонта (Валюкявичюс, Куршс, Савваитова, 1981):

1 — алевролиты, глины и доломитовые мергели; 2 — аналогичные отложения, обогащенные несортированным песчаным материалом; 3 — доломитовые мергели и алевролиты; 4 — доломитовые мергели, доломиты и глины; 5 — доломитовые мергели, алевролиты и песчаники; 6 — границы литолого-фациальных полей; 7 — северная граница распространения загипсованных отложений; 8 — границы распространения отложений наровского горизонта

третьем фациальном поле, где преобладают доломитовые мергели, но значительно увеличено содержание доломитов, акантоды встречены в единственном разрезе скв. Буткунай-241 и представлены несколькими экземплярами рода *Acanthodes*?. В сообществе с ними обнаружены остатки кистеперых сем. *Osteolepididae* и неопределимые *Heterostraci*. Значительная загипсованность отложений неблагоприятствует нахождению ихтиофауны. Далее на восток, в северной части Белоруссии, где наряду с карбонатными и терригенно-карбонатными отложениями (верхняя часть разреза) значительное место занимают гипсы (нижняя часть, возрастные аналоги брекчии или брекчированных пород других фациальных полей), акантоды приурочены к верхней части отложений. Они более многочисленны, чем в Южной Прибалтике, представлены тремя родами,

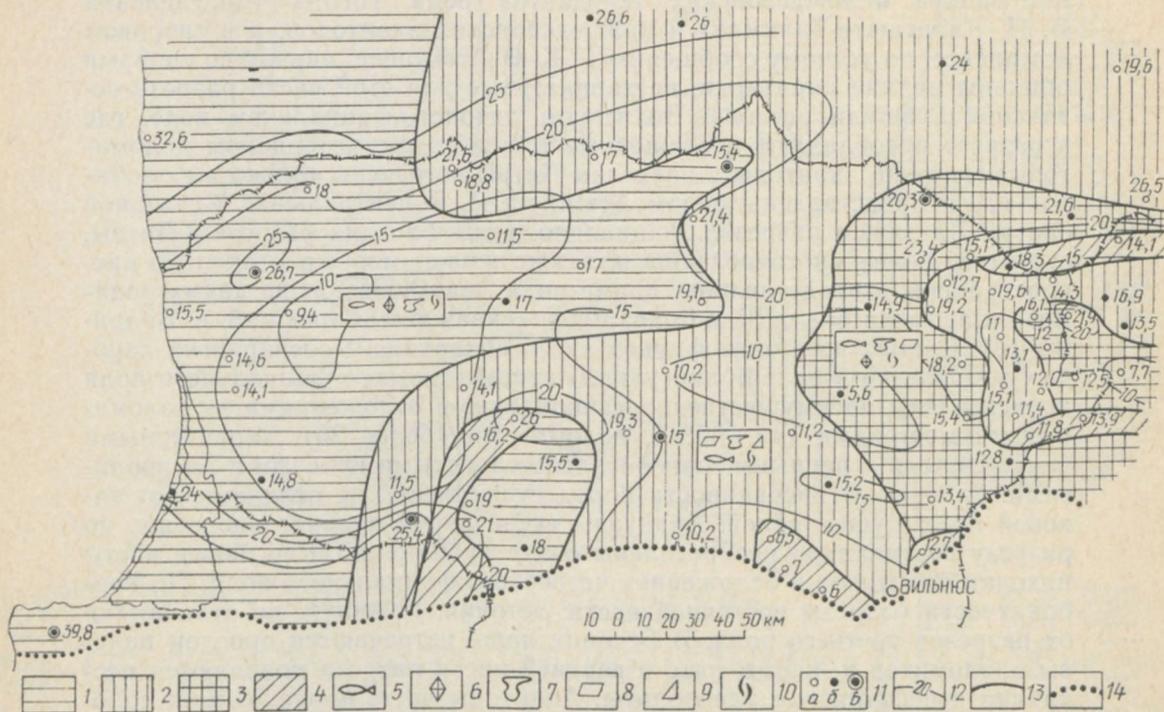


Рис. 13. Литолого-фациальная схема отложений нижненаровского подгоризонта Южной Прибалтики:

1 — бескарбонатные алевролиты и глины с прослоями песчаников, доломитовых мергелей, доломитов и брекчий; 2 — доломитовые мергели с прослоями глин, доломитов и брекчий; 3 — доломитовые мергели, доломиты и брекчи; 4 — брекчи с прослоями доломитовых мергелей и доломитов. Органические остатки: 5 — неопределимые рыбы и рыбообразные, мало; 6 — неопределимые Heterostraci; 7 — Acanthodii, мало; 8 — *Crossopterygii*; *Osteolepididae*, мало; 9 — *Actinopterygii*; *Stegotrachelidae*, мало; 10 — лингулиды, детрит; 11 — разрезы скважин: изучена только литология отложений (а), изучена литология и фауна, акантоды не обнаружены (б) и обнаружены (в); 12 — изопахиты отложений; 13 — границы литолого-фациальных полей; 14 — границы распространения отложений. Очередность условных знаков разных групп органических остатков на рис. 13—15 соответствует количественным соотношениям групп — от преобладающих к убывающим (слева направо)

но встречаются также на редких выборочных уровнях. Второй стратиграфический комплекс чешуй на изученной площади встречается чаще, чем первый. В западной части региона (первое литолого-фациальное поле), где в разрезе преобладают слабо- или бескарбонатные алевролиты и глины, чешуи немногочисленные и представлены одним-двумя родами. Подразделение этой территории на подзоны I а и I б обусловлено большей опасанностью разрезов южной окраины поля (скважины Нида-44, Дворики-2, Шилуте-76 и др.) и своеобразием сообщества органических остатков, обнаруженных в скв. Дворики-2, где в инт. 1048—1088,2 м совместно с наровскими акантодами содержатся переотложенные, окатан-

ные чешуи нижнедевонских телодонтов рода *Turinia* (определения В. Н. Каратаюте-Талимаа) и нижнедевонских акантодов, а в споровом комплексе, по устному сообщению Г. К. Вайтекунене, наряду со спорами обильны мелкие акритархи, не характерные для этой части разреза остальной площади региона. Во втором литолого-фациальном поле, где в разрезе преобладают обогащенные терригенным материалом доломитовые мергели, акантоды в пределах Литвы встречены только в скв. Лядай-179 и представлены родом *Acanthodes*?. В центральной и северной частях Латвии, в разрезах, фациально очень близких разрезам Литвы, акантоды более многочисленны, но также неравномерно вертикально распространены и представлены, кроме рода *Acanthodes*?, еще двумя родами — *Cheiracanthus* и *Rhadinacanthus* (скважины Стренчи-8 и Видрижи-10). Совместно с ихтиофауной здесь обнаружены ооспорангии харовых водорослей и детрит лингулид. Разрезы третьего фациального поля представлены преимущественно карбонатными отложениями — доломитовыми мергелями (43—65%), доломитами (более 20), характерными темно-серыми и черными горизонтально-слоистыми глинами и алевролитами. Степень загипсованности пород существенно не отличается от таковой предыдущих полей. Акантоды встречаются значительно чаще, по разрезу вертикально распределены более равномерно. Еще более часты находки акантодов в отложениях четвертого фациального поля. По карбонатности разрезы восточной части Эстонии, пожалуй, не отличаются от разрезов третьего поля. В Эстонии чаще встречаются прослои палевоых доломитов и, кроме того, в верхней части разреза появятся песчаники и песчаные алевролиты. Акантоды чаще приурочены к доломитовым мергелям и глинистым доломитам, реже — к песчаным породам (скважины Каагвере-1, Мехикоорма-421, Пыльва-423, Луутнику-451, Холдре-2 и др.). В западной части Эстонии (скв. Ристикюла-174) и северной части Курземского п-ова в Латвии (скважины Гарзде-1, Валдемарпилс-16, Лужни-4) доломитовые мергели в значительной мере замещены слабокарбонатными алевролитами и глинами. Акантоды в разрезах такого типа редки или вовсе отсутствуют.

Третий комплекс чешуй лучше всех выдержан по площади. В первом фациальном поле, представленном глинисто-алевролитовыми отложениями с редкими прослоями доломитов и доломитовых мергелей, акантоды встречаются в выборочных пробах, видовой и родовой их состав обеднен (скважины Салантай-59, Лигумай-45, Дворики-2, Шилуте-76). В сообществе с ними чаще встречаются остатки кистеперых сем. *Osteolepididae*, неопределимые *Heterostraci*, *Psammosteidae* (1—2 разновидности кожных зубчиков), *Asterolepididae* (рис. 14). Здесь отмечены также лингулиды, остракоды, ооспорангии харовых водорослей. Во втором фациальном поле, представленном преимущественно пестроцветными доломитовыми мергелями с прослоями доломитов и карбонатных глин, и в третьем, более доломитоносном, акантоды встречаются часто, практически распределены по всему разрезу непрерывно и нередко преобладают над остатками других групп рыб. В сообществе с ними часто наряду с кистеперыми преобладают представители сем. *Psammosteidae* (3—4 разновидности кожных зубчиков), *Asterolepididae*, часты *Arthrodira*, *Dipteri-*

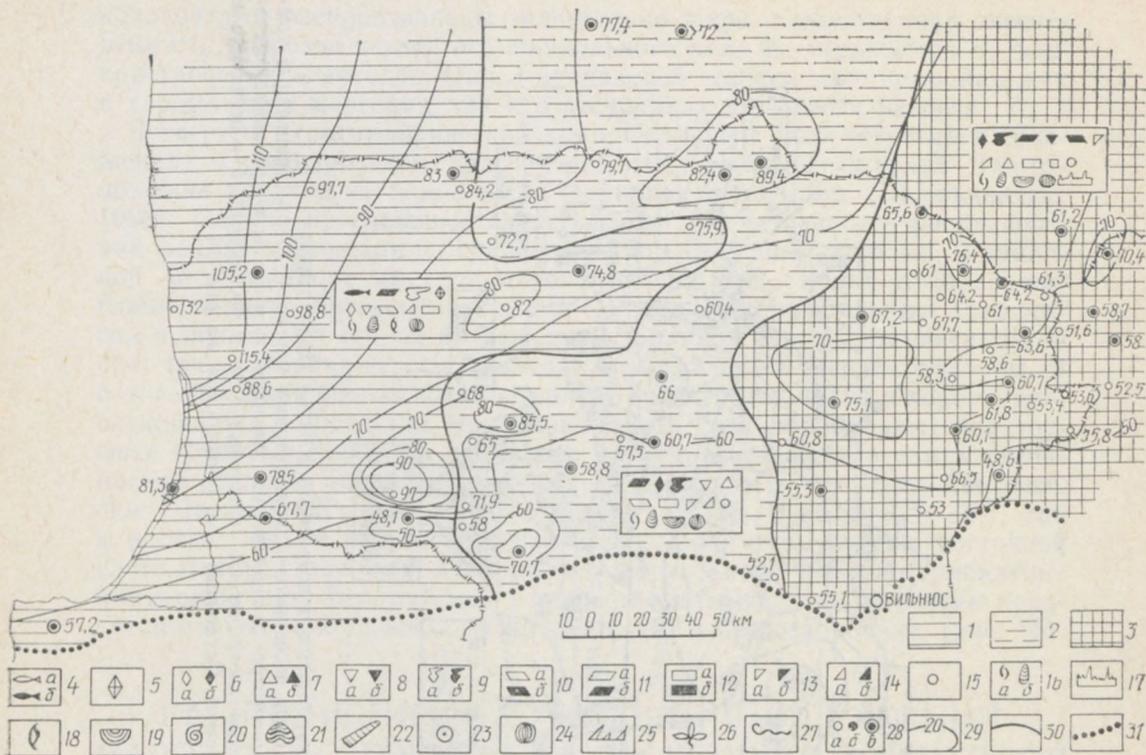


Рис. 14. Литолого-фациальная схема отложений средненаровского подгоризонта Южной Прибалтики. (Так как находки органических остатков в нижней половине средненаровского подгоризонта редки, представлена по-существу биофациальная зональность отложений верхней части этого подгоризонта):

1 — алевролиты и слабокарбонатные глины с прослоями доломитовых мергелей и доломитов; 2 — доломитовые мергели с прослоями карбонатных глин, алевролитов и доломитов; 3 — доломитовые мергели и доломиты с прослоями алевролитов и глин. Органические остатки: 4 — неопределимые рыбы и рыбообразные, мало (а) и много (б); 5 — неопределимые Heterostraci; 6 — Psammosteidae, мало (а) и много (б); 7 — Arthrodira, мало (а) и много (б); 8 — Antiarchi, мало (а) и много (б); 9 — Acanthodii, мало (а) и много (б); 10 — Holoptychiidae, мало (а) и много (б); 11 — Osteolepididae, мало (а) и много (б); 12 — Dipnoi: Dipteridae, мало (а) и много (б); Actinopterygii: 13 — Cheirolepididae, мало (а) и много (б); 14 — Stegotrachelidae, мало (а) и много (б); 15 — отолиты рыб; 16 — лингулиды, детрит (а) и целые створки (б); 17 — конодонты; 18 — остракоды; 19 — филлоподы; 20 — гастроподы; 21 — двустворчатые моллюски; 22 — тентакулиты; 23 — криноидеи; 24 — ооспорангии харовых водорослей; 25 — сколекоднты; 26 — растительность; 27 — следы илоедов; 28 — разрезы скважин: изучена только литология отложений (а), изучена литология и фауна, акантоды не обнаружены (б) и обнаружены (в); 29 — изопакиты отложений; 30 — границы литолого-фациальных полей; 31 — границы распространения отложений

dae, Cheirolepididae и др. В Южной Прибалтике в обоих фациальных полях встречены редкие отолиты рыб. Из беспозвоночных найдены лингулиды, филлоподы и ооспорангии харовых водорослей в южной части второго поля, а в третьем остатки этих групп совместно с единичными

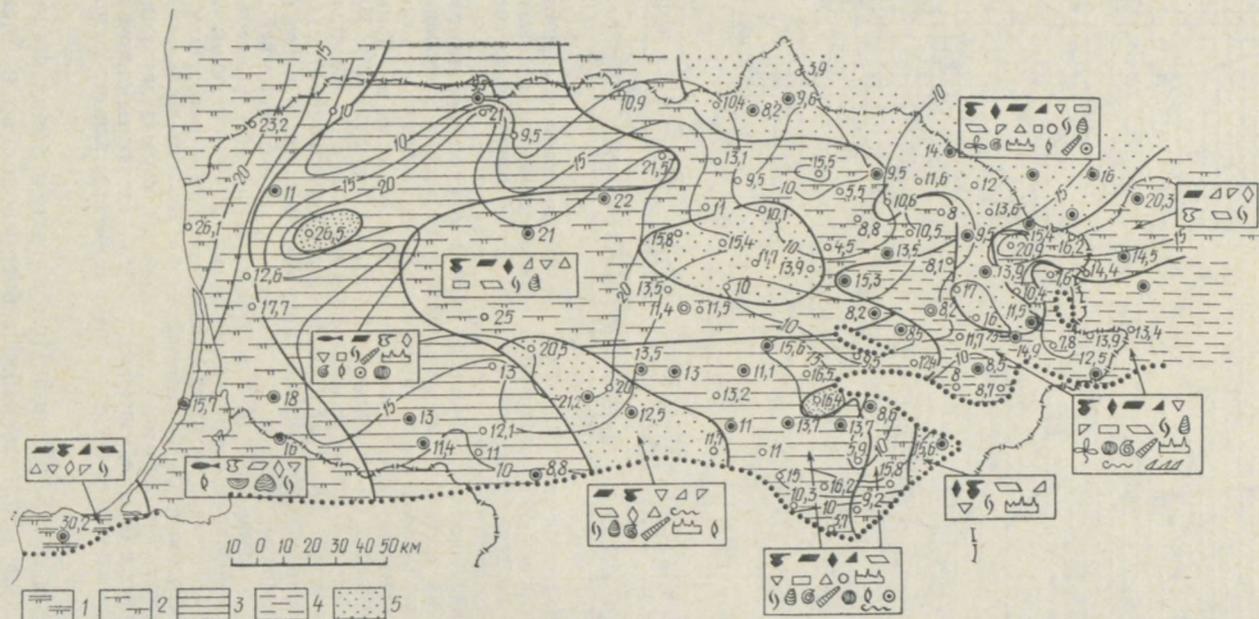


Рис. 15. Литолого-фациальная схема отложений верхненаровского подгоризонта Южной Прибалтики: 1 — горизонтально-слоистые алевролиты и глины с прослоями песчаников и доломитовых мергелей; 2 — пестроцветные комковатые алевролиты и глины с прослоями песчаников; 3 — пестро- и сероцветные алевролиты и глины с прослоями песчаников и доломитовых мергелей; 4 — горизонтально-слоистые алевролиты с прослоями глин и песчаников; 5 — песчаники и пестроцветные глины и алевролиты. Остальные усл. обознач. см. на рис. 14

конодонтами распространены значительно шире. Существенная опесчанность разрезов четвертого фациального поля не отражается на распространении акантодов. Они в одинаковой степени многочисленны как в доломитовых мергелях, так и в песчаниках этой части разреза.

Четвертый стратиграфический комплекс чешуй распространен в отложениях верхненаровского подгоризонта всех фациальных полей. Для отложений характерна наибольшая фациальная пестрота (Валулявичюс, 1980). Однако прослеживается некоторая преемственность распределения фаций по площади по сравнению с предыдущими этапами. В западной части региона (первое литолого-фациальное поле) преобладают глинисто-алевролитовые отложения с менее представительным комплексом чешуй акантодов, за исключением западной части Калининградской обл. (скв. Дворики-2), где акантоды на отдельных уровнях обильны. В остальных фациальных полях комплекс представлен полно и хорошо прослеживается по площади. Чешуи акантодов часто преобладают над другими группами рыб. Они одинаково многочисленны как в самих песчаных разрезах (обнажения на ручье Городенке, реках Луге, Лемовже, скв. Шаравай-427, Буткунай-241, Решутине-321, Стренчи-8 и др.), так и в глинистых и глинисто-алевритистых (многие скважины восточной части Литвы, северо-западной части Белоруссии). В Южной Прибалтике и северной части Белоруссии в сообществе с акантодами встречены представительные комплексы других групп рыб и беспозвоночных (рис. 15).

РАСЧЛЕНЕНИЕ И КОРРЕЛЯЦИЯ ОТЛОЖЕНИЙ НАРОВСКОГО ГОРИЗОНТА ПО ЧЕШУЯМ АКАНТОДОВ

Отложения наровского горизонта в Прибалтийских республиках, Белоруссии и Ленинградской обл. в местных стратиграфических схемах расчленены неравнозначно (табл.).

Использование этих схем в общерегиональных исследованиях затруднено из-за разных взглядов на объем подразделений и проведение границ между ними.

Одна из главных задач нашего исследования — выявление региональных хроностратиграфических уровней, которые позволили бы уточнить и обосновать корреляцию местных подразделений. Для этой цели проведен поиск литологических и палеонтологических маркеров. Выяснено, что по всему комплексу признаков разрез наровского горизонта наиболее обоснованно может быть расчленен на три хроностратиграфические единицы — подгоризонты. Эти подразделения прослеживаются на площади всего региона, знаменуют отдельные этапы осадконакопления в бассейне со свойственной ему литолого-фациальной и палеонтологической характеристикой отложений. Соотношения их с местными подразделениями отражены в табл.

Нижненаровский подгоризонт охватывает стратиграфический интервал отложений от своеобразной гетерогенной, загипсованной на значительной части региона мергеле-доломитовой брекчии в подошве до регио-

Корреляция местных стратиграфических подразделений и их соотношение с предлагаемыми региональными подразделениями

Литва (Жебда 1971, 1973)	Латвия (Стратигра- фические схемы Латв.СР, 1976)	Эстония (Клеесмент, Марк-Курик, 1976)	Ленинградская обл. (Черейский, 1934; Асалткий, 1934)	Белоруссия		Предлагае- мые регио- нальные под- разделения	Московская синеклиза (Тихомиров, 1967, 1981)	
				(Кручек, 1974а)	(Голубцов, Кручек, Кеда и др., 1981б)			
Свита	Свита, пачка	Подсвита, пачка	Свита, пачка	Свита, пачка	Свита, слою	Горизонт, подгоризонт	Горизонт, под- горизонт, слою	
Кярнабская	Четвертая	Верхняя	Хатнежская	Тартуская Карбонатно- глинистая	Костяно- бичская	Верхний	Чернаярский	
Лядайская	Наровская	Гордовская Гордовская	Наровская	Наровская	Городокская	Наровский	Масоловский	
								Третья
	Вторая	Верхняя	Руйская	Мергельно- доломитовая				
			Первая	Нижняя				Сайская
Пярнуская свита				Наровская	Освей- ские	Нижний	Верхне- марсовский	
				Доломитовая доломито- мергельная Песчаная	Западнобичская	Пярнуский		

нального маркера — прослоя разнозернистого песчаника на гипсовом или гипсо-доломитовом цементе, залегающего в подошве среднего подгоризонта. Отложения представлены слабо- и бескарбонатными серыми и пестроцветными алевролитами и глинами, доломитовыми мергелями с прослоями доломитов и песчаников. На территории Латвии максимальные мощности отмечаются в западной части — 26 (скв. Балдоне) — 40,1 м (скв. Гарзде-1), в центральной и восточной частях республики они меняются в пределах 12,8 (скв. Кумбули-1) — 27,9 м (скв. Илуксте-6); в Эстонии мощности составляют 11,5 (скв. Луутнику-451) — 17,9 м (скв. 6826 в окрестностях Кунигаюла), а в северной части Белоруссии — 7,7 (скв. Козяны-333) — 23,5 м (скв. Дрисса-1СТ). (Распределение мощностей и литолого-фациальную характеристику отложений Южной Прибалтики см. на рис. 13.)

Возраст отложений устанавливается по первому — ранненаровскому комплексу чешуй акантодов (Валюквичюс, 1981), лингулидам (Гравитис, 1981) и руководящему комплексу спор (устное сообщение Г. К. Вайтекунене на пленуме ПриБРМСК, 1982). Остатки других групп позвоночных, встречаемых в отложениях подгоризонта, для расчленения отложений не использованы ввиду неизученности их родового и видового

составов. То же самое относится и к остальной части наровского горизонта.

В северной части Белоруссии (рис. 16) к нижненаровскому подгоризонту по распространению акантодов в скв. Богушевск-1 и сопоставлению этого разреза с другими относится карбонатно-сульфатная и нижняя часть мергельной пачки (Кручек, 1974 а) или освейские слои западнодвинской свиты (Голубцов, Кедо, Кручек и др., 1981 а, б). В Латвии подгоризонт включает первую (нижнюю) пачку наровской свиты, а в Эстонии — нижнюю часть кунингакюлаской подсвиты, но здесь соотношения объемов обоих подразделений не вполне ясны. Нами доказано присутствие отложений этого стратиграфического уровня в стратотипическом районе — по распространению руководящего комплекса чешуй акантодов в скв. 6949, 6950, 6951, 6826 в окрестностях пос. Кунингакюла и в обнажении на р. Нарве около Городенки (рис. 17).

В Ленинградской обл., в отложениях сабской пачки, которые исследованы в естественных выходах на реках Луге, Лемовже, Долгой, встречены акантоды третьего комплекса. Литологические особенности пород сабской пачки также не позволяют сопоставлять ее с низами наровского горизонта. Поэтому в стратотипическом районе наровских подразделений Ленинградской обл. нами предполагается стратиграфический перерыв на протяжении ранненаровского и первой половины средненаровского времени.

Нижненаровский подгоризонт сопоставляется с верхнеморсовским подгоризонтом Московской синеклизы (Тихомиров, 1981).

Средненаровский подгоризонт составляет значительную по объему часть наровского горизонта. Мощность отложений в Южной Прибалтике меняется от 48,6 (скв. Куслишкяй-339) в восточной части до 132 м (скв. Паланга-318) в западной, в северной части Белоруссии — от 51,6 (скв. Грытуны-327) до 70,4 м (скв. Дубино-319). В Латвии она изменяется в пределах 54,7 (скв. Балтинава-17) — 76 м (скв. Энгуре-1) и лишь в скв. Стренчи-8 аномально увеличена до 117,4 м. В Эстонии минимальная мощность отложений установлена в стратотипическом районе, в скважинах около Кунингакюла — всего 3,6—6,2 м. На остальной части республики она по скважинам составляет 30,7 (скв. Мехикоорма-421) — 60,7 м (скв. Луутнику-451).

В подошве подгоризонта залегает вышеупомянутый региональный маркер — прослой песчаника (рис. 18, 19). В западной части региона обычно отмечается несколько прослоев такого песчаника. Своеобразие литологического состава песчаника позволяет проследить его прослой на коротких диаграммах, что способствует проведению нижней границы подгоризонта по площади. Верхняя его граница проводится по кровле пачки красно- и пестроцветных доломитовых мергелей или их фациальных аналогов (рис. 20, 21).

В западной части региона разрез представлен преимущественно серыми и пестроцветными слюдисто-кварцевыми алевролитами и глинами с редкими маломощными прослоями доломитов и доломитовых мергелей. Нижняя часть разреза загипсованная. В восточной части Литвы, юго-восточной части Латвии и северной части Белоруссии разрез отчетливо

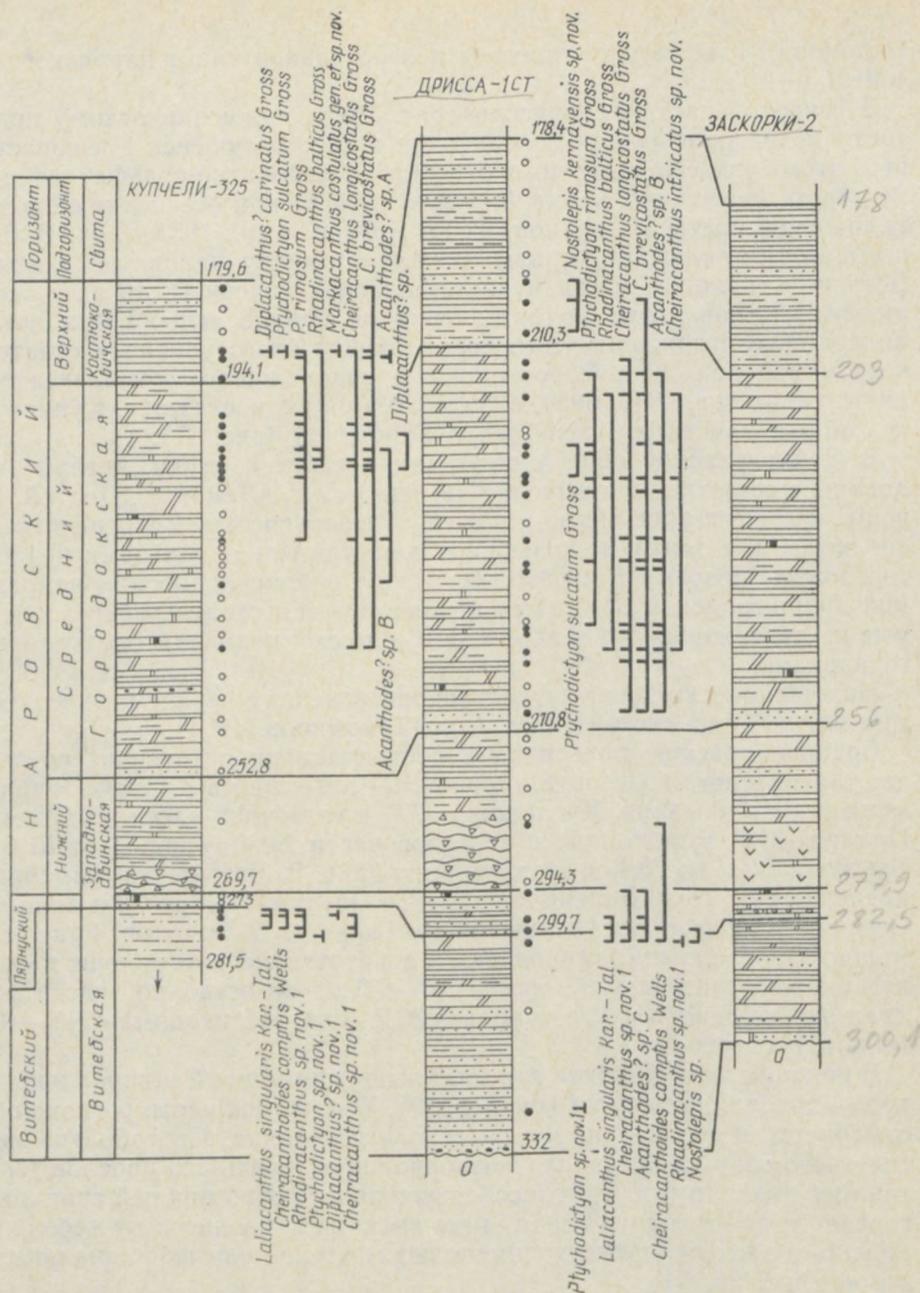
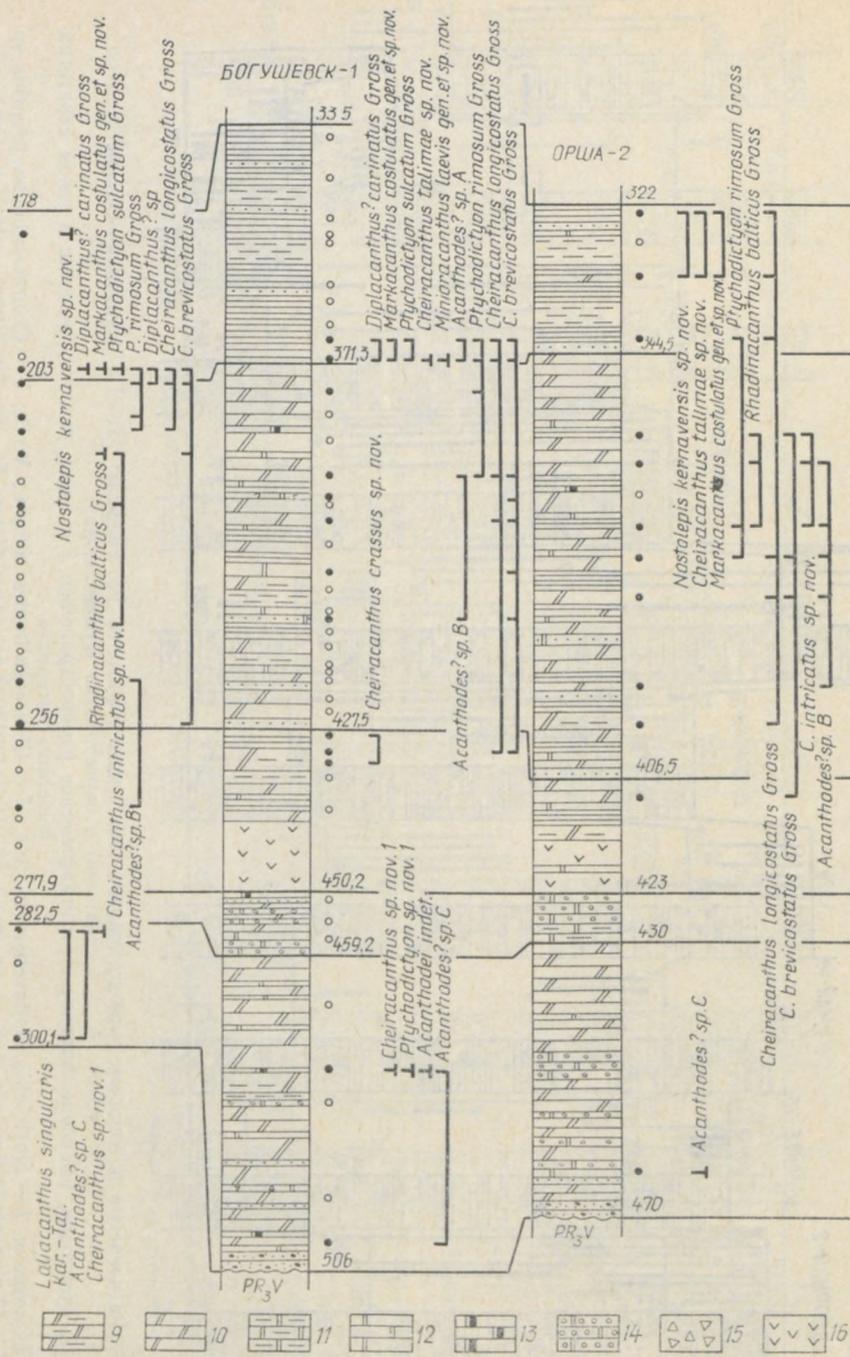


Рис. 16. Расчленение и сопоставление отложений витебского—наровского горизонтов
 1 — песчаники горизонтально-слоистые; 2 — песчаники косослоистые; 3 — конгломераты; песчаные; 6 — алевролиты; 7 — глины; 8 — алевролиты слабо- или бескарбонатные; глинистые; 12 — доломиты; 13 — доломиты палевые; 14 — доломиты оолитовые; 15 —



северной части Белоруссии:

- 4 — песчанки гороховидные, со стяжениями на кальцитовом цементе; 5 — алевролиты
- 9 — сильно глинистые доломитовые мергели; 10 — доломитовые мергели; 11 — доломиты
- брекчия; 16 — гипс

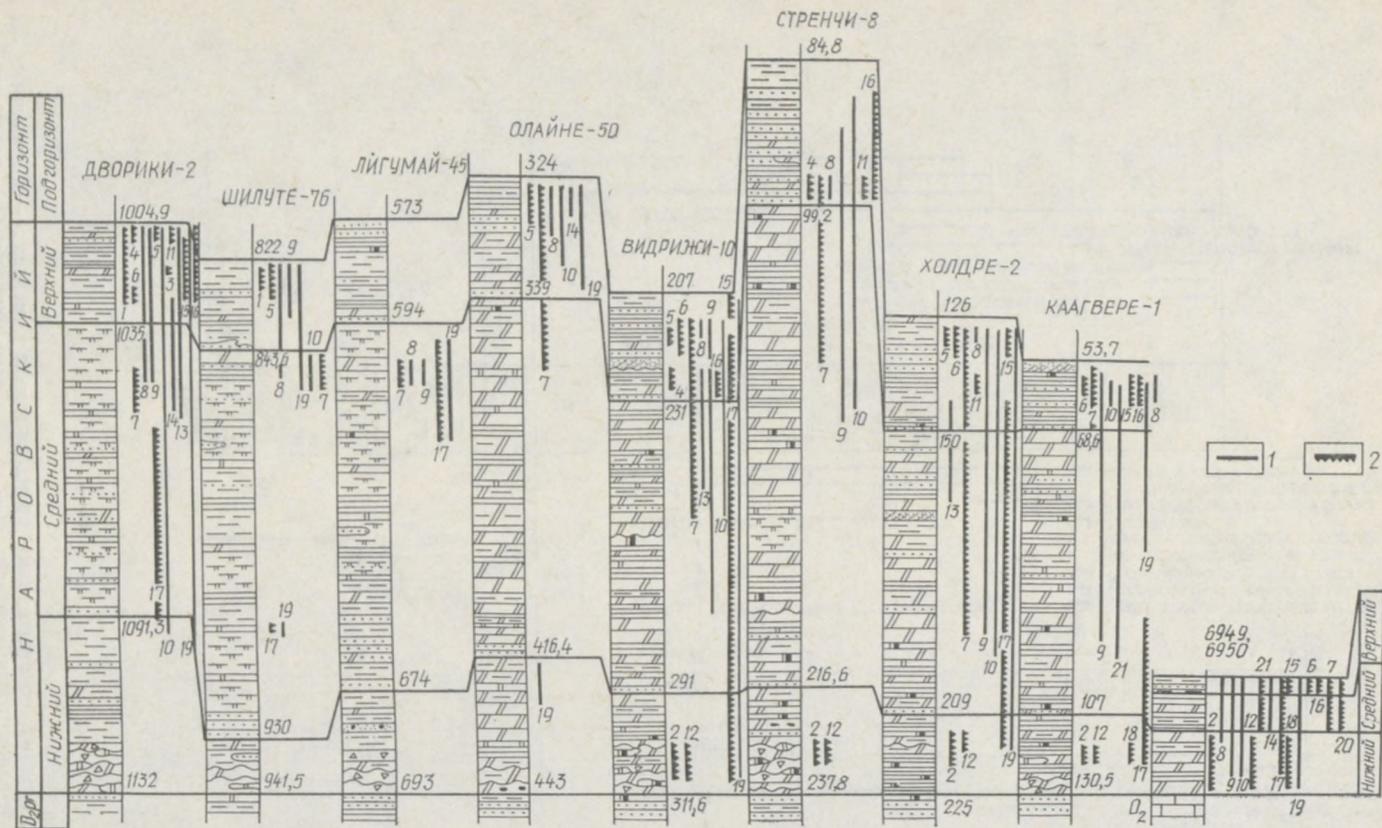


Рис. 17. Расчленение и сопоставление отложений наровского горизонта по профилю III—III (Дворики—Олайне—Холдре—скважины в окрестностях Кунингаюла):

1 — виды акантодов, имеющие широкое стратиграфическое распространение; 2 — виды, распространенные в узком стратиграфическом интервале.

Виды акантодов: 1 — *Nostolepis kernavensis* sp. nov.; 2 — *Cheiracanthoides comptus* Wells; 3 — *Cheiracanthoides proprius* sp. nov.; 4 — *Minioracanthus laevis* gen. et sp. nov.; 5 — *Diplacanthus? carinatus* Gross; 6 — *Ptychodictyon sulcatum* Gross; 7 — *Ptychodictyon rimosum* Gross; 8 — *Rhadinacanthus balticus? sp. nov.*; 9 — *Cheiracanthus longicostatus* Gross; 10 — *Cheiracanthus brevicostatus* Gross; 11 — *Cheiracanthus talimae* sp. nov.; 12 — *Cheiracanthus crassus* sp. nov.; 13 — *Cheiracanthus intricatus* sp. nov.; 14 — *Cheiracanthus* sp.; 15 — *Markacanthus costulatus* gen. et sp. nov.; 16 — *Acanthodes? sp. A*; 17 — *Acanthodes? sp. B*; 18 — *Acanthodes? sp. C*; 19 — *Acanthodes? sp. D*; 20 — *Diplacanthus? sp.*; 21 — *Ptychodictyon distinctum* Valiukevičius; 22 — *Ptychodictyon* sp. nov. 2. Остальные усл. обознач. см. на рис. 16

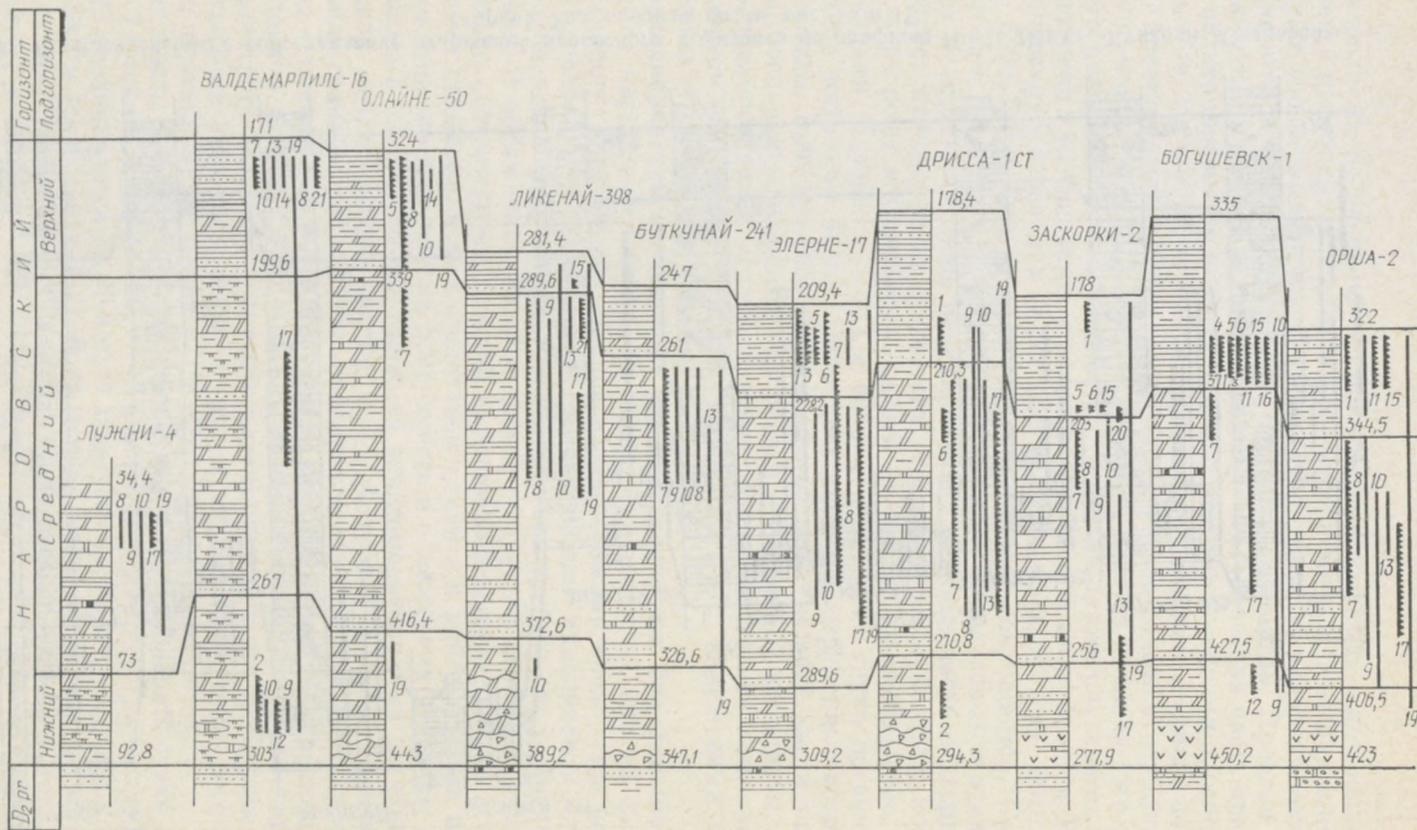


Рис. 18. Расчленение и сопоставление отложений нарковского горизонта по профилю I—I (Лужни—Ликенай—Дрисса—Орша).
Усл. обознач. см. на рис. 16 и 17

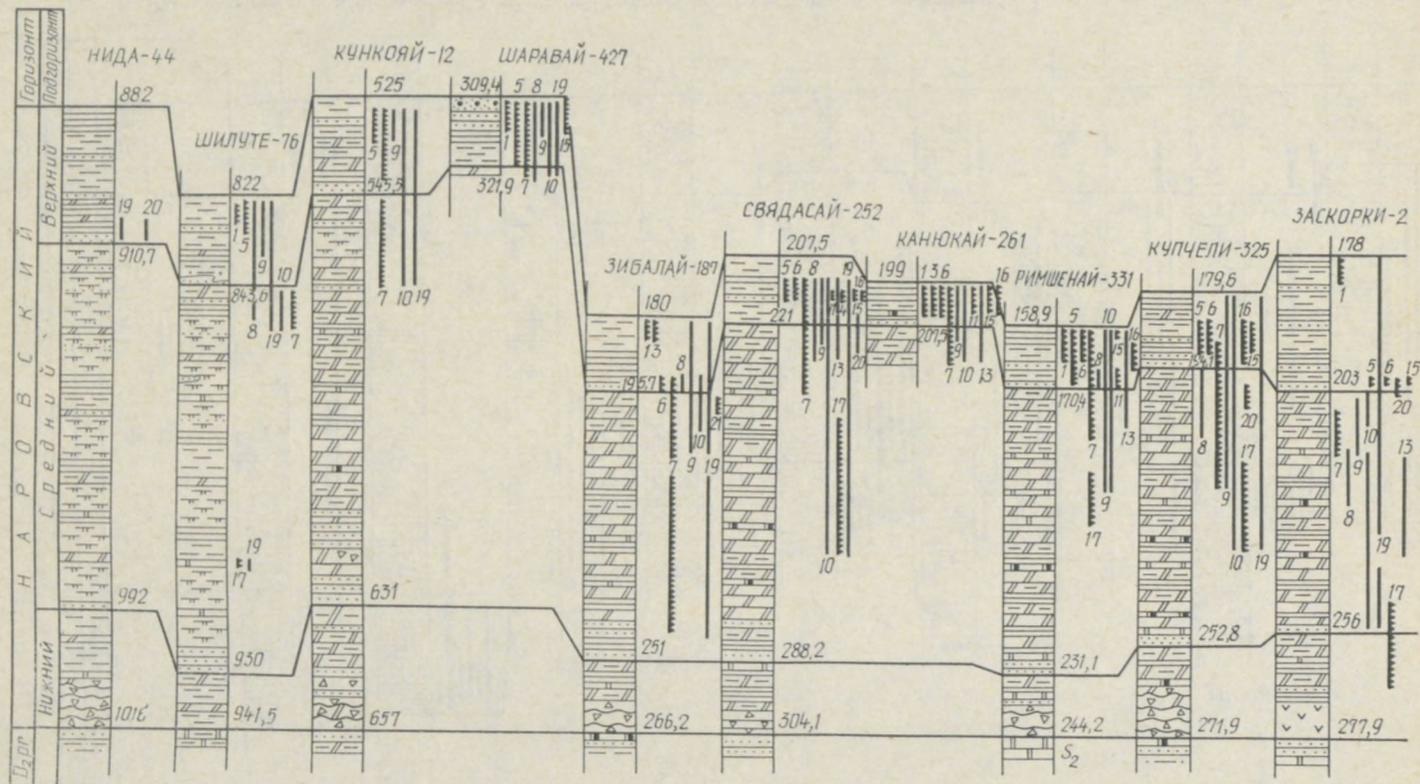


Рис. 19. Расчленение и сопоставление отложений наровского горизонта по профилю II—II (Нида—Кункояй—Свядасай—Заскорки). Усл. обознач. см. на рис. 16 и 17

подразделяется на нижнюю — сероцветную и верхнюю — пестроцветную. В нижней преобладает линзовидное, мелкоритмичное переслаивание темно-серых (до черных) тонкогоризонтально-слоистых алевритистых глин, алевролитов и светло-серых, реже палевых доломитов. Прослой серых доломитовых мергелей редкие. Верхняя — пестроцветная часть представлена пелитоморфными доломитовыми мергелями с редкими прослойками доломитов. На севере изучаемого региона отложения среднего подгоризонта представлены аналогичными породами, но содержат прослой песчаников мощностью до 2,5 м, которые встречаются начиная уже с нижней его половины. Красноцветность отложений также опускается значительно ниже и уменьшается мощность сероцветной части разреза. В стратотипических разрезах в окрестностях Кунингакула (скв. 6949, 6950, 6951, 6826) мощность отложений существенно сокращается. Судя по акантодам (здесь они представлены третьим комплексом) в этих скважинах присутствует лишь редуцированная верхняя часть подгоризонта.

Возраст отложений подгоризонта устанавливается по двум комплексам — второму и третьему — чешуй акантодов (Валюкявичюс, 1981), лингулидам (Гравитис, 1981) и спорам. Из других групп органических остатков встречены редкие, спорадически распространенные остракоды, филлоподы, приуроченные преимущественно к нижней части подгоризонта, ооспорангии харовых водорослей и единичные конодонты.

Средненаровский подгоризонт может быть сопоставлен с мосоловским горизонтом, а верхняя пестроцветная пачка — с калужскими слоями Московской синеклизы (Тихомиров, 1981).

Верхненаровский подгоризонт трансгрессивно, но без значительного размыва перекрывает пачку пестроцветных мергелей или их фациальные аналоги. Нижняя его граница в ряде скважин проводится по подошве прослоя серого песчаника на сгустковом кальцитовом цементе. Синхронность этого корреляционного маркера требует дальнейшего обоснования. В обнажениях Ленинградской обл. этому песчанику предположительно соответствует прослой зеленовато-серого песчаника с гороховидными стяжениями на кальцитовом цементе и линзовидными включениями глин, выходящего на поверхность в обнажениях по рекам Луга и Лемовжа и известного как «нижний конгломератовидный песчаник хотнежской пачки» (исследование Б. П. Асаткина и Л. А. Черейского). Верхняя граница подгоризонта проводится по литологическим признакам пород — появлению в разрезе более мощных прослоев красноцветных песчаников и отсутствию или значительному уменьшению содержания карбонатного вещества в цементе перекрывающих пород. В ряде разрезов граница устанавливается с трудом из-за растянутости литологического перехода (скв. Паланга-318, Стренчи-8 и др.).

Мощность отложений в восточной части Южной Прибалтики составляет 7,6 (скв. Гярконис-326) — 16,5 м (скв. Укмярге-10), а в скв. Гражугте-323 увеличивается до 20,9 м. В западной части колеблется в пределах 15—30,2 м (скв. Дворики-2). В изученных разрезах северной части Белоруссии она составляет 13,4 (скв. Козяны-333) — 36,3 м (скв. Богушевск-1); в Латвии — 15 (скв. Лонасте-8) — 28,6 (скв. Валдемарпилс-16), а в скв. Гарзде-1, возможно, увеличивается до 41,8 м. В Эстонии

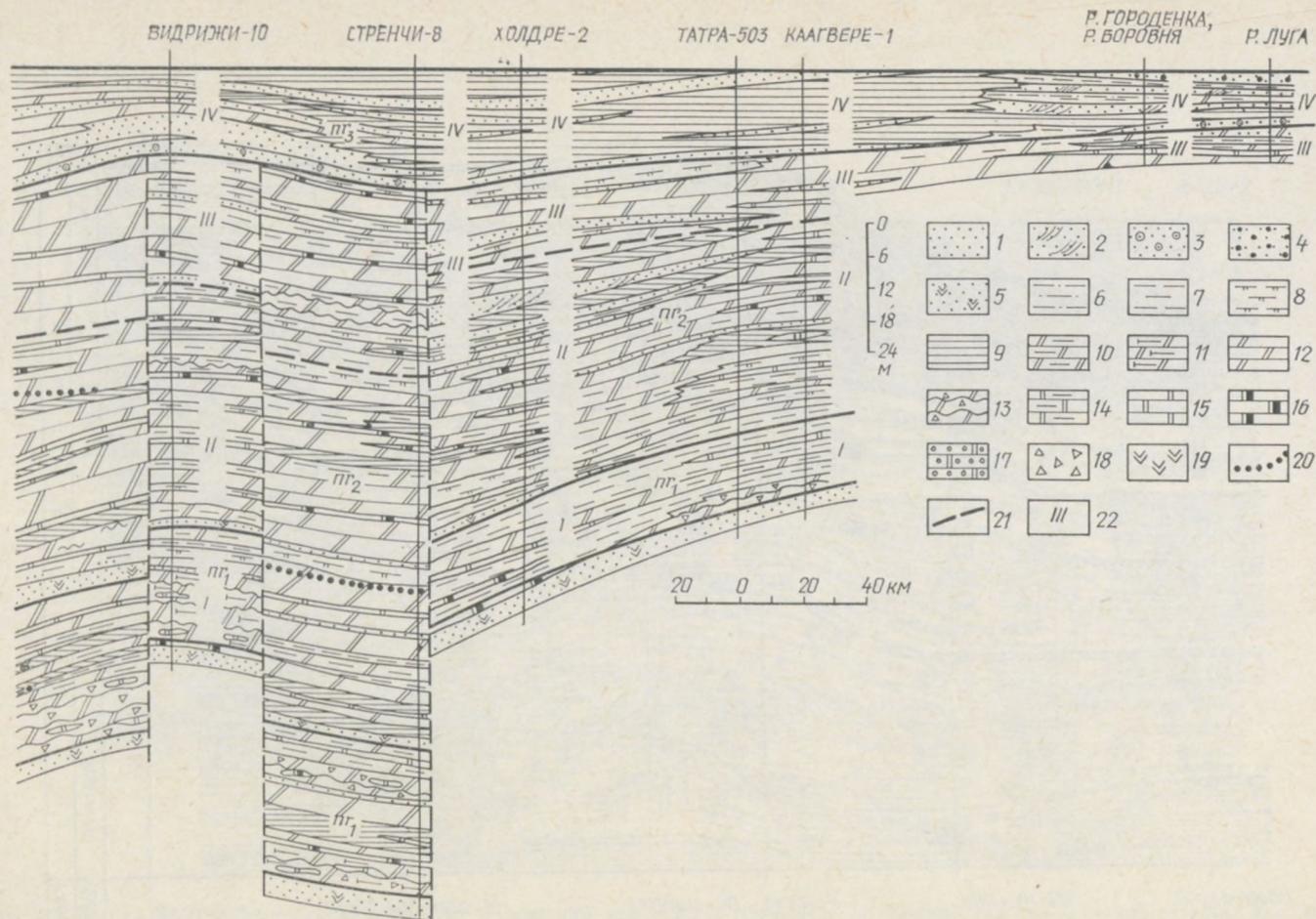
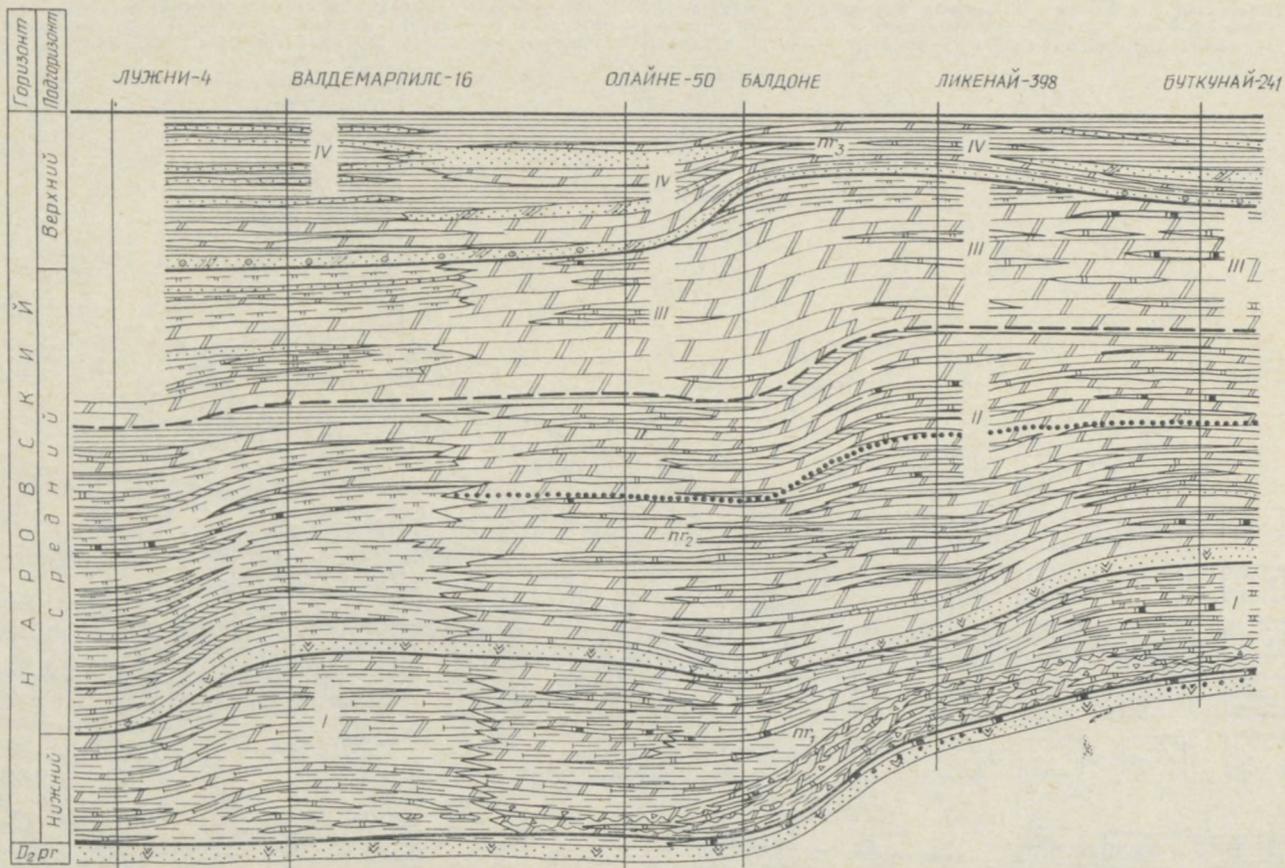


Рис. 20. Литолого-стратиграфический разрез отложений нарвского горизонта по линии Дворки—Салантай—Видрижи—Каагвере—обнажения стратотипического района: 1—пески и песчаники горизонтально-слоистые; 2—пески и песчаники косослоистые; 3—песчаники гороховидные, со стяжениями на кальцитовом цементе; 4—конгломераты; 5—песчаники на гипсовом цементе; 6—алевролиты песчаные; 7—алевролиты; 8—алевролиты слабо- или бескарбонатные; 9—глины и глинистые алевролиты; 10—сильно глинистые доломитовые мергели; 11—доломитовые мергели слюдисто-алевролитовые; 12—доломитовые мергели; 13—брекчированные доломитовые мергели; 14—доломиты глинистые; 15—доломиты; 16—доломиты палевые; 17—доломиты оолитовые; 18—брекчия; 19—гипс; 20—граница между загипсованными (внизу) и незагипсованными (вверху) отложениями; 21—предполагаемые зоны тектонических нарушений; 22—комплекс чешуй акантодов и интервал вертикального его распространения



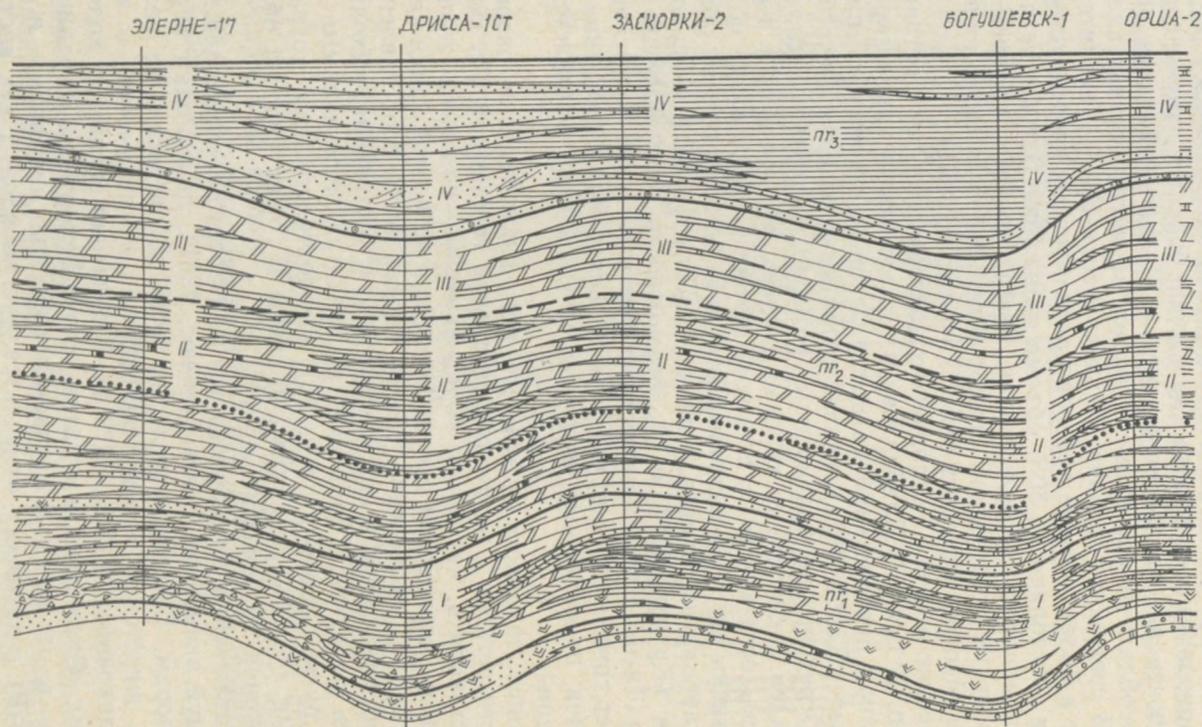


Рис. 21. Литолого-стратиграфический разрез отложений наровского горизонта по линии Лужни—Ликеней—Орша. Усл. обознач. см. на рис. 20

мощность этой части разреза составляет 16,3 (скв. Мехикоорма-421) — 24,2 м (скв. Холдре-2). Мощность отложений подгоризонта в естественных выходах по ручьям Боровне и Городенке составляет соответственно 2,3 и 5,4 м, а по р. Лемовже Ленинградской обл. — до 8,5 м.

Для отложений подгоризонта характерна большая изменчивость и невыдержанность литологического состава. В западной части региона в разрезе преобладают массивные, комковатые, пестроцветные алевролиты и глины. В северной (Эстония, Ленинградская обл.) — значительно более частые и более мощные прослои красноцветных косослончатых песчаников. Они составляют до 30% объема отложений. Здесь отчетливее выражена ритмичность переслаивания. Насчитывается до трех ритмов. Верхненаровский подгоризонт может быть сопоставлен с чернойярским горизонтом Московской синеклизы (Тихомиров, 1981).

Органические остатки в отложениях подгоризонта распространены равномерно. В Южной Прибалтике в нижней части кярнавской свиты, в маломощном прослое карбонатных отложений выявлен комплекс беспозвоночных (Жейба, 1971), включающий сколекодонты, двустворчатые моллюски, гастроподы, брахиоподы, филлоподы, тентакулиты, остракоды, криноиды, ооспорангии харовых водорослей, конодонты. Кроме того, встречены остатки рыб и растений, которые вертикально по разрезу распространены шире. Идентичный комплекс беспозвоночных обнаружен также в карбонатно-глинистой пачке наровской свиты северной части Белоруссии (Кручек, 1974 а, б). Возможность сопоставления кярнавской свиты Литвы с этой пачкой Белоруссии (=костюковичской свите) не вызывает сомнения, но при детальной послышной корреляции некоторых разрезов, по-видимому, несколько неоднозначно понимается объем подразделений.

Наибольшие трудности возникают при сопоставлении разрезов северной части региона с разрезами остальной территории. По акантодам удалось установить, что объем городенкинской подсвиты значительно больше объема кярнавской свиты Литвы или четвертой пачки наровской свиты Латвии. С кярнавской свитой может быть сопоставлена лишь верхняя часть городенкинской подсвиты, т. е. отложения, выходящие на поверхность по ручью Городенка, и стратиграфически самые верхние слои — по ручью Боровня (рис. 22). Палеонтологически доказанными возрастными аналогами кярнавской свиты в Ленинградской обл. являются отложения хотнежской пачки.

Возраст отложений устанавливается по четвертому руководящему комплексу чешуй акантодов (Валюкявичюс, 1981), лингулидам (Гравитис, 1981) и спорам. Беспозвоночные, по всей вероятности, не позволяют определять живетский возраст вмещающих их отложений, о чем уже было опубликовано (Жейба, 1978 б). В Решении секции по конодонтам коллоквиума «Органические остатки девона Белоруссии и граница эйфеля—живета в пределах Восточно-Европейской платформы и Урала» (Минск, 1979) в частности отмечается, что конодонты как костюковичской, так и кярнавской свит — эйфельского возраста. По присутствию *Polygnathus linguiformis* Hinde и *Spathognathodus exiguus* Philip возможно предполагать раннейфельский возраст кярнавской свиты. По-

Монографически по чешуям описаны 20 видов, 9 родов акантодов, принадлежащих к 4 семействам, 3 отрядам, из них 2 рода и 7 видов описаны впервые. Выявлены гистологические признаки таксонов разного ранга и предложена систематика встречающихся в среднедевонских отложениях акантодов, учитывающая строение чешуй. Выделен новый тип гистологического строения чешуй — «*Diplacanthus*» (не путать с термином в понимании Ф. Бротцена! (Brotzen, 1934), характеризующийся своеобразным строением мезодентиновой ткани кроны и особенно бесклеточной костной ткани основания чешуй.

Выявлены и прослежены на территории Главного девонского поля четыре стратиграфических комплекса чешуй. Ранненаровский (I) комплекс обнаруживает сходство с комплексом чешуй из подстилающих отложений пярнуского и резекненского горизонтов. Виды *Cheiracanthus crassus* sp. nov., *C. sp. nov. 1*, *Cheiracanthoides comptus* Wells, *Ectopacanthus* cf. *cristiformis* Valiukevičius, *Acanthodes?* sp. C, *Nostolepis* sp. характерны как для отложений пярнуского и резекненского горизонтов, так и для нижненаровского подгоризонта, а выше по разрезу не обнаружены. *Cheiracanthus crassus* sp. nov. и *Cheiracanthoides comptus* Wells значительно чаще и в большем количестве встречаются в отложениях нижненаровского подгоризонта. *Cheiracanthoides comptus* Wells и *Nostolepis* sp. представляют гистологический тип «*Nostolepis*», чешуи которого многочисленны в верхнесилурийских—нижнедевонских отложениях. В средненаровском подгоризонте чешуи этого типа отсутствуют и вновь представлены в верхненаровском новыми родами и видами: *Nostolepis kernavensis* sp. nov., *Cheiracanthoides proprius* sp. nov., *Minioracanthus laevis* gen. et sp. nov.

Второй комплекс чешуй включает лишь виды широкого вертикального распространения: *Cheiracanthus longicostatus* Gross, *C. brevicostatus* Gross, *C. intricatus* sp. nov., *Cheiracanthus?* sp., *Acanthodes?* sp. B, *Acanthodes?* sp. D, *Rhadinacanthus balticus?* Gross. В единичных разрезах присутствует *Ptychodictyon rimosum* Gross, характерный для третьего комплекса.

Третий комплекс состоит из впервые появляющихся в разрезе *Ptychodictyon distinctum* Valiukevičius и *Diplacanthus?* sp. и всех тех видов, которые распространены в более широком интервале и присутствуют во втором комплексе. Обычно здесь резко преобладают *Ptychodictyon rimosum* Gross и *Acanthodes?* sp. B, более многочисленны чешуи рода *Cheiracanthus*.

Оба комплекса — второй и третий — выявлены в средненаровском подгоризонте.

В четвертом комплексе, приуроченном к верхненаровскому подгоризонту, кроме вышеупомянутых представителей гистологического типа «*Nostolepis*», появляются новые виды: *Cheiracanthus talimae* sp. nov., *Markacanthus costulatus* gen. et sp. nov., *Diplacanthus?* *carinatus* Gross, *Ptychodictyon sulcatum* Gross. Установлена существенная общность поздненаровского комплекса с комплексом из отложений арукюлаского горизонта. Это заслуживает особого внимания в связи с проблемой объема нарвовского горизонта и его ярусной принадлежности. Оценить значение

столь существенного различия комплексов чешуй акантодов средне- и верхненаровского подгоризонтов в связи с вопросом о ярусной принадлежности отложений пока нет возможности.

Палеонтологически обосновано — по акантодам — расчленение отложений наровского горизонта на три хроностратиграфических подразделения — нижний, средний и верхний подгоризонты и выяснены их взаимоотношения с местными стратиграфическими подразделениями. В Ленинградской обл., в полосе естественных выходов наровской свиты, возрастные аналоги нижненаровского подгоризонта отсутствуют.

Новые результаты получены по объему стратотипа наровского горизонта в Эстонии. В обнажении на р. Нарве около устья речки Городенки и в разрезах скважин в окрестностях Кунингаюлы впервые палеонтологически доказано присутствие отложений нижненаровского подгоризонта. Средненаровские отложения здесь значительно редуцированы и представлены лишь верхней частью (аналогами слоев, выходящих на поверхность по ручью Боровня). Выходы по речке Городенка — возрастные аналоги кярнавской свиты Литвы.

ЛИТЕРАТУРА

- Асаткин Б. П. Древнейшие слои среднего девона Ленинградской области.— Изв. Ленингр. геол.-геодез. треста, 1934, вып. 3, с. 2—18.
- Берг Л. С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых.— Тр. Зоолог. ин-та АН СССР, 1940, т. 5, вып. 2, с. 87—517.
- Берг Л. С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых.— Тр. Зоолог. ин-та АН СССР, 1955, т. 20, с. 52—57.
- Валюквичюс Ю. Ю. Комплексы чешуй акантодов в отложениях наровского горизонта Прибалтики и Белоруссии.— В кн.: Достижения и перспективы геологического изучения Литовской ССР: Материалы V науч. конф. геологов Литвы. Вильнюс, 1978, с. 24—26.
- Валюквичюс Ю. Ю. Чешуи акантодов из эйфельских отложений Шпицбергена.— Палеонтолог. журн., 1979, № 4, с. 101—111.
- Валюквичюс Ю. Ю. Литофациальная характеристика отложений кярнавской свиты Литвы.— В кн.: Геологические исследования земной коры Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1980, с. 106—109.
- Валюквичюс Ю. Ю., Куршс В. М., Савваитова Л. С. Условия осадконакопления в наровское время на территории Прибалтики.— В кн.: Условия образования осадочного чехла и структур Прибалтики. Рига: Зинатне, 1981, с. 129—138.
- Валюквичюс Ю. Ю. Расчленение и корреляция отложений наровского горизонта на территории Прибалтики.— В кн.: Достижения и задачи исследований по геологии Литовской ССР: Материалы VI науч. конф. геологов Литвы. Вильнюс, 1981 а, с. 62—65.
- Валюквичюс Ю. Ю. Распространение чешуй акантодов в среднедевонских отложениях Белоруссии.— В кн.: Материалы по стратиграфии Белоруссии (к Межведомственному стратиграфическому совещанию, Минск, октябрь, 1981 г.). Минск: Наука и техника, 1981 б, с. 66—67.
- Голубцов В. К., Кручек С. А., Кедо Г. И. Стратиграфия среднедевонских отложений восточного склона Белорусской антеклизы.— В кн.: Современные проблемы геологии БССР. Минск, 1978, с. 3—14.
- Голубцов В. К., Кедо Г. И., Авхимович В. И. и др. Комплексы органических остатков девонских отложений Белоруссии.— В кн.: Новые данные по стратиграфии Белоруссии (Материалы БелРМСК к Межведомственному стратиграфическому совещанию). Минск, 1981 а, с. 45—68.
- Голубцов В. К., Кедо Г. И., Кручек С. А. и др. Стратиграфическая схема девонских отложений Белоруссии.— В кн.: Материалы по стратиграфии Белоруссии (к Межведом-

стенному стратиграфическому совещанию, Минск, октябрь, 1981 г.). Минск: Наука и техника, 1981 б, с. 46—63.

Гравитис В. А. Палеонтологические критерии подразделения девона. Брахиоподы. Нижний и средний девон.— В кн.: Девон и карбон Прибалтики. Рига: Зинатне, 1981, с. 380—385.

Жейба С. И. Новые данные по фауне и стратиграфии наровского горизонта Южной Прибалтики.— Науч. тр. высш. учеб. заведений ЛитССР. География и геология, 1971, т. 8, с. 195—199.

Жейба С. И. О корреляции разрезов и распространении наровского горизонта в пределах северо-западного склона Белорусско-Мазурской антеклизы.— Науч. тр. высш. учеб. заведений ЛитССР. География и геология, 1973, т. 10, с. 257—261.

Жейба С. И. К вопросу о распространении и литолого-фациальных особенностях отложений наровского горизонта в районе города Вильнюса.— Науч. тр. высш. учеб. заведений ЛитССР. География и геология, 1974, т. 11, с. 129—132.

Жейба С. И. О среднедевонской ингрессии моря в западной части Восточно-Европейской платформы.— В кн.: Стратиграфия фанерозоя Прибалтики. Рига: Зинатне, 1978 а, с. 40—43.

Жейба С. И. О границе между эйфелем и живетом в Южной Прибалтике.— В кн.: Достижения и перспективы геологического изучения Литовской ССР: Материалы V науч. конф. геологов Литвы. Вильнюс, 1978 б, с. 22—24.

Клеесмент А. Э., Марк-Курик Э. Ю., Каратайте-Талимаа В. Н. и др. Древнейшие отложения среднего девона Эстонии.— В кн.: Геология кристаллического фундамента и осадочного чехла Прибалтики. Рига: Зинатне, 1975, с. 168—183.

Клеесмент А. Э., Марк-Курик Э. Ю. О расчленении наровского горизонта в стратотипическом районе.— В кн.: Материалы по стратиграфии Прибалтики (к Межведомственному стратиграфическому совещанию, Вильнюс, май, 1976). Вильнюс, 1976, с. 63—64.

Кручек С. А. О строении и корреляции отложений наровского горизонта среднего девона северо-востока Белоруссии.— В кн.: Проблемы геохимического и геофизического изучения земной коры. Минск: Наука и техника, 1974 а, с. 155—160.

Кручек С. А. О конодонтах среднего девона Белоруссии.— В кн.: Проблемы региональной геологии Белоруссии. Минск, 1974 б, с. 118—125.

Курш В. М. Литология и полезные ископаемые терригенного девона Главного поля.— Рига: Зинатне, 1975.— 221 с.

Лярская Л. А. Биофациальная зональность поздненаровского, арукюлаского и буртникского бассейнов на территории Латвии.— В кн.: Вопросы геологии среднего и верхнего палеозоя Прибалтики. Рига: Зинатне, 1967, с. 26—35.

Лярская Л. А., Поливко И. А. К литолого-стратиграфической характеристике девонских отложений Латвии.— В кн.: Вопросы региональной геологии Прибалтики и Белоруссии. Рига: Зинатне, 1969, с. 195—207.

Лярская Л. А. О границе эйфельского и живетского ярусов в Латвии.— В кн.: Региональная геология Прибалтики и Белоруссии. Рига: Зинатне, 1972, с. 48—51.

Лярская Л. А. Новые данные по акантодам девона Средней Прибалтики.— В кн.: Фауна и стратиграфия палеозоя и мезозоя Прибалтики и Белоруссии. Вильнюс: Минтис, 1975, с. 227—232.

Лярская Л. А. Зоны и комплексы ихтиофауны в девоне Латвии.— В кн.: Очерки геологии Латвии. Рига: Зинатне, 1978, с. 64—76.

Марк Э. Ю., Тамме А. Э. О границе наровского и арукюлаского горизонтов в Эстонской ССР.— В кн.: Вопросы стратиграфии и палеогеографии девона Прибалтики. Вильнюс: Минтис, 1964, с. 67—73.

Новицкая Л. И., Обручев Д. В. Класс Acanthodei. Акантоды.— В кн.: Основы палеонтологии. Беспчелюстные, рыбы. М.: Наука, 1964, т. 11, с. 175—194.

Обручев Д. В. К стратиграфии среднего девона Ленинградской области.— Зап. Всерос. минералог. об-ва, 1933, 62, № 2, с. 405—410.

Обручев Д. В. Об эйфельских отложениях в Главном девонском поле.— В кн.: Региональная геология Прибалтики и Белоруссии. Рига: Зинатне, 1972, с. 39—47.

Поливко И. А. Фации, мощности и условия залегания пород наровского горизонта в Латвии.— В кн.: Вопросы геологии среднего и верхнего палеозоя Прибалтики. Рига: Зинатне, 1967, с. 16—25.

Поливко И. А. Палеогеография и палеотектоника раннего и среднего девона Средней Прибалтики.— Рига: Зинатне, 1977.— 161 с.

- Решения Межведомственного регионального стратиграфического совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем Прибалтики 1976 г. / Под ред. А. А. Григялиса.— Л., 1978.— 86 с.
- Стратиграфические** схемы Латвийской ССР.— Рига: Зинатне, 1976.— 229 с.
- Тамме А. Э.** Литологическая характеристика наровского горизонта Эстонии.— В кн.: Литология палеозойских отложений Эстонии. Таллин, 1964, с. 19—31.
- Тихомиров С. В.** Этапы осадконакопления девона Русской платформы.— М.: Недра, 1967.— 267 с.
- Тихомиров С. В.** О новом пособии по методике детальной региональной стратиграфии и подготовке специалистов высшей квалификации в этой области.— Изв. высш. учеб. заведений. Геология и разведка, 1981, № 11, с. 114—119.
- Черейский Л. А.** Нижние слои среднего девона Ленинградской области.— Бюл. МОИП. Отд. геол., 1934, т. 12(4), с. 527—544.
- Agassiz L.** Recherches sur les poissons fossiles.— Neuchatel and Soleure, 1833—1843, 5 vols.
- Agassiz L.** Monographie des poissons fossiles du Vieux Gres Rouge ou système Devonien (Old Red Sandstone) des Iles britanniques et de Russie.— Neuchatel, 1844, t. 36.— 171 p.
- Brotsen F.** Erster Nachweis von Unterdevon im Ostseegebiet durch Konglomeratgeschiebe mit Fischresten. II. Teil (Paläontologie).— Z. Geschiebeforsch., 1934 a, Bd. 10, S. 1—65.
- Brotsen F.** Die Morphologie und Histologie der Proostea-(Acanthodiden) Schuppen.— Ark. Zool., 1934 b, Bd. 26 A, N. 23, S. 1—27.
- Denison R.** Acanthodii.— In: Handbook of Paleichthyology. Stuttgart—New York, 1979, vol. 5.— 62 p.
- Goodrich E. S.** On the scales of fish living and extinct, and their importance in classification.— Proc. Zool. Soc. London, 1907, N 2, p. 751—774.
- Goujet D.** Les poissons.— In: Les schistes et calcaires eodevoniens de Saint-Cener (Massif Armorica, France).— Mem. Soc. Geol. Miner. Bretagne, 1976, N 19, p. 313—323.
- Gross W.** Acanthodier und Plakodermen aus Heterostius-Schichten Estlands und Lettlands.— Ann Soc. Reb. Nat. Univ. Tartuensis, 1940, N. 46, S. 1—89.
- Gross W.** Die Agnathen und Acanthodier des oberilurischen Beyrichienkalks.— Palaeontographica, 1947, Bd. 96. Abt. A, S. 91—161.
- Gross W.** Über Crossopterygier und Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon im Zusammenhang einer vergleichenden Untersuchung des Porenkanalsystems paläozoischer Agnathen und Fische.— Kungl. Svenska Vetensk. Handl., 1956, Bd. 5, N. 6.— 140 S.
- Gross W.** Downtonische und dittonische Acanthodier-Reste des Ostseegebietes.— Palaeontographica, 1971, Bd. 136. Abt. A.— 82 S.
- Gross W.** Kleinschuppen, Flossenstacheln und Zähne von Fischen aus europäischen und nordamerikanischen Bonebeds des Devons.— Palaeontographica, 1973, Bd. 142. Abt. A, S. 51—155.
- Hoppe K.-H.** Die Coelolepiden und Acanthodier des Obersilurs der Insel Ösel.— Palaeontographica, 1931, Bd. 76. Abt. A, S. 35—94.
- Legault J.** Conodonts and fish remains from the Stonehouse formation, Arisaig, Nova Scotia.— Contributions to Canadian Palaeontology, 1968, bull. 165, p. 1—46.
- Miles R.** The acanthodian fishes of the Devonian Plattenkalk of the Paffrath Trough in the Rhineland.— Ark. Zool., 1966, vol. 18, N 9, p. 147—194.
- Miles R.** Articulated acanthodian fishes from the Old Red Sandstone of England, with a review of the structure and evolution of the acanthodian shoulder-girdle.— Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geol. London, 1973, vol. 24, N 2, p. 113—213.
- Ørving T.** Hystologic studies of Ostracoderms, Placoderms and fossil Elasmobranchs.— Ark. Zool., 1966, vol. 19, N 1, p. 1—39.
- Ørving T.** Some new acanthodian material from the Lower Devonian of Europe.— J. Linn. Soc. London (Zool.), 1967, vol. 47, N. 311, p. 131—153.
- Ørving T.** The dermal skeleton: general considerations.— In: Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny, Nobel Symposium, Stockholm, 1968, N 4, p. 373—397.
- Ørving T.** Thelodont scales from the Grey Hoek formation of Andree Land, Spitsbergen.— Norsk. Geol. Tidsskr., 1969, vol. 49, N 4, p. 387—401.
- Orviku K.** Keskdevoni põhikihid Eestis.— Acta et Comm. Univ. Tartuensis, 1930, ser. A, N 16.
- Orviku K.** Narvajõe lademe geoloogias Eesti NSV-s.— Eesti NSV Tartu Riikliku Ülikooli Toimetised. Tartu, 1948, N 3.— 81 S.

- Pander Ch.** Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der Russisch-Baltischen Gouvernements.—K. Akad. Wiss. St. Petersburg, 1856.—91 S.
- Rohon J. V.** Die obersilurischen Fische von Oesel. 2. Selachii, Dipnoi, Ganoidei, Pteraspidae und Cephalaspidae.—Mem. Acad. Imp. St. Petersburg, 1893, Bd 41, (7), N 5, S. 1—124.
- Stauffer C. R.** Conodonts of the Olentangy shale.—J. Palaeont., 1938, N 12, p. 411—433.
- Vieth J.** Thelodontier-, Acanthodier- und Elasmobranchier-Schuppen aus dem Unter-Devon der Kanadischen Arktis (Agnatha, Pisces).—Göttinger Arb. Geol. Paläont., 1980, N. 23.—69 S.
- Wells J.** Fish remains from the Middle Devonian bone beds of the Cincinnati Arch Region.—In: Palaeontographica Americana. New York, 1944, vol. 3.—62 p.
- Woodward A. S.** Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). Part II.—London, 1891, 44.—567 p.

ACANTHODIANS FROM THE NARVA REGIONAL STAGE OF THE MAIN DEVONIAN FIELD

SUMMARY

In this monograph the acanthodian scales from the Middle Devonian Narva Regional Stage of the East Baltic Region are described. The generic and species composition and stratigraphical succession of scale assemblages have been analysed. Stability in the composition of scale assemblages in the whole region has been established. The distribution of acanthodians is slightly dependent on facial differences of deposits and here lies a stratigraphical value of this group of vertebrates. In the Narva Regional Stage they are found in all facies and types of sediments. However, clay content of rocks has a negative influence on the number and frequency of acanthodian remains.

Twenty species and nine genera of acanthodians included in four families and three orders are described; of them two genera and seven species are new. All taxa are erected on scales. A wide use of histological studies together with morphologic analysis permitted to classify the scales according to the taxonomic hierarchy. Histological features of taxa of different ranks are given and classification of the Middle Devonian acanthodians is suggested taking into account the structure of the scales. A new type of histological scale structure, "Diplacanthus"-type (not in the sense of F. Brotzen, 1934), is distinguished by specific structure of mesodentine tissue of the crown and especially by acellular bone tissue of the base of scales.

Four stratigraphically distinct scale assemblages with definite index species are recognized and described on the territory of the Main Devonian Field. The early Narva assemblage (I) is related to the scale assemblage of the underlying Pärnu and Rezekne Regional Stages. *Cheiracanthus crassus* sp. nov., *C.* sp. nov. 1, *Cheiracanthoides comptus* Wells, *Ectopacanthus* cf. *cristiformis* Valiukevičius, *Acanthodes* sp. C, *Nostolepis* sp. are characteristic both of the deposits of the Pärnu and Rezekne Regional Stages and of those of the Lower Narva Regional Substage, while higher in the section they have not been met. *Cheiracanthus crassus* sp. nov. and *Cheiracanthoides comptus* Wells are more frequent and numerous in the deposits of the Lower Narva Regional Substage. *Cheiracanthoides comptus* Wells and *Nostolepis* sp. represent the scales of histological "Nostolepis"-type, numerous in the Upper Silurian—Lower Devonian deposits. In the Middle Narva Regional Substage this type of scales is lacking and in the Upper Narva Regional Substage it is again represented, but by new genera and species—*Nostolepis kernavensis* sp. nov., *Cheiracanthoides proprius* sp. nov., *Minioracanthus laevis* gen. et. sp. nov.

The second scale assemblage (II) includes only the species of wide vertical range: *Cheiracanthus longicostatus* Gross, *C. brevicostatus* Gross, *C. intricatus* sp. nov., *Cheiracanthus* sp., *Acanthodes?* sp. B, *Acanthodes?* sp. D and *Rhadinacanthus balticus?* Gross. In few sections *Ptychodictyon rimosum* Gross, typical of the next, third assemblage, is found.

The third assemblage (III) includes *Ptychodictyon distinctum* Valiukevičius and *Diplacanthus?* sp. as new elements, and all those species which have a wider range and are present in the second assemblage. *Ptychodictyon rimosum* Gross and *Acanthodes?* sp. B, and more numerous scales of *Cheiracanthus* are usually highly prevailing here.

Both assemblages, the second and the third one, are found in the Middle Narva Regional Substage.

In the fourth assemblage (IV) confined to the Upper Narva Regional Substage, besides the above-mentioned representatives of the histological "Nostolepis"-type, the following new species appear: *Cheiracanthus talimae* sp. nov., *Markacanthus costulatus* gen. et sp. nov., *Diplacanthus?* *carinatus* Gross, *Ptychodictyon sulcatum* Gross. Considerable similarity of the late Narva assemblage with the assemblage from the Aruküla Regional Stage is established. It is of great importance while solving the problem of the volume of the Narva Regional Stage and of its stage appurtenance. It seems that in future it is expedient to exclude the Upper Narva Regional Substage from the volume of the Narva Regional Stage and to include it into the Aruküla Regional Stage (on the basis of lithological and paleontological affinities and taking into account the developmental stages of depositional basin), as it has been suggested by S. Kruckek (1974) for Byelorussia. There are no possibilities at present to show up the importance of so a significant difference between the acanthodian scale assemblages of the Middle and Upper Narva Regional Substage in connection with the question of stage appurtenance of the deposits.

The subdivision of the deposits of the Narva Regional Stage into three chronostratigraphical units—lower, middle and upper regional substages—is paleontologically motivated on the basis of acanthodians. The lower regional substage includes the first member of the Narva Formation of Latvia, the lower member of the Kuningaküla Subformation of Estonia, the Osveya Beds of the Western Dvina Formation of Byelorussia, and the lower part of the Ledai Formation of Lithuania. In the Leningrad District, in the region of exposures of the Narva Formation, the age equivalents of the Lower Narva Regional Substage are absent. Thus, the Saba Member in the Leningrad District cannot be correlated with the lowermost strata of the Narva Regional Stage in the Baltic Region and Byelorussia.

The middle regional substage includes the second and third members of the Narva Formation of Latvia, middle and upper parts of the Ledai Formation of Lithuania, the upper member of the Kuningaküla and the lower member of the Gorodenka Subformations of Estonia, the Saba, Ruya and Lemovzha Members of the Narva Formation in the Leningrad District, and the Gorodok Formation of Byelorussia.

The upper regional substage corresponds to the fourth member of the Narva Formation of Latvia, the upper member of the Gorodenka Subformation of Estonia, the Kernavė Formation of Lithuania, the Khotnezha Member of the Narva Formation of the Leningrad District, the Kostiukovichy Formation of Byelorussia.

New data are obtained on the volume of the stratotype of the Narva Regional Stage in Estonia. In the outcrop on the Narva River near the mouth of the Gorodenka Brook and in the sections of borings near Kuningaküla, the occurrence of the deposits of the Lower Narva Regional Substage is paleontologically founded for the first time. The middle Narva deposits are considerably reduced in thickness here and are represented only by their upper part, equivalent to the beds cropping out along the Borovnia River. The outcrops along the Gorodenka Brook represent the age equivalents of the Kernavė Formation of Lithuania.

Diagnoses, types and distribution of new acanthodian genera and species are given below.

Order *Climatiiformes* Berg, 1940
Family *Climatiidae* Berg, 1940
Genus *Nostolepis* Pander, 1856
Nostolepis kernavensis sp. nov.

Plate I, Figs. 9—13; Plate III, Fig. 17; Plate VIII, Fig. 6; Plate XIV, Figs. 4—5; Figs. 1—2, 5*.

Derivation of name. From the name of the Kernavė boring, Lithuania.

* In the descriptive part the numbers of paleontological figures are indicated.

Holotype. LGMTI* 45-1071, scale (Plate I, Fig. 11). Lithuania, Saravai-427 boring, depth 309.4 m; Middle Devonian, Eifelian, Upper Narva Regional Substage, Kernavė Formation.

Diagnosis. Scales large (up to 1.7 mm in length), elongated. The crown has 3—5 broad longitudinal parallel ridges, posteriorly gradually converging in pairs. The neck is low. The base is strongly convex. Bone cells in the base are numerous, polygonal, with short narrow processes. There are three varieties of mesodentine in the crown. Circular and radial canals are large. The canals piercing the base are absent.

Geological and geographical distribution. Middle Devonian, Eifelian, Upper Narva Regional Substage of the Main Devonian Field.

Genus *Cheiracanthoides* Wells, 1944

Cheiracanthoides proprius sp. nov.

Plate III, Figs. 13—14; Plate VIII, Figs. 1—3; Fig. 3:8; Fig. 4; Fig. 5:1—5;

Derivation of name. From *proprius* (Latin) — peculiar.

Holotype. LGMTI 45-1196, scale (Plate VIII, Fig. 2). Lithuania, Kaniūkai-261 boring, depth 204.6 m; Middle Devonian, Eifelian, Upper Narva Regional Substage, Kernavė Formation.

Diagnosis. Scales from 0.1 to 2 mm long. The crown is round-rhombic to round, flat or curved-down anteriorly. 5—10 low longitudinal ridges usually extending to the half length of the crown. In rare scales ridges sinuous and interrupted. The neck is well defined, the base is strongly convex, placed anteriorly. Up to 10 growth lamellae in the crown. A distinct system of large radial, circular and ascending dentine canals is developed. On the posterior part of the crown mesodentine with large oriented lacunae (=Strangge-webe) composes the whole depth of the growth lamellae. In the crown and base bone cells are not so numerous as in *Cheiracanthoides comptus* Wells. Dentine canals on the anterior part of the crown are strongly separated and mosaically interweaved, with numerous composite lacunae.

Geological and geographical distribution. Middle Devonian, Eifelian, Upper Narva Regional Substage of the Main Devonian Field.

Genus *Minioracanthus* gen. nov.

Derivation of name. From *miniorios* (Greek) — short-lived, and *akantha* (Greek) — spine.

Type species. *Minioracanthus laevis* sp. nov.

Diagnosis. Scales long, narrow, mostly with smooth crown. The neck indistinct or very low. The base small, polygonal, flat. In the crown 5 growth lamellae. Surface layer of the dentine with composite horizontal dentine canals. On more interior levels of the crown circular canals with processes and numerous unoriented lacunae are well defined. The base with bone cells (?) and abundant short dentine (?) processes.

Geological and geographical distribution. Middle Devonian, Eifelian, Upper Narva Regional Substage and the lowermost strata of the Arukūla Regional Stage of the Main Devonian Field.

Minioracanthus laevis sp. nov.

Plate III, Figs. 15—16; Plate XIV, Figs. 1—3; Fig. 6

Derivation of name. From *laevis* (Latin) — smooth.

Holotype. LGMTI 45-1111, scale (Plate XIV, Fig. 3). Lithuania, Pusnė-286 boring, depth 179.8 m; Middle Devonian, Eifelian, Upper Narva Regional Substage, Kernavė Formation.

Diagnosis. As for the genus.

Geological and geographical distribution. As for the genus.

Order Acanthodiformes Berg, 1940

Family Cheiracanthidae Berg, 1940

Genus *Cheiracanthus* Agassiz, 1835

Cheiracanthus talimae sp. nov.

* Lietuvos geologijos mokslinio tyrimo institutas (Lithuanian Institute of Geology).

Plate III, Figs. 9—12; Plate VIII, Fig. 9; Plate IX, Figs. 1—6; Figs. 16, 17.

Derivation of name. In honour of Dr. V. Karatajūtė-Talimaa (Vilnius).

Holotype. LGMTI 45-1160, scale (Plate III, Fig. 12 a, b). Lithuania, Pusnė-286 boring, depth 179.8 m; Middle Devonian, Eifelian, Upper Narva Regional Substage, Kernavė Formation.

Diagnosis. Scales small, 0.5—0.6, rarely up to 1 mm long. The crown regularly rhombic, slightly elongated. Narrow posteriorly and expanding anteriorly longitudinal median ridge protrudes abruptly. At its sides small lateral grooves are developed, crossing the whole crown and converging fan-like posteriorly. The neck is low. The base is placed much forward, with its sharp end protruding before the anterior margin of the crown. Large circular canals are well developed in the crown. Polybranched radial canals are present on the surface of the base. The branching of the ascending dentine canals is specific. The canal on the base of the embryonic scale is strongly diverging.

Geological and geographical distribution. Middle Devonian, Eifelian, Upper Narva Regional Substage and, possibly, the lowermost strata of the Arukūla Regional Stage of the Main Devonian Field.

Cheiracanthus crassus sp. nov.

Plate VI, Figs. 3—4; Plate VII, Figs. 1—2; Fig. 18; Fig. 19; 1—3; Fig. 23:4—5.

Derivation of name. From *crassus* (Latin) — stout.

Holotype. LGMTI 45-1182, scale (Plate VII, Fig. 1 a, b). Byelorussia, Eividovichi-328 boring, depth 219.3 m; Middle Devonian, Eifelian, Lower Narva Regional Substage, Osveya Beds of the Western Dvina Formation.

Diagnosis. Scales 0.3—1.2 mm long, massive, high. The crown stout, round-rhombic. The ornamentation of the crown consists of two central, strongly protruding ridges with a groove in the middle and small lateral ridges gradually fading out posteriorly. The neck is high, the base is convex, with an apex in the centre. In the neck large variable dentine canals are present: from smooth, linearly elongated to sinuous, strongly interweaved with thin processes. The embryonic scale does not distinguish itself by the complexity of the canals from the following growth lamellae. Enamel-like dentine on the surface parts of the growth lamellae of the crown is undefined or composes thin layers of some latest growth lamellae.

Geological and geographical distribution. Middle Devonian, Eifelian, Rezekne and Pärnu Regional Stages and Lower Narva Regional Substage of the Main Devonian Field.

Cheiracanthus intricatus sp. nov.

Plate IV, Figs. 4—5; Fig. 20; Fig. 21:1—2.

Derivation of name. From *intricatus* (Latin) — intricate.

Holotype. LGMTI 45-1167, scale (Plate IV, Fig. 5). Kaliningrad District, Dvoriki-2 boring, depth 1009.2 m; Middle Devonian, Eifelian, Upper Narva Regional Substage, Kernavė Formation.

Diagnosis. Scales mainly large (0.6—1.2 mm), with flat, rhombic-elongated crown, high neck and massive and convex base. The crown is ornamented with parallel or fan-like low ridges and grooves not reaching the posterior part. The anterior margin of the crown is complicated by short intermediate grooves, while the posterior one — sometimes by a median groove. The crown is composed of dentine and enamel-like dentine. The main ascending dentine canals in the neck and horizontal ones of the crown are of typical cheiracanthid type. Radial canals of the neck are arranged distinctly above the base. Enamel-like dentine lacking canal composes entirely some upper growth lamellae.

Geological and geographical distribution. Middle Devonian, Eifelian, Upper part of the Middle Narva Regional Substage — Arukūla Regional Stage of the Main Devonian Field.

Genus *Markacanthus* gen. nov.

Derivation of name. In honour of Dr. E. Mark-Kurik (Tallinn); *akantha* (Greek) — spine.

Type species. *Markacanthus costulatus* sp. nov. Middle Devonian, Eifelian, Upper Narva Regional Substage of the Main Devonian Field.

Diagnosis. Scales small with the crown of variable form. The crown is ornamented with longitudinal, comparatively high ridges, running along its entire length. The ridges

are parallel or converging fan-like posteriorly. Rarely 3—4 central ridges converge into a stout median ridge. The neck is high, the base is small, convex. In the crown unusually broad circular and radial dentine canals with typically diverging processes are developed. In the central portion of the crown a thick layer of enamel-like dentine is developed. The canal of the embryonic scale is composite, broad. The base is pierced with numerous small canals.

Geological and geographical distribution. Middle Devonian, Eifelian, Upper Narva Regional Substage and Arukūla Regional Stage of the Main Devonian Field.

Markacanthus costulatus sp. nov.

Plate II, Figs. 16—19; Plate XIII, Figs. 1—4; Fig. 22:1—4, 6; Fig. 23:1—3,

Derivation of name. From *costulatus* (Latin) — with ribs.

Holotype. LGMTI 45-1103 (Plate II, Fig. 18). Byelorussia, Orsha-2 boring, depth 323.7—328.1 m; Middle Devonian, Eifelian, Upper Narva Regional Substage, the Kostiukovichy Formation.

Diagnosis. As for the genus.

Geological and geographical distribution. As for the genus.

ПОЯСНЕНИЯ К ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИМ РИСУНКАМ 1—25

Буквенные обозначения: бор — борозды на кроне; в — выросты на шейке; вк — входящие дентиновые каналы; гр — гребни на кроне; дд — дуродентин; дк — дентиновые каналы; днт — одонтоды; к — корона; кк — костные клетки; км — нескульптированная кайма на кроне; кко — костные клетки основания; ко — сосудистые каналы, пронизывающие основание; кэч — канал над основанием «эмбриональной чешуи»; лак — лакуны в мезодентиновой ткани; лр — линии роста кроны; мдн — мезодентин; мо — макушка основания; о — основание; орлак — ориентированные лакуны в мезодентине; отр — отростки лакун; по — поверхность основания; порк — поровые каналы; рк — радиальные дентиновые каналы; скл — скульптура кроны; уо — уступ на переднем крае основания; цбор — центральная (медиальная) борозда на кроне; цгр — центральный (медиальный) гребень; цк — циркулярные дентиновые каналы; ш — шейка; шв — шарпеевые волокна; эч — «эмбриональная чешуя».

Рис. 1

Фиг. 1—14 — *Nostolepis kernavensis* sp. nov. Морфологическая изменчивость чешуй. ×25. Литва, скв. Мядинникай-126, глуб. 368,6 м и скв. Вайшноршкес-574, глуб. 155,9 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Рис. 2

Фиг. 1—7 — *Nostolepis kernavensis* sp. nov. 1а — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 499. ×40; 1б — увеличенный участок заднего отдела кроны той же чешуи. ×200. Литва, скв. Стакяй-255, глуб. 200,2 м; 2а — чешуя № 45-1177 в анисовом масле (вид сверху). ×40; 2б — увеличенный участок медиального отдела той же чешуи. ×100. Литва, скв. Мядинникай-126, глуб. 368,6 м; 3а — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 497. ×40; 3б — увеличенный участок кроны и шейки той же чешуи. ×200; 3в — увеличенный участок основания той же чешуи. ×200. Литва, скв. Каниюкай-261, глуб. 204,6 м; 4а — вертикальный поперечный срез через центральный отдел чешуи. Шлиф 505. ×40; 4б — увеличенный участок поверхностной пластины кроны той же чешуи. ×100; 4в — увеличенный участок внутренней пластины кроны. ×100. Литва, скв. Мядинникай-126, глуб. 368,6 м; 5а — чешуя № 45-1176 в анисовом масле (вид сверху). ×40; 5б — увеличенный участок заднего отдела кроны (более глубокий уровень) той же чешуи. ×200; 5в — тот же участок, поверхностный уровень. ×200. Литва, скв. Стакяй-255, глуб. 200,2 м; 6а — старая окатанная чешуя № 45-1117 со сглаженными продольными гребнями (в анисовом масле, вид сверху). ×40; 6б — левый увеличенный участок той же чешуи. ×100; 6в — правый увеличенный участок. ×200. Калининградская обл., скв. Дворики-2, глуб. 1028,3 м; 7 — горизонтальный срез чешуи на уровне шейки. Шлиф 504. ×40. Литва, скв. Шаравай-427, глуб. 307,8 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Рис. 3

Фиг. 1—7 — *Cheiracanthoides comptus* Wells

1 — чешуя № 45-1180 в анисовом масле, вид сверху. $\times 100$; 2 — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 531. $\times 100$. Латвия, скв. Стренчи-8, глуб. 231 м; 3 — горизонтальный срез чешуи на уровне шейки. Шлиф 536. $\times 100$; 4 а — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 534. $\times 40$; 4 б — увеличенный участок кроны той же чешуи. $\times 100$. Эстония, скв. Холдре-2, глуб. 212,3 м; 5 — вертикальный поперечный срез через задний отдел чешуи. Шлиф 532. $\times 100$. Латвия, скв. Стренчи-8, глуб. 231 м; 6 — пришлифованная с одной стороны чешуя в анисовом масле (вертикальный продольный срез). № 45-1179. $\times 100$. Латвия, скв. Видрижи-10, глуб. 308,5 м; 7 — участок вертикального поперечного среза в медиальном отделе чешуи. Шлиф 533. $\times 100$. Латвия, скв. Валдемарпилс-16, глуб. 291,8 м. D₂, эйфель, нижненаровский подгоризонт.

Фиг. 8 — *Cheiracanthoides proprius* sp. nov.

8 а — вертикальный продольный (несколько косонаправленный) срез чешуи. Шлиф 513. $\times 40$; 8 б — увеличенный участок кроны той же чешуи. $\times 100$. Литва, скв. Канюкай-261, глуб. 204,6 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Рис. 4

Фиг. 1—16 — *Cheiracanthoides proprius* sp. nov.

Морфологическая изменчивость чешуй. $\times 25$. Литва, скв. Шилунай-180, глуб. 247 м и скв. Стакяй-255, глуб. 200,2 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Рис. 5

Фиг. 1—5 — *Cheiracanthoides proprius* sp. nov.

1 а — вертикальный поперечный срез через центральную часть чешуи. Шлиф 510. $\times 40$; 1 б — увеличенный участок медиального отдела кроны той же чешуи. $\times 100$. Литва, скв. Мядинникай-126, глуб. 368,6 м; 2 а — горизонтальный срез чешуи через крону. Шлиф 512. $\times 40$; 2 б — увеличенный участок заднего отдела кроны той же чешуи. $\times 100$; 2 в — увеличенный участок переднего отдела кроны той же чешуи. $\times 100$. Литва, скв. Канюкай-261, глуб. 204,6 м; 3 — участок горизонтального среза чешуи через нижнюю часть кроны. Шлиф 507. $\times 100$; 4 а — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 508. $\times 40$; 4 б — увеличенный участок шейки той же чешуи. $\times 100$. Литва, скв. Вайшноришкес-574, глуб. 155,9 м; 5 а — вертикальный продольный срез через медиальный отдел чешуи. Шлиф 511. $\times 40$; 5 б — увеличенный участок заднего отдела кроны той же чешуи. $\times 100$; 5 в — увеличенный участок переднего отдела кроны той же чешуи. $\times 100$. Литва, скв. Шилунай-180, глуб. 247 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 6—7 — *Nostolepis kernavensis* sp. nov.

6 а — вертикальный продольный срез через медиальный отдел крупной чешуи. Шлиф 503. $\times 40$; 6 б — увеличенный участок переднего отдела кроны той же чешуи. $\times 100$. Литва, скв. Вайшноришкес-574, глуб. 155,9 м; 7 — увеличенный участок основания чешуи № 45-1124 (в анисовом масле). $\times 100$. Литва, скв. Мядинникай-126, глуб. 368,6 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Рис. 6

Фиг. 1—5 — *Minioracanthus laevis* gen. et sp. nov.

Чешуи в анисовом масле, вид сверху.

1 а — чешуя № 45-1110. $\times 40$; 1 б — увеличенный участок на границе основания и кроны той же чешуи. $\times 100$; 1 в — увеличенный участок основания (более глубокий уровень). $\times 100$; 1 г — поверхностный слой того же участка основания. $\times 100$; 2 а — чешуя № 45-1109. $\times 40$; 2 б — увеличенный участок бокового отдела кроны той же чешуи. $\times 200$; 2 в — увеличенный участок крайнего заднего отдела кроны той же чешуи. $\times 200$; 3 а — чешуя № 45-1111. $\times 40$; 3 б — увеличенный участок медиального отдела шейки той же чешуи (более глубокий уровень). $\times 200$; 3 в — поверхностный слой того же участка чешуи. $\times 200$; 3 г — увеличенный участок бокового отдела кроны той же чешуи. $\times 200$; 4 а — чешуя № 45-1113. $\times 40$; 4 б — увеличенный участок бокового отдела кроны той же чешуи. $\times 100$; 5 а — чешуя № 45-1112. $\times 40$; 5 б — увеличенный участок заднего отдела кроны той же чешуи. $\times 100$; 5 в — увеличенный участок медиального отдела кроны той же чешуи. $\times 200$. Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Рис. 7

Фиг. 1—17 — *Diplacanthus? carinatus* Gross. Морфологическая изменчивость чешуй. $\times 40$. Литва, скв. Канюкай-261, глуб. 204,2—204,6 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Microstr.

Microstr.

Microstr.

Mikrostr.

Рис. 8

Фиг. 1—4 — *Diplacanthus? carinatus* Gross

1а — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 482. $\times 40$; 1б — увеличенный участок кроны той же чешуи. $\times 200$; 1в — увеличенный участок шейки той же чешуи. $\times 200$. Литва, скв. Шаравай-427, глуб. 308,8 м; 2а — чешуя № 45-1175 в анисовом масле (вид сверху, крона). $\times 40$; 2б — правый увеличенный участок той же чешуи. $\times 100$; 2в — левый увеличенный участок той же чешуи. $\times 200$. Литва, скв. Спракшай-7р, глуб. 175,2 м; 3а — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 494. $\times 40$; 3б — левый увеличенный участок шейки и кроны той же чешуи. $\times 200$; 3в — увеличенный участок основания и шейки той же чешуи. $\times 200$. Литва, скв. Римшенай-331, глуб. 168,0—170,4 м; 4а — чешуя № 45-1146 в анисовом масле (вид сверху, крона). $\times 40$; 4б — увеличенный участок кроны той же чешуи. $\times 100$. Калининградская обл., скв. Дворики-2, глуб. 1009,2 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Mikrostr.

Рис. 9

Фиг. 1—6 — *Ptychodictyon sulcatum* Gross

1а — горизонтальный срез чешуи через нижний отдел кроны. Шлиф 565. $\times 40$; 1б — увеличенный участок переднего отдела кроны той же чешуи. $\times 100$; 1в — увеличенный участок заднего отдела кроны той же чешуи. $\times 100$; 2а — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 562. $\times 40$; 2б — левый увеличенный участок шейки и кроны той же чешуи. $\times 100$; 2в — увеличенный участок медиального отдела кроны той же чешуи. $\times 100$; 3а — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 560. $\times 40$; 3б — увеличенный участок основания той же чешуи. $\times 100$. Литва, скв. Свядасай-252, глуб. 213,5 м; 4а — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 566. $\times 40$; 4б — увеличенный участок шейки той же чешуи. $\times 100$; 5а — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 563. $\times 40$; 5б — увеличенный участок шейки и кроны той же чешуи. $\times 100$; 6а — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 564. $\times 40$; 6б — увеличенный участок нижнего отдела кроны той же чешуи. $\times 100$. 1, 4 и 6 — Латвия, скв. Видрижи-10, глуб. 213,5 м; 2 и 5 — Эстония, скв. Луутснику-451, глуб. 316,4 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Рис. 10

Фиг. 1—9 — *Ptychodictyon rimosum* Gross. Морфологическая изменчивость чешуй. $\times 40$. Литва, скв. Аштракальнис-254, глуб. 209,2 м. D₂, эйфель, верхи средненаровского подгоризонта.

Mikrostr.

Рис. 11

Фиг. 1—5 — *Ptychodictyon rimosum* Gross

1а — горизонтальный срез чешуи через нижний отдел кроны. Шлиф 457. $\times 40$; 1б — увеличенный участок кроны той же чешуи. $\times 100$; 2 — участок вертикального продольного среза чешуи. Шлиф 458. $\times 100$. Литва, скв. Кункоай-12, глуб. 557,2 м; 3а — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 455. $\times 40$; 3б — увеличенный участок центрального отдела шейки той же чешуи. $\times 200$; 3в — увеличенный участок переднего отдела шейки и кроны той же чешуи. $\times 100$. 1, 3 — Литва, скв. Крякянава-7, глуб. 278 м; 4 — чешуя № 45-1178 в анисовом масле (участок заднего отдела кроны). $\times 100$. Литва, скв. Мядининкай-126, глуб. 368,6 м; 5а — чешуя № 45-1125 в анисовом масле (вид сверху, крона). $\times 40$; 5б — левый увеличенный участок кроны той же чешуи. $\times 100$; 5в — правый увеличенный участок кроны той же чешуи. $\times 100$. Литва, скв. Канюкай-261, глуб. 204,6 м. D₂, эйфель, 1, 2 — верхи средненаровского подгоризонта; 3—5 — верхненаровский подгоризонт.

Рис. 12

Фиг. 1—25 — *Cheiracanthus longicostatus* Gross. Морфологическая изменчивость чешуй: 1—12 — головные? чешуи; 13—25 — переходные и туловищные чешуи. $\times 25$. Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м и скв. Мядининкай-126, глуб. 368,6 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Mikrostr.

Рис. 13

Фиг. 1—4 — *Cheiracanthus longicostatus* Gross

1а — горизонтальный срез чешуи через нижнюю часть кроны. Шлиф 485. $\times 40$; 1б — тот же уровень кроны той же чешуи. $\times 100$; 1в — увеличенный участок бокового отдела кроны той же чешуи. $\times 200$; 1г — увеличенный участок медиального отдела кроны той же

же чешуи. $\times 200$; 1δ — увеличенный участок центрального отдела той же чешуи (поверхность «эмбриональной чешуи»). $\times 200$. Белоруссия, скв. Богушевск-1, глуб. 371,1 м; 2 — чешуя № 45-1144 в анисовом масле (поверхностный слой кроны, вид сверху). $\times 100$. Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м; 3а — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 452. $\times 100$; 3б — увеличенный участок кроны той же чешуи. $\times 200$. Эстония, р. Городенка, пр. 10; 4а — вертикальный поперечный срез через медиальный отдел чешуи. Шлиф 487. $\times 40$; 4б — увеличенный участок кроны той же чешуи. $\times 200$. Белоруссия, скв. Дрисса-1СТ, глуб. 252,6 м. D₂, эйфель, 1, 4 — средненаровский; 2, 3 — верхненаровский подгоризонт.

Рис. 14

Фиг. 1—5 — *Cheiracanthus longicostatus* Gross

1а — вертикальный поперечный срез через медиальный отдел чешуи. Шлиф 454. $\times 100$; 1б — увеличенный участок бокового отдела шейки той же чешуи. $\times 200$; 1в — увеличенный участок основания той же чешуи. $\times 200$. Литва, скв. Римшенай-331, глуб. 168,0—170,4 м; 2а — чешуя № 45-1120 в анисовом масле (вид сверху). $\times 40$; 2б — увеличенный участок бокового отдела кроны той же чешуи. $\times 100$; 2в — увеличенный участок крайнего заднего отдела кроны той же чешуи. $\times 100$. Белоруссия, скв. Богушевск-1, глуб. 367,8 м; 3а — чешуя № 45-1145 в анисовом масле (вид сверху). $\times 40$; 3б — увеличенный участок заднего отдела кроны той же чешуи. $\times 100$; 3в — увеличенный участок кроны той же чешуи. $\times 100$; 3г — поверхностный слой того же увеличенного участка. $\times 100$. Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м; 4 — участок вертикального продольного среза чешуи. Шлиф 453. $\times 100$. Эстония, р. Городенка, пр. 10; 5а — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 489. $\times 40$; 5б — увеличенный участок переднего отдела кроны той же чешуи. $\times 200$. Белоруссия, скв. Эйвидовичи-328, глуб. 219,7 м. D₂, эйфель, 1—4 — верхненаровский подгоризонт; 5 — верхняя часть средненаровского подгоризонта.

Рис. 15

Фиг. 1—7 — *Cheiracanthus brevicostatus* Gross

1 — вертикальный поперечный срез через крону чешуи. Шлиф 557. $\times 100$; 2а — вертикальный поперечный срез через медиальный отдел чешуи. Шлиф 555. $\times 40$; 2б — увеличенный участок центрального отдела шейки той же чешуи. $\times 100$. Литва, скв. Бяржай-185, глуб. 206 м; 3а — горизонтальный срез через крону чешуи. Шлиф 553. $\times 40$; 3б — увеличенный участок заднего медиального отдела кроны той же чешуи. $\times 200$. Литва, скв. Буткунай-241, глуб. 284,1 м; 4а — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 480. $\times 100$; 4б — увеличенный участок основания под «эмбриональной чешуей» той же чешуи. $\times 200$. Литва, скв. Ликенай-398, глуб. 297,4 м; 5 — вертикальный продольный срез через медиальный отдел чешуи. Шлиф 558. $\times 100$; 6а — горизонтальный срез чешуи на уровне шейки. Шлиф 554. $\times 40$; 6б — увеличенный участок заднего отдела шейки той же чешуи. $\times 100$. Литва, скв. Бяржай-185, глуб. 206 м; 7а — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 552. $\times 100$; 7б — увеличенный участок шейки и кроны той же чешуи. $\times 200$. Литва, скв. Свядасай-252, глуб. 226,7 м. D₂, эйфель, 1, 2, 5, 6 — верхненаровский подгоризонт; 3, 4, 7 — верхи средненаровского подгоризонта.

Фиг. 8 — *Diplacanthus? carinatus* Gross

Чешуя № 45-1126 в анисовом масле, крона. $\times 100$. Латвия, скв. Даугавпилс-42, глуб. 206 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Рис. 16

Фиг. 1—19 — *Cheiracanthus talimae* sp. nov. Морфологическая изменчивость чешуй. $\times 40$. Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Рис. 17

Фиг. 1—7 — *Cheiracanthus talimae* sp. nov.

1а — чешуя № 45-1122 в анисовом масле (крона, вид сверху). $\times 40$; 1б — увеличенный участок переднего отдела кроны той же чешуи. $\times 100$; 1в — увеличенный участок более поверхностного слоя центрального отдела кроны той же чешуи. $\times 100$. Литва, скв. Каниюкай-261, глуб. 204,6 м; 2а — чешуя № 45-1123 в анисовом масле (вид сверху). $\times 40$; 2б — левый увеличенный участок переднего отдела кроны той же чешуи. $\times 100$; 2в — поверхностный слой правого увеличенного участка кроны той же чешуи. $\times 100$. Литва, скв. Шабалдаускай-258, глуб. 184,9—185,1 м; 3а — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 517. $\times 40$; 3б — увеличенный участок шейки и кроны

той же чешуи. $\times 100$; 4 — горизонтальный срез через шейку чешуи. Шлиф 515. $\times 100$. Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м; 5а — чешуя № 45-1114 в анисовом масле (вид сверху). $\times 40$; 5б — увеличенный участок заднего отдела кроны той же чешуи. $\times 200$; 5в — увеличенный участок бокового отдела кроны той же чешуи. $\times 200$; 6 — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 518. $\times 100$. Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м; 7а — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 519. $\times 40$; 7б — увеличенный участок кроны той же чешуи. $\times 100$; 7в — увеличенный участок основания той же чешуи. $\times 100$. Литва, скв. Шабалдауской-258, глуб. 184,9—185,1 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Рис. 18

Фиг. 1—11 — *Cheiracanthus crassus* sp. nov. Морфологическая изменчивость чешуй. $\times 40$. Эстония, скв. Холдре-2, глуб. 186,9 м. D₂, эйфель, нижненаровский подгоризонт.

Рис. 19

Фиг. 1—3 — *Cheiracanthus crassus* sp. nov.
1 — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 586. $\times 100$; 2 — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 587. $\times 100$. Эстония, скв. Холдре-2, глуб. 212,3 м; 3 — вертикальный продольный срез через крону чешуи. Шлиф 592. $\times 100$. Латвия, скв. Стренчи-8, глуб. 231 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 4, 6 — *Cheiracanthus*? sp.

4 — горизонтальный срез через крону чешуи. Шлиф 594. $\times 100$. Латвия, скв. Элерне-17, глуб. 219,3 м; 6 — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 593. $\times 100$. Латвия, скв. Валдемарпилс-16, глуб. 173,1 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 5 — *Rhadinacanthus balticus*? Gross

5а — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 597. $\times 40$; 5б — увеличенный участок кроны той же чешуи. $\times 100$. Латвия, скв. Даугавпилс-42, глуб. 205,8 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Рис. 20

Фиг. 1—5 — *Cheiracanthus intricatus* sp. nov.

1а — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 545. $\times 40$; 1б — увеличенный участок шейки и кроны той же чешуи. $\times 100$; 2а — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 544. $\times 40$; 2б — увеличенный участок шейки и кроны той же чешуи. $\times 100$. Калининградская обл., скв. Дворики-2, глуб. 1009,2 м; 3а — горизонтальный срез через крону чешуи. Шлиф 537. $\times 40$; 3б — увеличенный участок переднего отдела кроны той же чешуи. $\times 100$. Литва, скв. Ликенай-398, глуб. 297,4 м; 4а — чешуя № 45-1148 в анисовом масле (вид сверху, более глубокий уровень кроны). $\times 100$; 4б — более поверхностный уровень кроны той же чешуи. $\times 100$. Калининградская обл., скв. Дворики-2, глуб. 987,2 м; 5а — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 543. $\times 40$; 5б — увеличенный участок шейки и кроны той же чешуи. $\times 100$; 5в — левый увеличенный участок основания той же чешуи. $\times 100$; 5г — увеличенный участок центрального отдела основания той же чешуи. $\times 100$. Калининградская обл., скв. Дворики-2, глуб. 1009,2 м. D₂, эйфель, 1, 2, 5 — верхненаровский подгоризонт; 3 — верхняя часть средненаровского подгоризонта; 4 — арукюлаский горизонт.

Рис. 21

Фиг. 1—2 — *Cheiracanthus intricatus* sp. nov.

1а — горизонтальный срез через нижний отдел кроны. Шлиф 551. $\times 40$; 1б — увеличенный участок заднего медиального отдела кроны той же чешуи. $\times 100$; 1в — более поверхностный уровень того же участка. $\times 100$; 2а — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 546. $\times 40$; 2б — увеличенный участок шейки той же чешуи. $\times 100$; 2в — увеличенный участок центрального отдела шейки и основания той же чешуи. $\times 100$. Калининградская обл., скв. Дворики-2, глуб. 1009,2 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 3—5 — *Acanthodes*? sp. B

Вертикальные продольные срезы чешуй: 3 — шлиф 585. $\times 100$. Эстония, скв. Холдре-2, глуб. 191,3 м; 4 — шлиф 582. $\times 100$. Латвия, скв. Элерне-17, глуб. 273 м; 5а — шлиф 580. $\times 40$; 5б — увеличенный участок шейки и кроны той же чешуи. $\times 100$. Латвия, скв. Стренчи-8, глуб. 209,3 м. D₂, эйфель, средненаровский подгоризонт.

Фиг. 6 — *Acanthodes*? sp. A

6 а — горизонтальный срез через крону чешуи. Шлиф 612. $\times 40$; 6 б — увеличенный участок переднего отдела кроны той же чешуи. $\times 100$. Латвия, скв. Стренчи-8, глуб. 90,6 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Рис. 22

Фиг. 1—4, 6 — *Markacanthus costulatus* gen. et sp. nov.

1 — чешуя № 45-1147 в анисовом масле (крона, вид сверху). $\times 100$; 2 а — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 571. $\times 40$; 2 б — увеличенный участок шейки и кроны той же чешуи. $\times 100$; 3 а — горизонтальный срез через нижний отдел кроны. Шлиф 568. $\times 40$; 3 б — увеличенный участок центрального отдела кроны той же чешуи. $\times 100$; 4 а — вертикальный продольный (несколько косо направленный) срез чешуи. Шлиф 567. $\times 40$; 4 б — увеличенный участок шейки и кроны той же чешуи; 6 а — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 576. $\times 40$; 6 б — увеличенный участок шейки той же чешуи. $\times 100$. Калининградская обл., скв. Дворики-2; 1—4 — глуб. 1028,9 м; 6 — глуб. 1028,1 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 5 — *Rhadinacanthus balticus?* Gross

5 а — горизонтальный срез через крону чешуи. Шлиф 570. $\times 40$; 5 б — увеличенный участок переднего отдела кроны той же чешуи. $\times 100$. Калининградская обл., скв. Дворики-2, глуб. 1028,8 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Рис. 23

Фиг. 1—3 — *Markacanthus costulatus* gen. et sp. nov.

1 — горизонтальный срез через крону чешуи. Шлиф 577. $\times 100$; 2 — чешуя № 45-1115 в анисовом масле (крона, вид сверху). $\times 40$. Калининградская обл., скв. Дворики-2, глуб. 1028,1 м; 3 а — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 572. $\times 40$; 3 б — увеличенный участок кроны и верхней части основания той же чешуи. $\times 100$. Калининградская обл., скв. Дворики-2, глуб. 1028,9 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 4—5 — *Cheiracanthus crassus* sp. nov.

4 а — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 589. $\times 40$; 4 б — увеличенный участок центрального отдела шейки и кроны той же чешуи. $\times 100$; 4 в — увеличенный участок поверхностного слоя кроны той же чешуи. $\times 100$. Эстония, скв. Луутнику-451, глуб. 353,5 м; 5 — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 595. $\times 100$. Латвия, скв. Даугавпилс-42, глуб. 205,8 м. D₂, эйфель, 4 — средненаровский подгоризонт; 5 — верхненаровский подгоризонт.

Рис. 24

Фиг. 1—5 — *Acanthodes?* sp. C

1 а — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 628. $\times 40$; 1 б — увеличенный участок шейки той же чешуи. $\times 100$; 2 а — чешуя № 45-1118 в анисовом масле (вид снизу). $\times 40$; 2 б — увеличенный участок бокового отдела кроны той же чешуи. $\times 100$; 2 в — увеличенный участок заднего медиального отдела кроны той же чешуи. $\times 200$; 3 — горизонтальный срез через крону чешуи. Шлиф 620. $\times 40$; 4 — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 626. $\times 40$; 5 а — чешуя № 45-1119 в анисовом масле (крона, вид сверху). $\times 40$; 5 б — увеличенный участок заднего медиального отдела кроны той же чешуи. $\times 200$; 5 в — увеличенный участок бокового отдела кроны той же чешуи (более поверхностный слой). $\times 200$. 1, 4 — Латвия, скв. Малта-105, глуб. 406,5 м; 2, 3, 5 — Латвия, скв. Лудза-15, глуб. 430,8—431,6 м. D₂, эйфель, резекненский горизонт.

Рис. 25

Фиг. 1 — *Acanthodes?* sp. C

Вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 264. $\times 40$. Латвия, скв. Лудза-15, глуб. 431,3 м. D₂, эйфель, резекненский горизонт.

Фиг. 2—5 — *Acanthodes?* sp. D

2 а — вертикальный продольный срез чешуи. Шлиф 607. $\times 40$; 2 б — правый увеличенный участок шейки и кроны той же чешуи. $\times 100$; 2 в — левый увеличенный участок шейки и кроны той же чешуи. $\times 100$; 3 а — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 605. $\times 40$; 3 б — увеличенный участок центрального отдела шейки и кроны той же чешуи. $\times 100$; 3 в — увеличенный боковой участок шейки и кроны той же чешуи. $\times 100$; 4 а — чешуя № 45-1121 в анисовом масле (крона, вид сверху). $\times 40$; 4 б — увеличенный участок заднего отдела кроны той же чешуи. $\times 200$. Белоруссия, скв. Богушевск-1, глуб. 367,8 м; 5 — вертикальный поперечный срез чешуи. Шлиф 606. $\times 100$. 2, 3, 5 — Литва, скв. Мядинкай-126, глуб. 368,5 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

ПОЯСНЕНИЯ К ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИМ
ТАБЛИЦАМ I—XIV

Таблица I

Фиг. 1—5 — *Diplacanthus? carinatus* Gross

1 — крупная чешуя № 45-1075, вид сверху. Литва, скв. Свядасай-252, глуб. 212,5 м; 2 — чешуя № 45-1074, вид сверху (а) и снизу (б); 3 — мелкая чешуя № 45-1127, вид сверху; 4 — мелкая чешуя № 45-1077, вид сверху (а) и сбоку (б). Латвия, скв. Даугавпилс-42, глуб. 205,8 м; 5 — крупная чешуя № 45-1076, вид сверху. 2, 3, 5 — Литва, скв. Шаравай-427, глуб. 308,8 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 6—7 — *Diplacanthus? sp.*

Чешуи, вид сверху. 6 — № 45-1128. Ленинградская обл., р. Луга, обн. 11, проба (пр.) 103; 7 — № 45-1078. Ленинградская обл., р. Долгая, обн. 23, пр. 144. D₂, эйфель, средненаровский подгоризонт.

Фиг. 8 — *Cheiracanthus? sp.*

Чешуя № 45-1079, вид сверху. Ленинградская обл., р. Луга, обн. 11, пр. 103. D₂, эйфель, верхи средненаровского подгоризонта.

Фиг. 9—13 — *Nostolepis kernavensis sp. nov.*

9 — мелкая чешуя № 45-1129, вид сверху; 10 — мелкая чешуя № 45-1072, вид сверху (а) и сбоку (б). Литва, скв. Шаравай-427, глуб. 308,4 м; 11 — крупная чешуя № 45-1071, ориентированная передним краем вниз, вид сверху. Голотип. 9, 11 — Литва, скв. Шаравай-427, глуб. 309,4 м; 12 — крупная старая чешуя № 45-1130, вид сверху. Белоруссия, скв. Эйвидовичи-328, глуб. 162,3 м; 13 — крупная старая чешуя № 45-1073, вид сверху. Ленинградская обл., р. Луга, обн. 17, пр. 125. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт. Во всех случаях ×40.

Таблица II

Фиг. 1—10 — *Cheiracanthus longicostatus* Gross

1 — старая крупная чешуя № 45-1084, вид сверху (а) и снизу (б); 2 — старая крупная чешуя № 45-1080, вид сверху (а) и сбоку (б). Эстония, р. Городенка: 1 — обн. 6, пр. 12; 2 — обн. 5, пр. 7; 3, 5 — мелкие чешуи № 45-1131 и 45-1082, вид сверху. Ленинградская обл., р. Луга, обн. 11, пр. 104; 4 — чешуя № 45-1132, вид сверху (а) и сбоку (б). Литва, скв. Решутине-321, глуб. 208,2 м; 6 — крупная чешуя № 45-1081, ориентированная передним краем вниз, вид сверху (а) и сбоку (б). Литва, скв. Серапинишкес-329, глуб. 240,7 м; 7 — мелкая старая чешуя № 45-1083, вид сверху. Белоруссия, скв. Заскорки-2, глуб. 249,8 м; 8 — мелкая чешуя № 45-1132, вид сверху; 9 — мелкая чешуя № 45-1133, вид сверху; 10 — чешуя № 45-1085, вид сверху, Литва, скв. Шаравай-427; 8 — глуб. 322; 9 — 307,8; 10 — 308,2 м. 1—2 и 9—10 — D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт; 3—8 — средненаровский подгоризонт.

Фиг. 11—15 — *Cheiracanthus brevicostatus* Gross

Чешуи, вид сверху: 11 — № 45-1105. Ленинградская обл., р. Луга, обн. 11, пр. 104; 12 — № 45-1107. Литва, скв. Паровей-9, глуб. 265,3—265,6 м; 13 — № 45-1106. Литва, скв. Решутине-321, глуб. 208,2 м; 14 — № 45-1104. Ленинградская обл., р. Луга, обн. 19, пр. 132; 15 — № 45-1134. Литва, скв. Кряянава-7, глуб. 278 м. 11, 13 — D₂, эйфель, верхи средненаровского подгоризонта; 12, 14, 15 — верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 16—19 — *Markacanthus costulatus gen. et sp. nov.*

Чешуи, вид сверху: 16 — № 45-1102; 17 — № 45-1135; 18 — голотип, № 45-1103. Белоруссия, скв. Орша-2, глуб. 323,7—328,1 м; 19 — № 45-1101. Литва, скв. Шаравай-427; 16 — глуб. 309,4; 17 — 308,8; 19 — 308,8. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт. Во всех случаях ×40.

Таблица III

Фиг. 1—4 — *Diplacanthus? carinatus* Gross

Чешуи, вид сверху: 1 — № 45-1151. Калининградская обл., скв. Дворики-2, глуб. 1009,2 м; 2 — № 45-1152. Литва, скв. Каниюкай-261, глуб. 204,25 м; 3 — № 45-1153, вид

сверху (а) и сбоку (б); 4 — № 45-1154. Калининградская обл., скв. Дворики-2, глуб. 1009,2 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 5 — *Cheiracanthus?* sp.

Чешуя № 45-1155, вид сверху. Ленинградская обл., р. Лемовжа, обн. 10, пр. 101. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 6—8 — *Acanthodes?* sp. B

6 — старая крупная чешуя № 45-1156, вид сверху (а) и сбоку (б). Калининградская обл., скв. Дворики-2, глуб. 1059,2 м; 7 — чешуя № 45-1099, вид сбоку. Ленинградская обл., р. Луга, обн. 11, пр. 103; 8 — чешуя № 45-1157, вид сверху. Литва, скв. Грибенай-290, глуб. 118,3 м. D₂, эйфель, верхняя часть средненаровского подгоризонта.

Фиг. 9—12 — *Cheiracanthus talimae* sp. nov.

9 — старая крупная чешуя № 45-1158, вид сверху; 10 — чешуя № 45-1086, вид сверху (а) и снизу (б). Латвия, скв. Даугавпилс-42, глуб. 205,8 м; 11 — мелкая чешуя № 45-1159, ориентированная передним краем вниз, вид сверху; 12 — голотип, чешуя № 45-1160, вид сверху (а) и сбоку (б); 9, 11, 12 — Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 13—14 — *Cheiracanthoides prorgius* sp. nov.

13 — чешуя № 45-1161, вид сверху (а) и сбоку (б). Литва, скв. Канюкай-261, глуб. 204,25 м; 14 — чешуя № 45-1162, вид сверху. Литва, скв. Шаравай-427, глуб. 307,75 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 15—16 — *Minioracanthus laevis* gen. et sp. nov.

15 — чешуя № 45-1163, вид сверху; 16 — чешуя № 45-1164, вид сверху (а) и снизу (б). Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 17 — *Nostolepis kernavensis* sp. nov.

Мелкая чешуя № 45-1165, вид сверху. Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 18 — *Acanthodii* indet.

Чешуя № 45-1166, вид сверху. Ленинградская обл., р. Луга, обн. 21, пр. 137. D₂, эйфель, верхи средненаровского подгоризонта.

Фиг. 19 — *Cheiracanthoides gomptus* Wells *estonica* Valint.

Чешуя № 45-1108, вид сверху. Эстония, р. Нарва, пр. 51. D₂, эйфель, нижненаровский подгоризонт. Во всех случаях $\times 40$.

Таблица IV

Фиг. 1—3 — *Rhadinacanthus balticus?* Gross
Чешуи, вид сверху: 1 — № 45-1089. Литва, скв. Шаравай-427, глуб. 308 м; 2 — № 45-1087. Литва, скв. Решутине-321, глуб. 205,1 м; 3 — № 45-1088. Эстония, р. Горденка, пр. 8. D₂, эйфель, 1, 3 — верхненаровский подгоризонт; 2 — верхи средненаровского подгоризонта.

Фиг. 4—5 — *Cheiracanthus intricatus* sp. nov.

4 — чешуя № 45-1090, вид сверху (а) и сбоку (б). Литва, скв. Шаравай-427, глуб. 308,2 м; 5 — голотип, чешуя № 45-1167, вид сверху. Калининградская обл., скв. Дворики-2, глуб. 1009,2 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 6 — *Acanthodes?* sp. A

Чешуя № 45-1168. Литва, скв. Буткунай-241, глуб. 260,6 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 7 — *Acanthodes?* sp. C

Чешуя № 45-1096, вид сверху. Латвия, скв. Лудза-15, глуб. 398,8 м. D₂, эйфель, нижненаровский подгоризонт.

Фиг. 8—9 — *Acanthodes?* sp. D

8 — старая чешуя № 45-1097, ориентированная передним краем вниз, вид сверху. Эстония, р. Боровия, пр. 37; 9 — чешуя № 45-1169, вид сверху. Белоруссия, скв. Козяны-333, глуб. 139,4 м. D₂, эйфель, верхи средненаровского подгоризонта.

Фиг. 10—11 — *Cheiracanthus longicostatus* Gross

Чешуи, вид сверху: 10 — № 45-1170. Литва, скв. Грибенай-290, глуб. 118,3 м; 11 — № 45-1171. Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 12—16 — *Ptychodictyon rimosum* Gross

Чешуи, вид сверху: 12 — № 45-1095. Литва, скв. Крякянава-7, глуб. 278 м; 13 — № 45-1093. Литва, скв. Шаравай-427, глуб. 321,9 м; 14 — № 45-1172. Эстония, р. Горденка, обн. 6, пр. 19; 15 — № 45-1173. Литва, скв. Паровея-9, глуб. 265,3—265,6 м; 16 — № 45-1094. Литва, скв. Крякянава-7, глуб. 278 м. (Чешуи на фиг. 12—14 ориентированы передним краем вниз.) 12 и 14—16 — D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт; 13 — верхи средненаровского подгоризонта.

Фиг. 17—19 — *Ptychodictyon sulcatum* Gross

17 — чешуя № 45-1091, ориентированная передним краем вниз, вид сверху. Латвия, скв. Даугавпилс-42, глуб. 205,8 м; 18 — чешуя № 45-1174, вид сверху. Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м; 19 — чешуя № 45-1092, вид сверху. Литва, скв. Шаравай-427, глуб. 307,8 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт. Во всех случаях ×40.

Таблица V

Фиг. 1—5 — *Laliacanthus singularis* Karatajūtė-Talimaa

1 — чешуя № 45-1136, ориентированная передним краем вниз, вид сверху (а) и сбоку (б); 2—3 — чешуи, ориентированные передним краем вниз, вид сверху: 2 — № 45-1027. Белоруссия, скв. 1 ПНПЗ (Полоцк), глуб. 305—308 м; 3 — № 45-1028. Белоруссия, скв. Лиозно-1, глуб. 418,5 м; 4 — чешуя № 45-1137, вид сверху (а) и снизу (б); 5 — старая чешуя № 45-1138, вид сверху. 1, 4, 5 — Белоруссия, скв. Почтари-1, глуб. 295,6—298,2 м.

Фиг. 6 — *Cheiracanthoides* sp.

Чешуя № 45-1026, вид сверху. Белоруссия, скв. Почтари-1, глуб. 295,6—298,2 м. (б). Латвия, скв. Лудза-15, глуб. 430,8 м.

Чешуя № 45-1139, ориентированная передним краем вниз, вид сверху (а) и сбоку (б). Латвия, скв. Лудза-15, глуб. 430,8 м.

Фиг. 8 — *Acanthodii* indet.

Чешуя № 45-1140, вид сверху. Белоруссия, скв. Вильчицы-1, глуб. 344,5 м. D₂, эйфель, резекненский горизонт. Во всех случаях ×40.

Таблица VI

Фиг. 1—2 — *Cheiracanthus* sp. nov. 1

1 — чешуя № 45-1022, вид сверху; 2 — чешуя № 45-1024, ориентированная передним краем вниз, вид сверху (а) и сбоку (б). Латвия, скв. Лудза-15, глуб. 431,3 м.

Фиг. 3—4 — *Cheiracanthus crassus* sp. nov.

3 — чешуя № 45-1021, вид сверху. Белоруссия, скв. Вильчицы-1, глуб. 344,5 м; 4 — чешуя № 45-1141, ориентированная передним краем вниз, вид сверху. Белоруссия, скв. Лиозно-1, глуб. 488,9 м.

Фиг. 5—6 — *Cheiracanthus* sp.

Чешуи, вид сверху: 5 — № 45-1142. Латвия, скв. Лудза-15, глуб. 431,3 м; 6 — № 45-1020. Белоруссия, скв. Купчели-325, глуб. 275,9 м.

Фиг. 7 — *Diplacanthus?* sp. nov. 1

Крупная чешуя № 45-1025, вид сверху (а) и снизу (б). Латвия, скв. Берзини-33, глуб. 409,8 м.

Фиг. 8—9 — *Ectopacanthus* cf. *cristiformis* Valiukevičius

8 — крупная чешуя № 45-1023, вид сверху (а) и сбоку (б). Латвия, скв. Берзини-33, глуб. 409,8 м; 9 — чешуя № 45-1029, вид сверху. Белоруссия, скв. Купчели-325, глуб. 274 м. D₂, эйфель, резекненский горизонт. Во всех случаях ×40.

Таблица VII

Фиг. 1—2 — *Cheiracanthus crassus* sp. nov.

1 — голотип, чешуя № 45-1182, вид сверху (а) и сбоку (б). Белоруссия, скв. Эйвидовичи-328, глуб. 219,3 м; 2 — чешуя № 45-1187, вид сверху. Белоруссия, скв. Купчели-325, глуб. 275,9 м. 1 — D₂, эйфель, нижненаровский подгоризонт; 2 — резекненский горизонт.

Фиг. 3—5 — *Acanthodes?* sp. B

3 — чешуя № 45-1188, вид сверху (а), сбоку (б) и снизу (в). Ленинградская обл., р. Долгая, обн. 23, пр. 144; 4 — чешуя № 45-1189, вид сбоку. Ленинградская обл.,

р Луга, обн. 11, пр. 103; 5 — чешуя № 45-1190, вид сбоку. Литва, скв. Аштрякальнис-254, глуб. 209,2 м. D₂, эйфель, средненаровский подгоризонт.

Фиг. 6—8 — *Acanthodes?* sp. D

6 — чешуя № 45-1191, вид сверху (а) и снизу (б); 7 — чешуя № 45-1192, вид сбоку. Литва, скв. Решутине-321, глуб. 205 м; 8 — чешуя № 45-1193, вид сверху (а) и сбоку (б). Литва, скв. Шабалдауской-258, глуб. 184,9—185,1 м. 6—7 — D₂, эйфель, средненаровский подгоризонт; 8 — верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 9 — *Acanthodes?* sp. C

Чешуя № 45-1194, вид сверху (просвечиваются концентрические линии роста и дентиновые каналы в заднем отделе кроны). Латвия, скв. Лудза-15, глуб. 430,8 м. D₂, эйфель, резекненский горизонт. Во всех случаях ×40.

Таблица VIII

Фиг. 1—3 — *Cheiracanthoides proprius* sp. nov.

Чешуи, вид сверху: 1 — № 45-1195. Литва, скв. Стакяй-255, глуб. 200,2 м; 2 — голотип, № 45-1196. Литва, скв. Канюкай-261, глуб. 204,6 м; 3 — № 45-1197 сверху (а) и сбоку (б). Эстония, р. Городенка, пр. 11. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 4—5 — *Cheiracanthoides comptus* Wells *estonicus* Valiuk.

Чешуи, вид сверху: 4 — № 45-1198; 5 — № 45-1199. Эстония, обн. Эстонской теплоэлектростанции, т. н. 26/8. D₂, эйфель, нижненаровский подгоризонт.

Фиг. 6 — *Nostolepis kernavensis* sp. nov.

Чешуя № 45-1200, вид сверху. Белоруссия, скв. Орша-2, глуб. 323,7—328,1 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 7—8 — *Cheiracanthus longicostatus* Gross

Чешуи, вид сверху: 7 — № 45-1201. Литва, скв. Канюкай-261, глуб. 204,6 м; 8 — № 45-1202. Белоруссия, скв. Орша-2, глуб. 323,7—328,1 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 9 — *Cheiracanthus talimae* sp. nov.

Чешуя № 45-1203, вид сверху. Латвия, скв. Даугавпилс-42, глуб. 205,8 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 10 — *Rhadinacanthus balticus?* Gross

Чешуя № 45-1204, вид сверху. Латвия, скв. Элерне-17, глуб. 236,3 м. D₂, эйфель, верхняя часть средненаровского подгоризонта. Во всех случаях ×40.

Таблица IX

Фиг. 1—6 — *Cheiracanthus talimae* sp. nov.

1 — чешуя № 45-1205, вид сверху; 2 — чешуя № 45-1206, вид сверху (а), сбоку (б) и снизу (в); 3 — чешуя № 45-1207, вид сверху; 4 — чешуя № 45-1208, вид сверху (а) и сбоку (б); 5 — чешуя № 45-1209, вид сверху; 6 — чешуя № 45-1210, вид сверху. Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 7—9 — *Rhadinacanthus balticus?* Gross

7 — чешуя № 45-1211, вид сверху (а), сбоку (б) и снизу (в). Литва, скв. Решутине-321, глуб. 205,1 м; 8 — чешуя № 45-1212, вид сверху (а) и сбоку (б). Литва, скв. Крякянава-7, глуб. 278 м; 9 — чешуя № 45-1213, вид сверху. Латвия, скв. Элерне-17, глуб. 236,3 м. 7, 9 — верхи средненаровского подгоризонта; 8 — верхненаровский подгоризонт (D₂, эйфель). Во всех случаях ×40.

Таблица X

Фиг. 1—6 — *Cheiracanthus longicostatus* Gross

1 — чешуя № 45-1214, вид сверху (а) и снизу (б). Эстония, р. Городенка, пр. 15; 2 — чешуя № 45-1215, вид сверху (а) и снизу (б); 3 — чешуя № 45-1216, вид сверху; 4 — чешуя № 45-1217, вид сверху; 2—4 — Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м; 5 — чешуя № 45-1218, вид сверху (а), сбоку (б) и снизу (в). Белоруссия, скв. Орша-2, глуб. 323,7—328,1 м; 6 — чешуя № 45-1219, вид сверху. Литва, скв. Канюкай-261, глуб. 204,6 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт. Во всех случаях ×40.

Таблица XI

Фиг. 1—6 — *Cheiracanthus brevicostatus* Gross

1 — чешуя № 45-1220, вид сверху (а), сбоку (б) и снизу (в). Белоруссия, скв. Купчели-325, глуб. 190,4 м; 2 — чешуя № 45-1221, вид сверху; 3 — чешуя № 45-1222, вид сверху (а) и снизу (б); 4 — чешуя № 45-1223, вид сверху. 2—4 — Литва, скв. Решутине-321, глуб. 198,2 м; 5 — чешуя № 45-1224, вид сверху (а), сбоку (б) и снизу (в); 6 — чешуя № 45-1225, вид сверху (а) и сбоку (б). 5—6 — Литва, скв. Решутине-321, глуб. 205,4 м. 1 — D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт; 2—6 — верхняя часть среднеаровского подгоризонта.

Фиг. 7—9 — *Diplacanthus? carinatus* Gross

7 — чешуя № 45-1077, вид сверху (а) и сбоку (б). Латвия, скв. Даугавпилс-42, глуб. 205,8 м; 8 — чешуя № 45-1126, вид сверху. Латвия, скв. Даугавпилс-42, глуб. 206 м; 9 — чешуя № 45-1226, вид сверху. Латвия, скв. Даугавпилс-3, глуб. 224,5 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 10 — *Cheiracanthus longicostatus* Gross

Чешуя № 45-1227, вид сверху. Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт. Во всех случаях ×40.

Таблица XII

Фиг. 1—6 — *Ptychodictyon rimosum* Gross

1 — чешуя № 45-1228, вид сверху (а), сбоку (б) и снизу (в); 2 — чешуя № 45-1229, вид сверху (а), сбоку (б) и снизу (в); 3 — чешуя № 45-1230, вид сверху (а), сбоку (б) и снизу (в). Литва, скв. Решутине-321. 1 — глуб. 205; 2, 3 — глуб. 198,2 м; 4 — чешуя № 45-1231, вид сверху. Эстония, р. Городенка, пр. 16; 5 — чешуя № 45-1232, вид сверху; 6 — чешуя № 45-1233, вид сверху (а), сбоку (б) и снизу (в): 5—6 — Ленинградская обл., р. Лемовжа, обн. 4, пр. 82; 1—3 — D₂, эйфель, верхненаровского подгоризонта; 4—6 — верхненаровский подгоризонт. Во всех случаях ×40.

Таблица XIII

Фиг. 1—4 — *Markacanthus costulatus* gen. et sp. nov.

1 — чешуя № 45-1234, вид сверху (а), сбоку (б) и снизу (в). Литва, скв. Решутине-321, глуб. 198 м; 2 — чешуя № 45-1235, вид сверху. Латвия, скв. Даугавпилс-3, глуб. 224,5 м; 3 — чешуя № 45-1236, вид сверху (а) и сбоку (б). Латвия, скв. Даугавпилс-42, глуб. 206 м; 4 — чешуя № 45-1237, вид сверху (а), сбоку (б) и снизу (в). Литва, скв. Шаравай-427, глуб. 308,4 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 5—8 — *Diplacanthus? carinatus* Gross

5 — чешуя № 45-1238, вид сверху (а) и снизу (б). Латвия, скв. Даугавпилс-42, глуб. 206 м; 6 — чешуя № 45-1239, вид сверху. Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8; 7 — чешуя № 45-1240, вид сверху. Литва, скв. Решутине-321, глуб. 198 м; 8 — чешуя № 45-1241, вид сверху. Белоруссия, скв. Орша-2, глуб. 323,7—328,1 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт. Во всех случаях ×40.

Таблица XIV

Фиг. 1—3 — *Minioracanthus laevis* gen. et sp. nov.

1 — чешуя № 45-1242, вид сверху (а) и снизу (б). Литва, скв. Аштрякальнис-254, глуб. 197,8 м; 2 — чешуя № 45-1112, вид сверху (а) и снизу (б); 3 — голотип, чешуя № 45-1111, вид сверху (а), сбоку (б) и снизу (в). 2, 3 — Литва, скв. Пусне-286, глуб. 179,8 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 4—5 — *Nostolepis kernavensis* sp. nov.

Чешуи, вид сверху: 4 — № 45-1243. Литва, скв. Стакяй-255, глуб. 200,2 м; 5 — № 45-1244. Литва, скв. Вайшноришкес-574, глуб. 155,9 м. D₂, эйфель, верхненаровский подгоризонт.

Фиг. 1—3 — ×60, фиг. 4—5 — ×40.

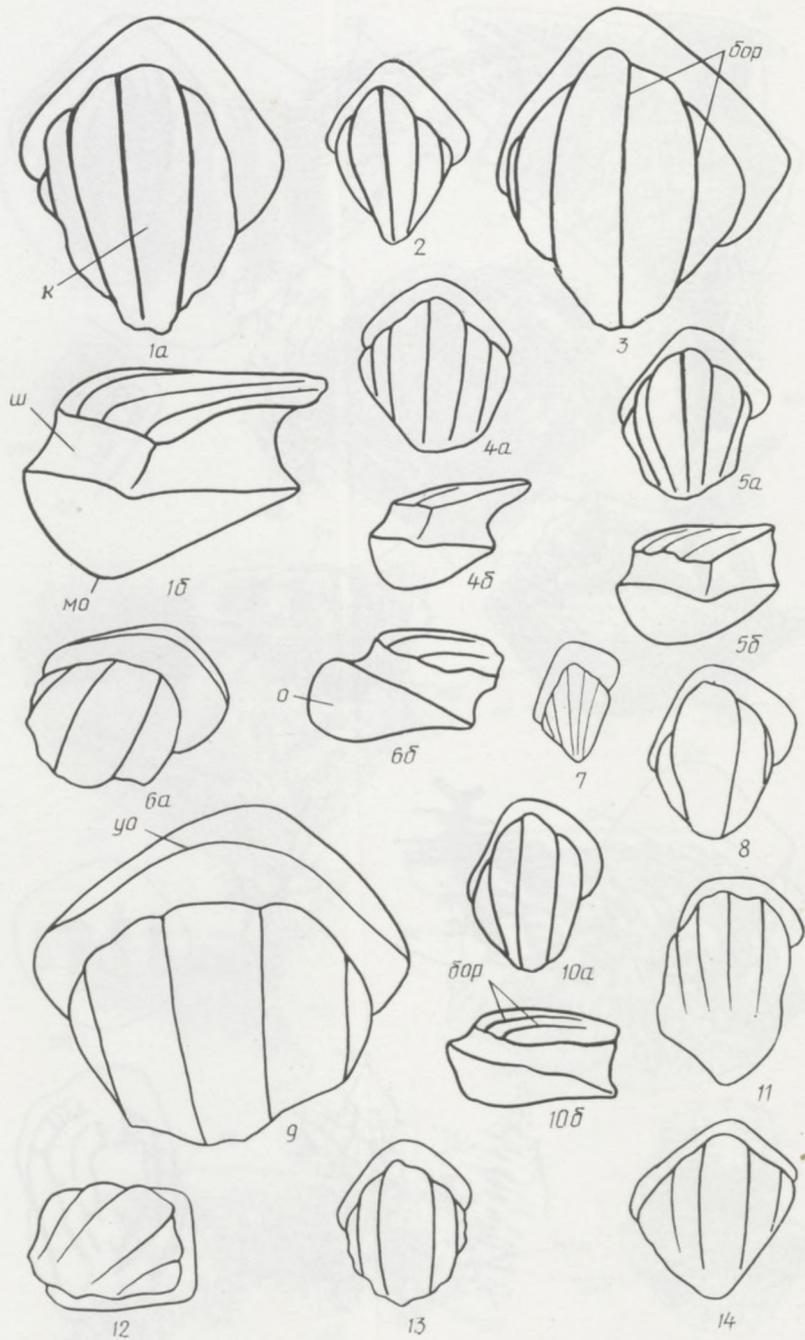


Рис. 1

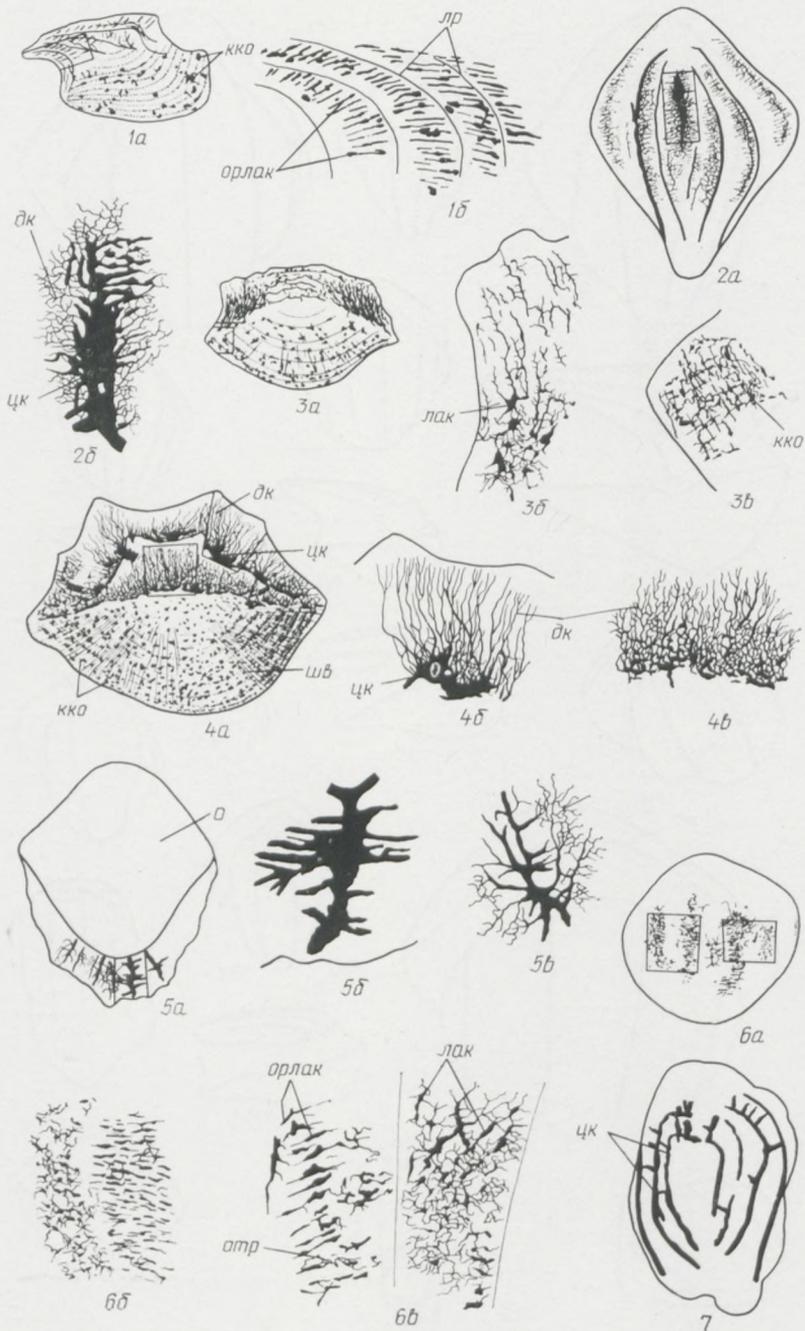


Рис. 2

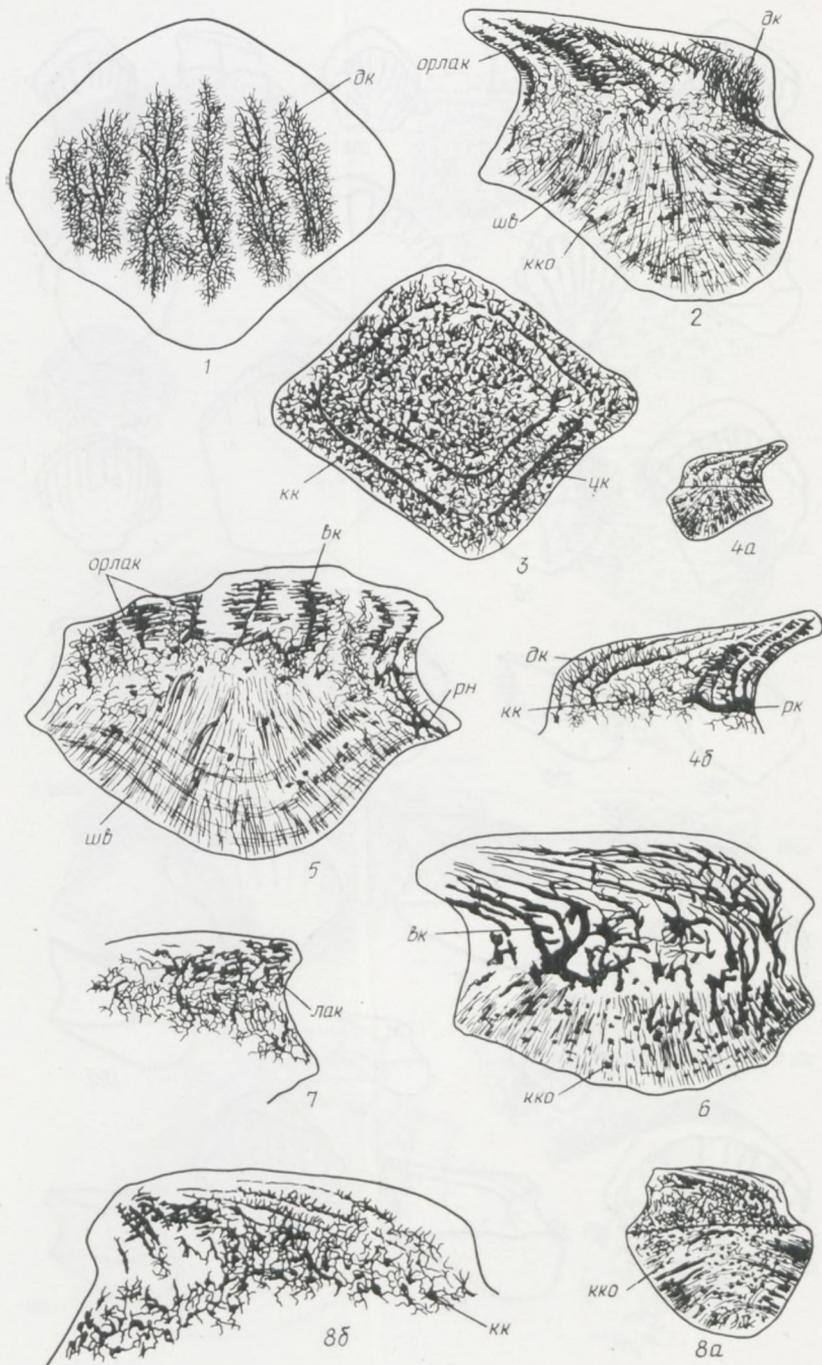


Рис. 3

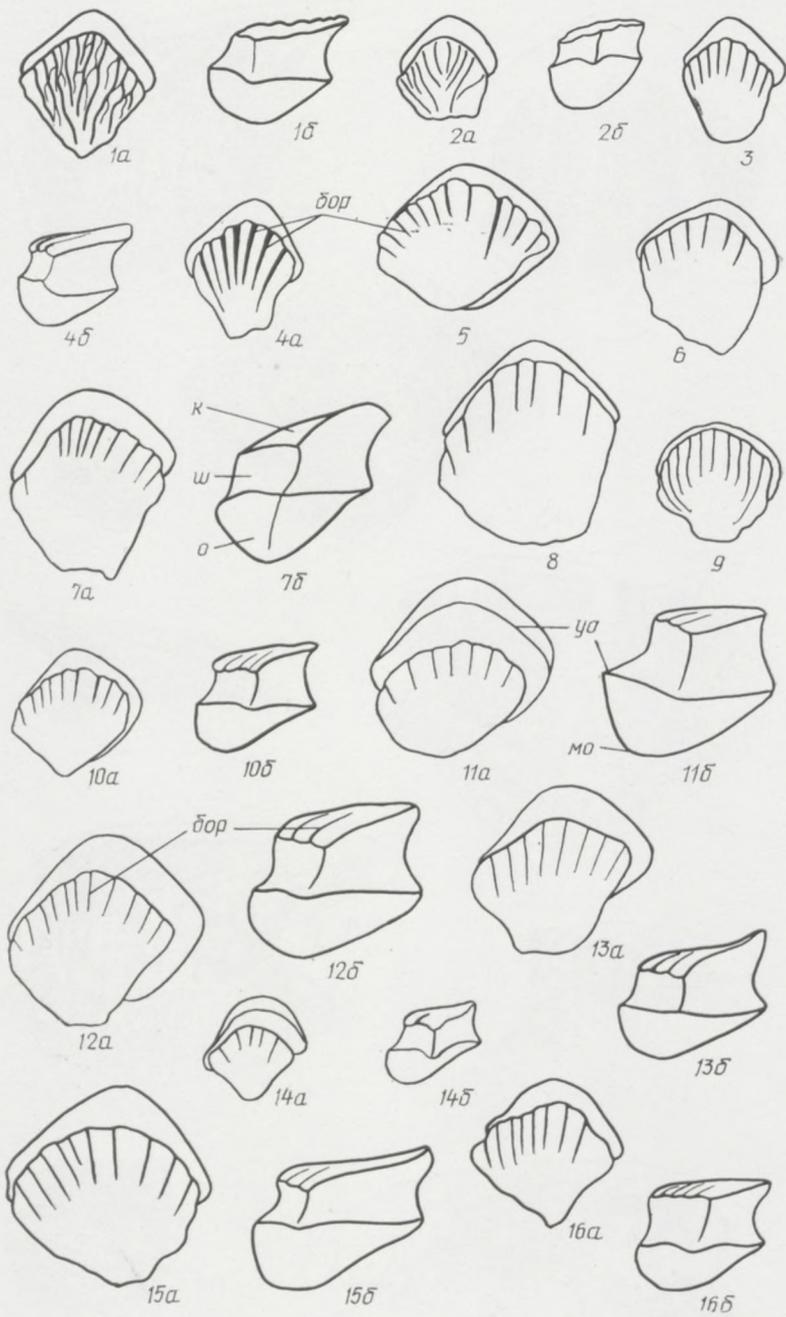


Рис. 4

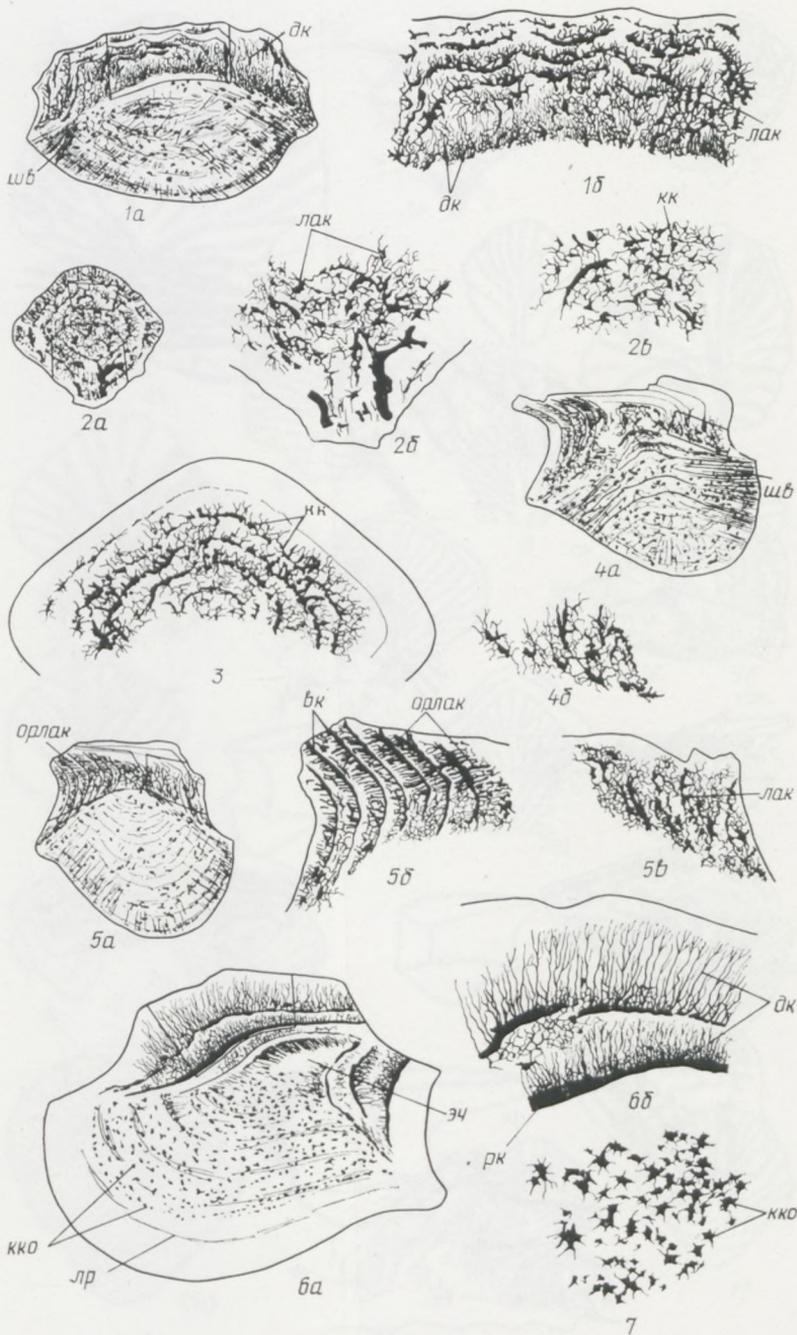


Рис. 5

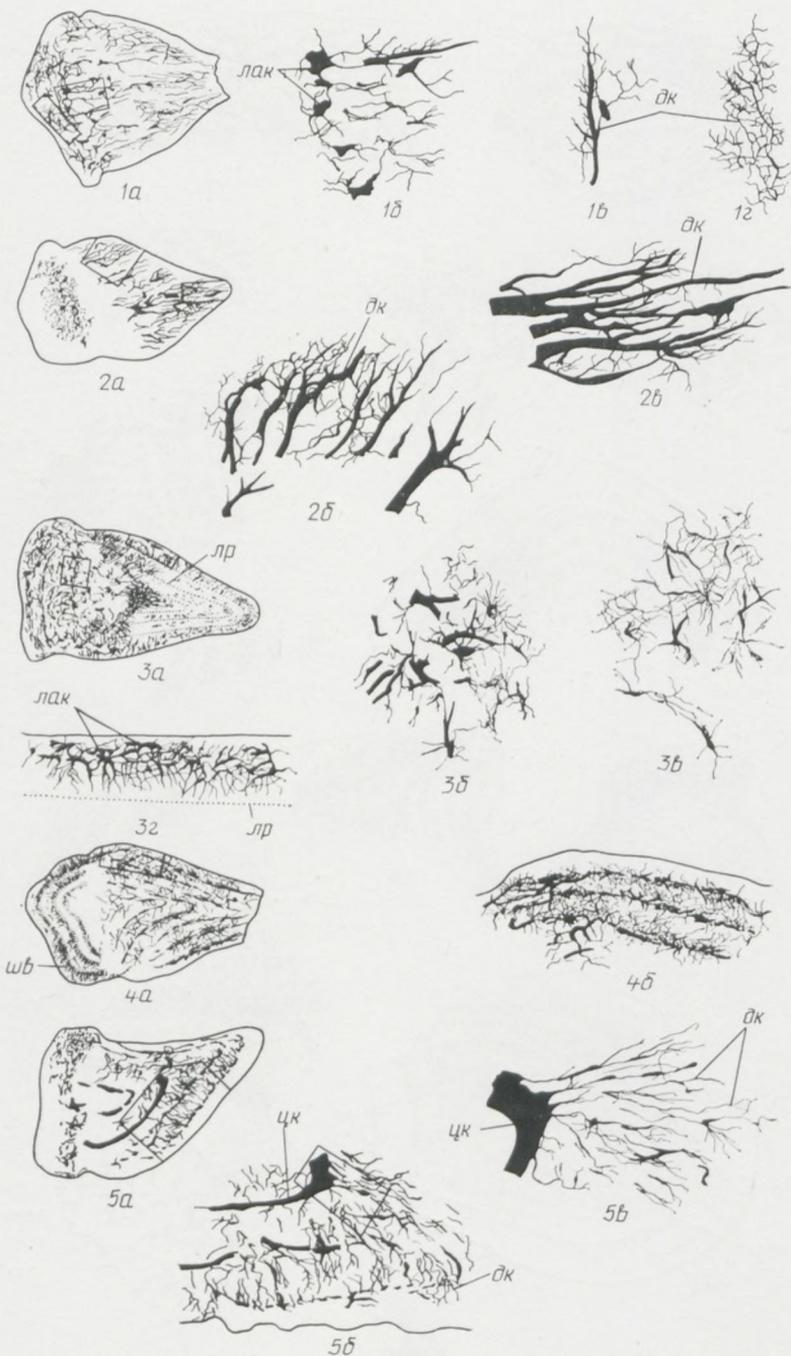


Рис. 6

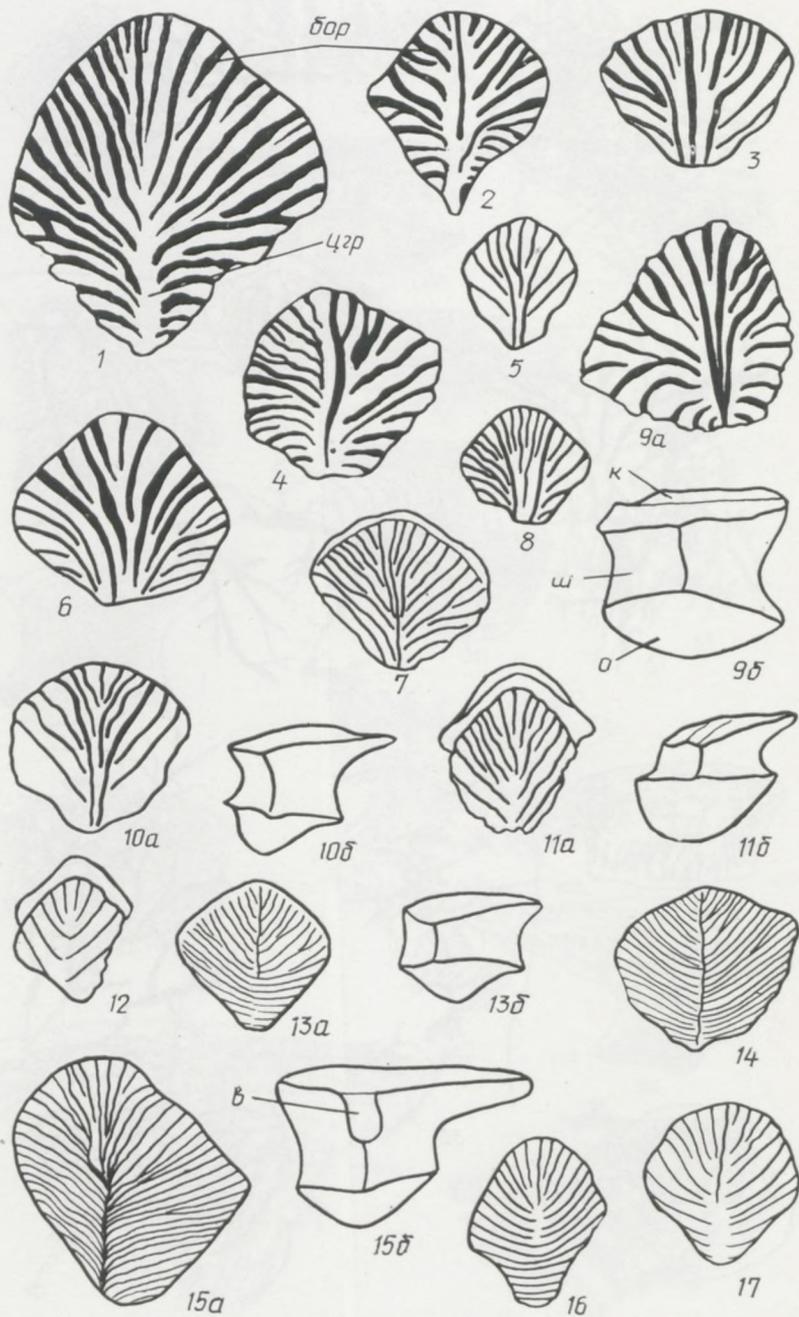


Рис. 7

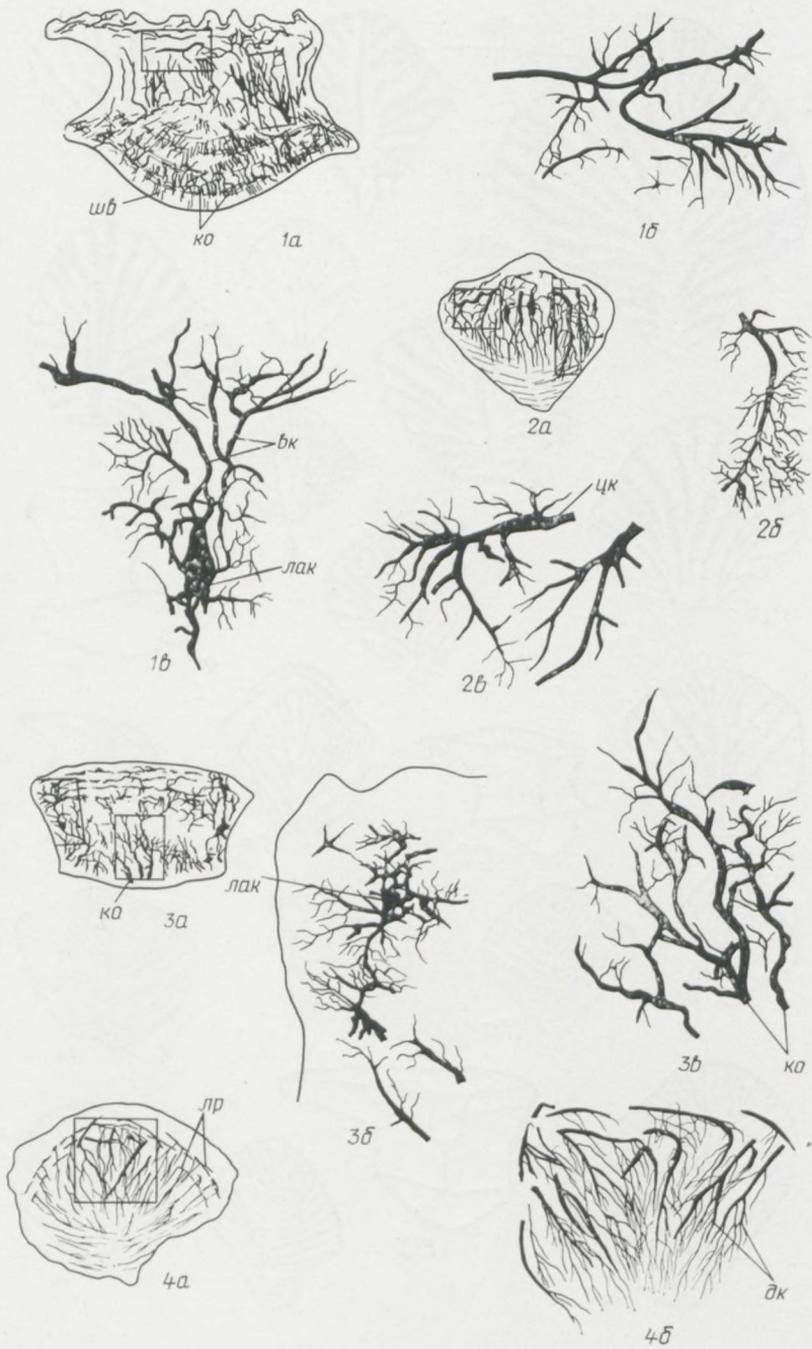


Рис. 8

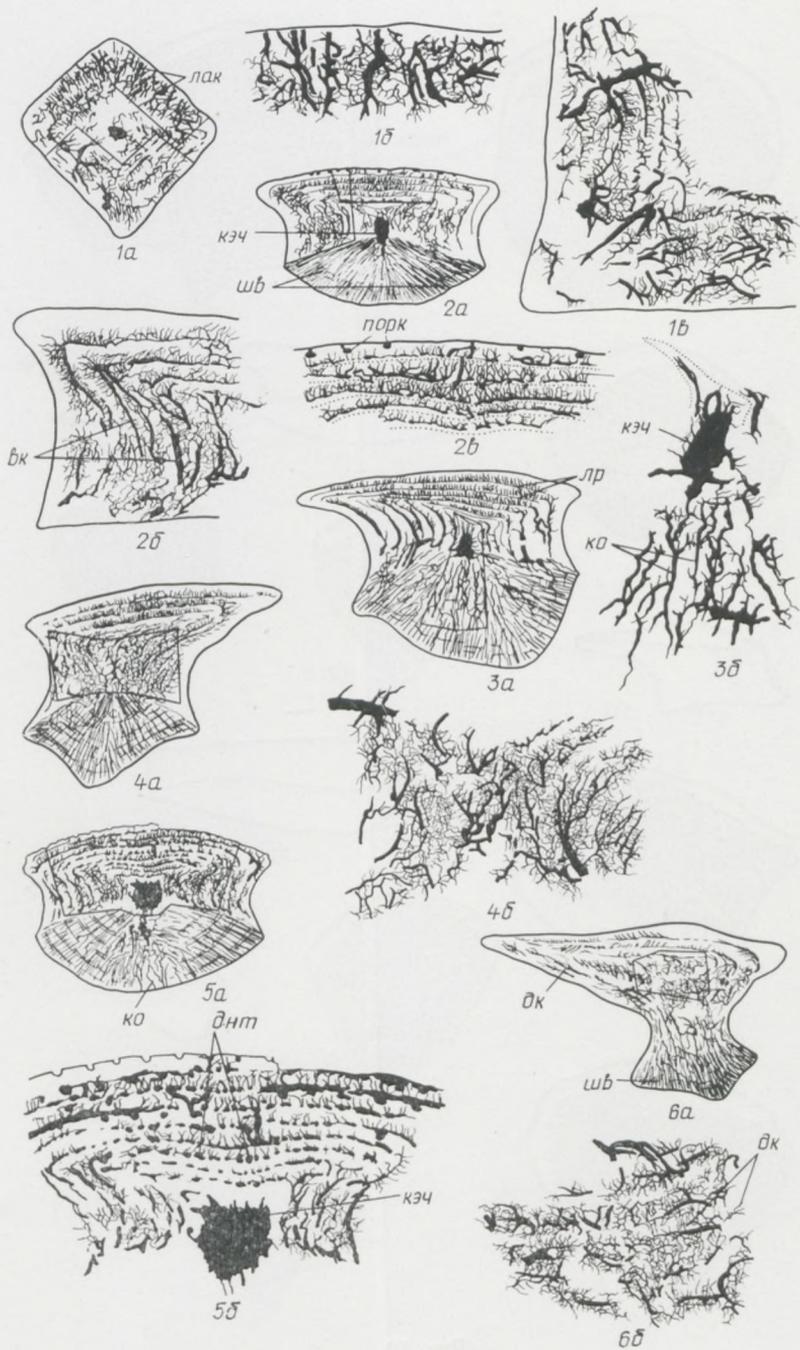


Рис. 9

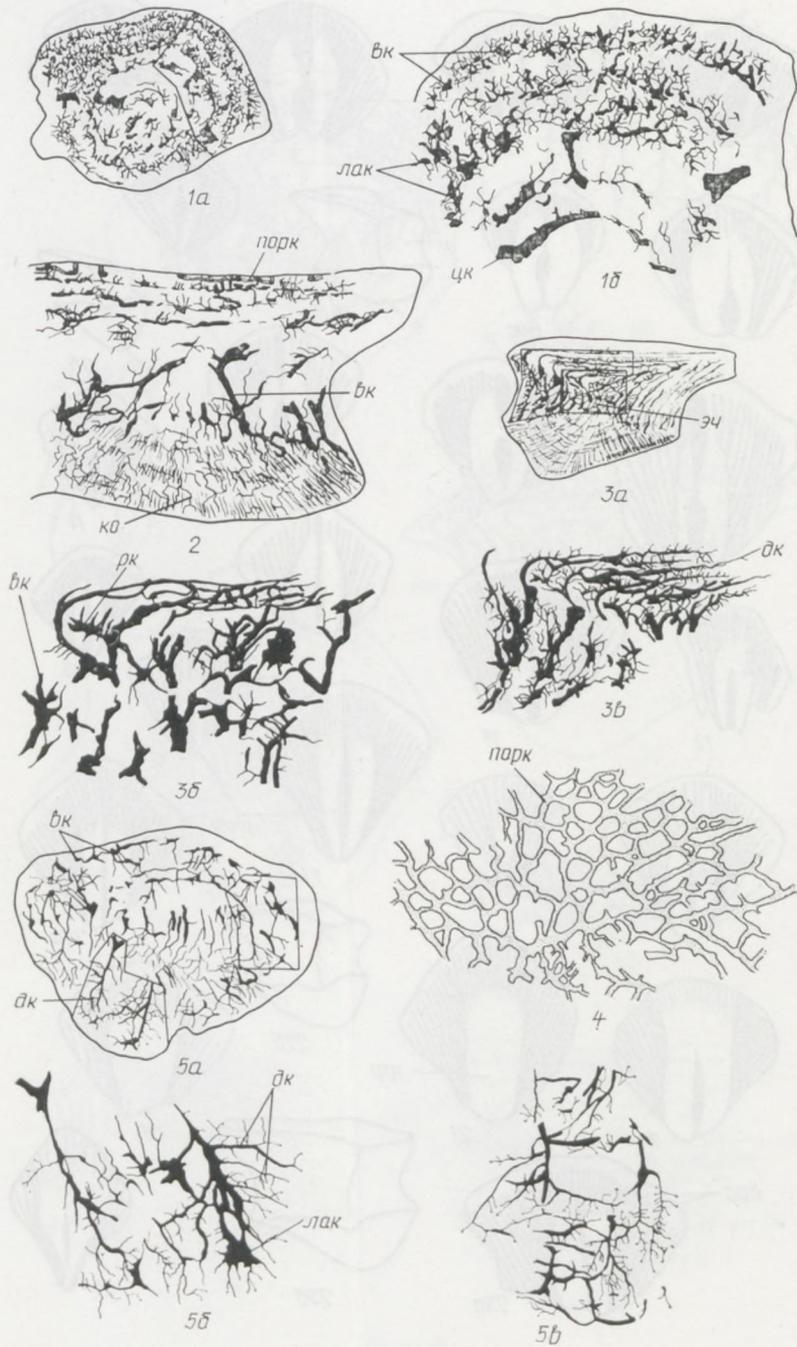


Рис. 11

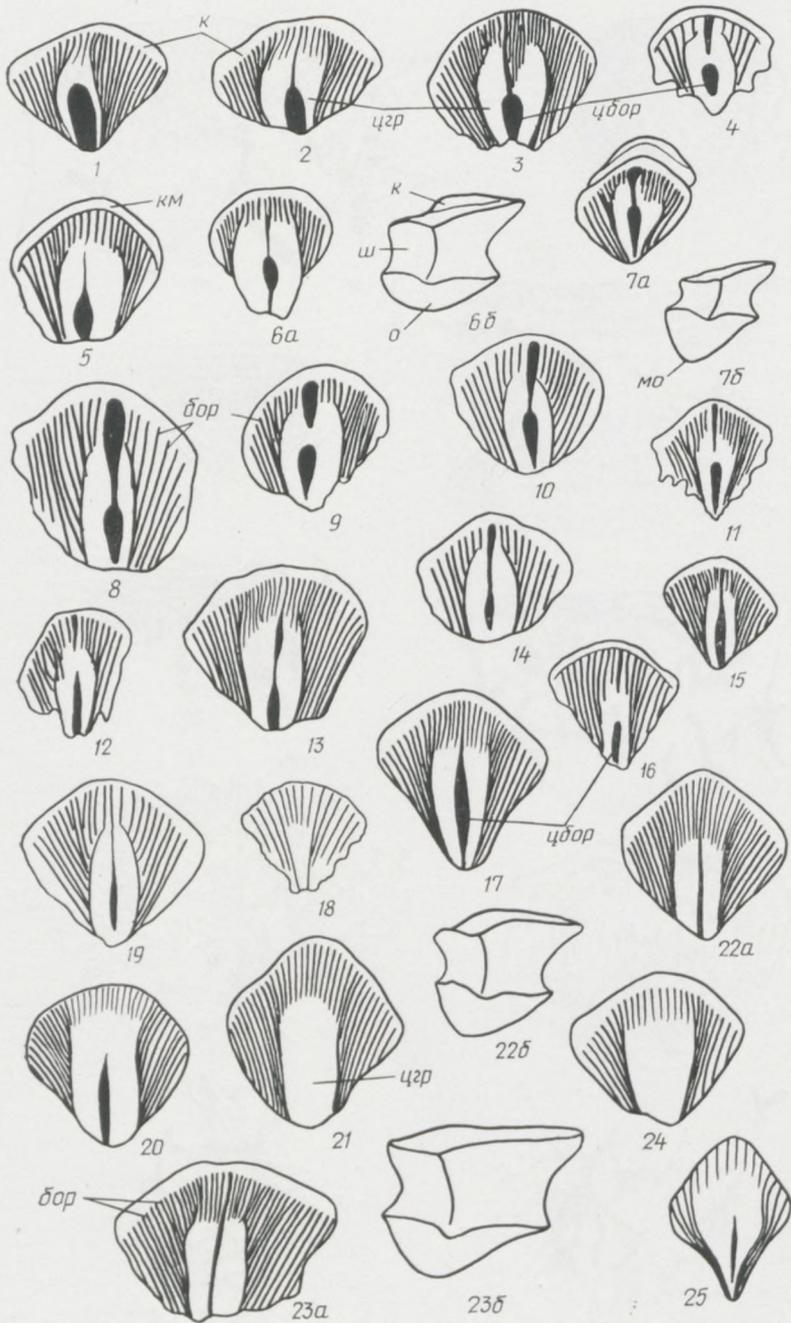


Рис. 12

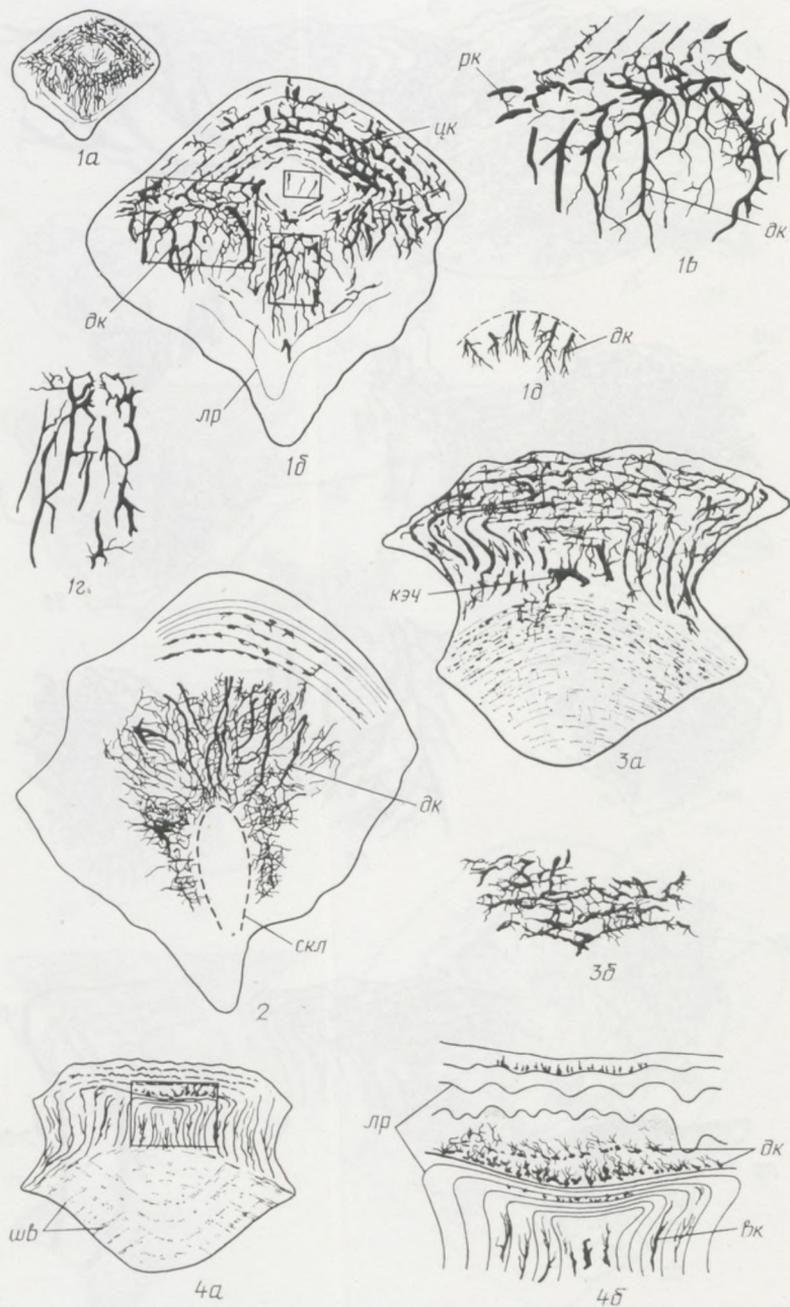


Рис. 13

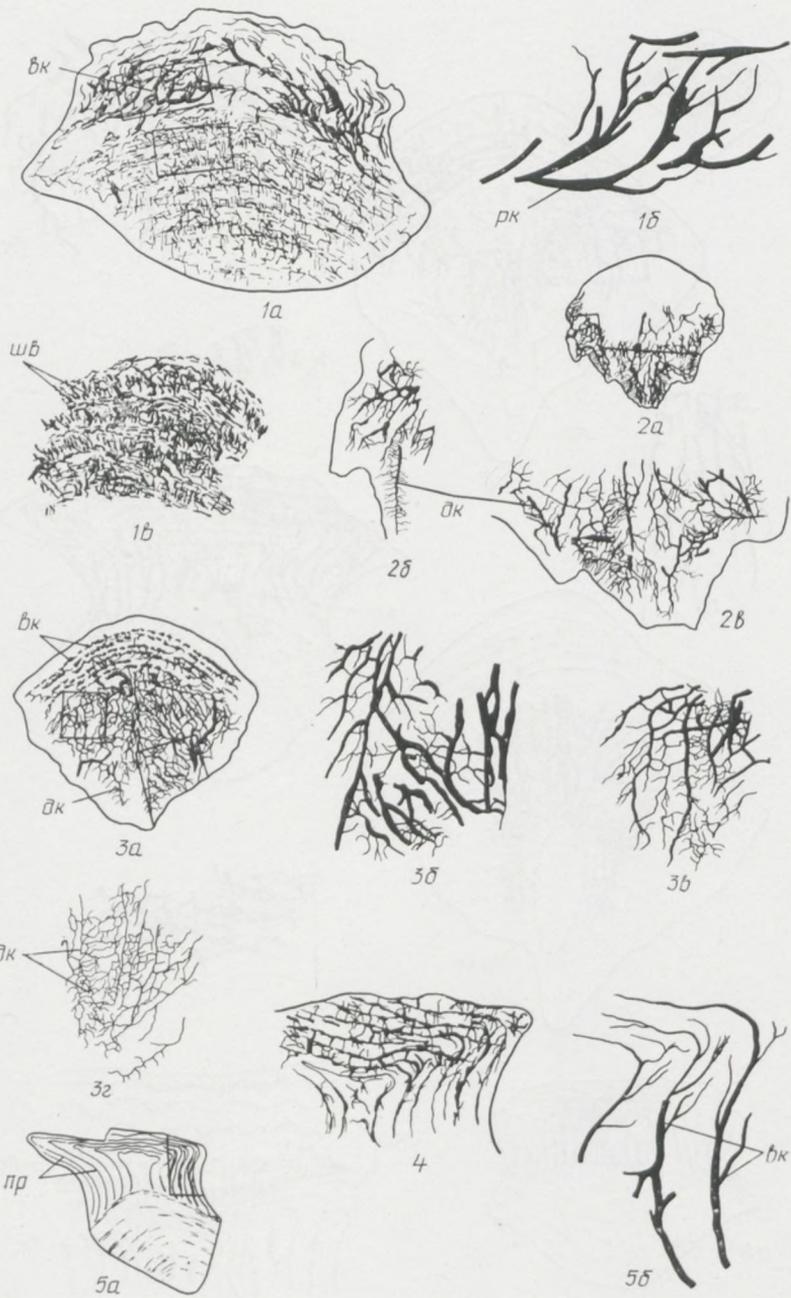


Рис. 14

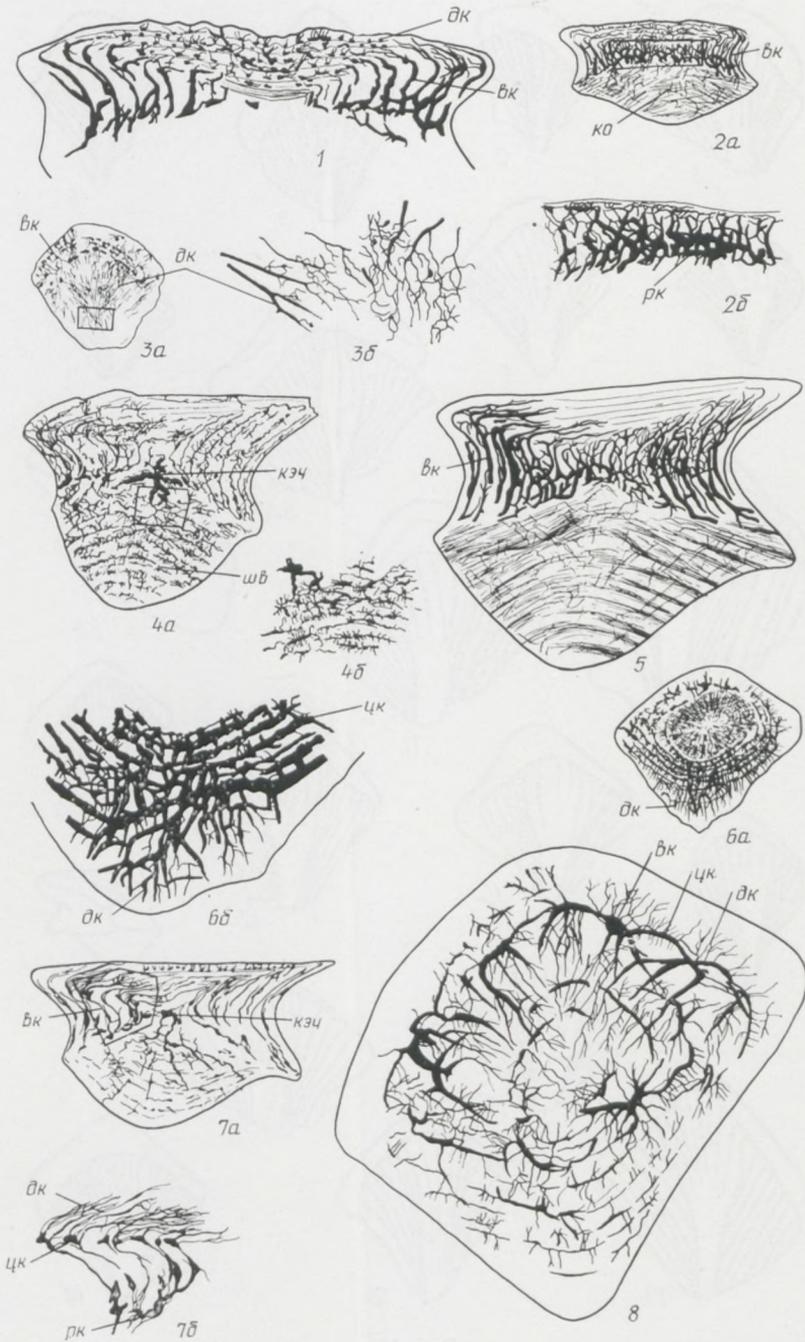


Рис. 15

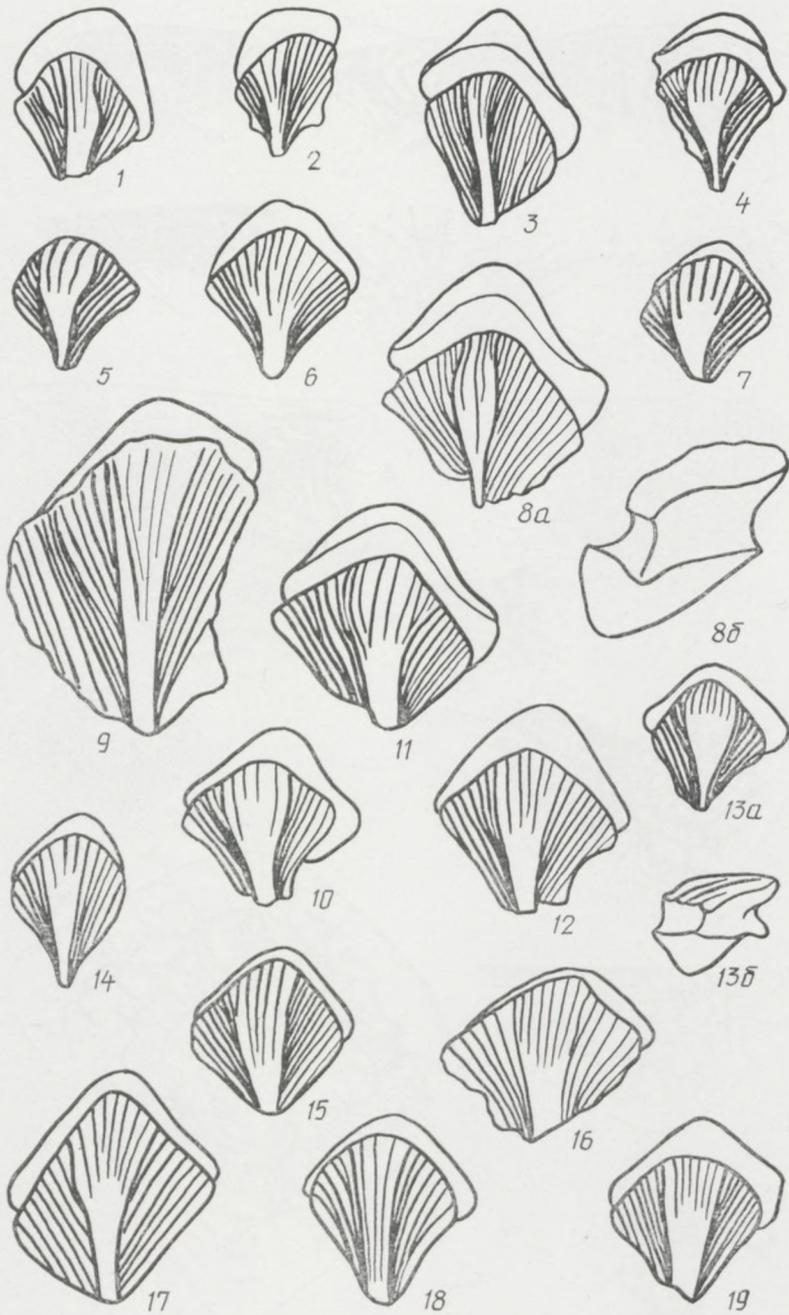


Рис. 16

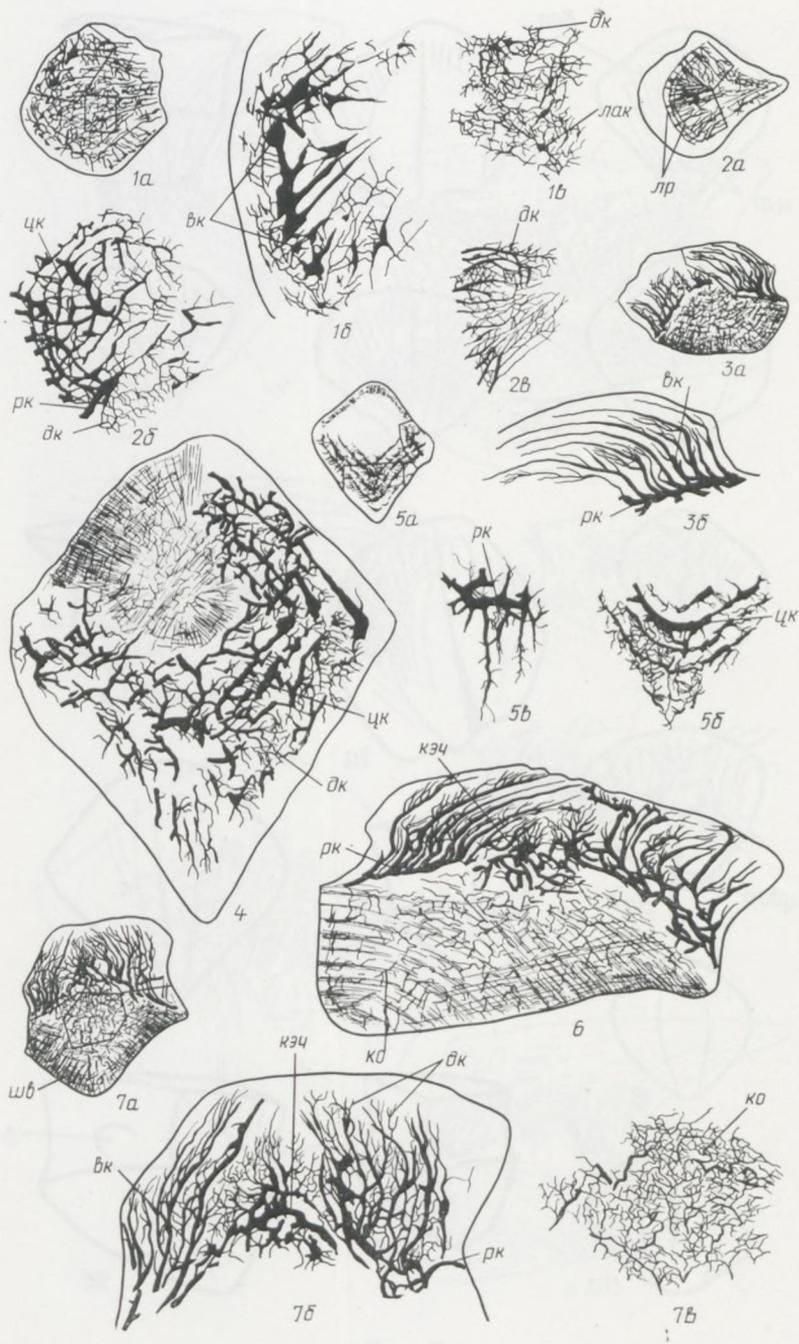


Рис. 17

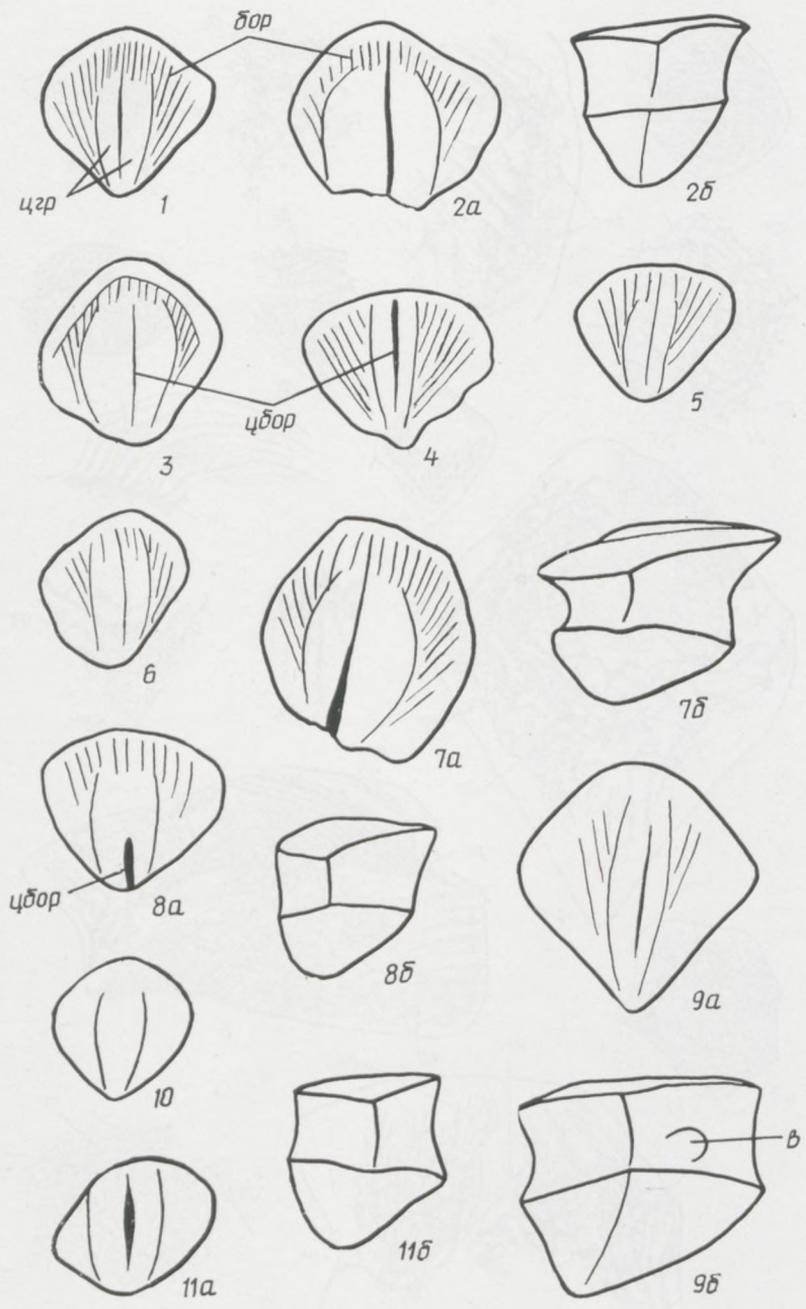


Рис. 18

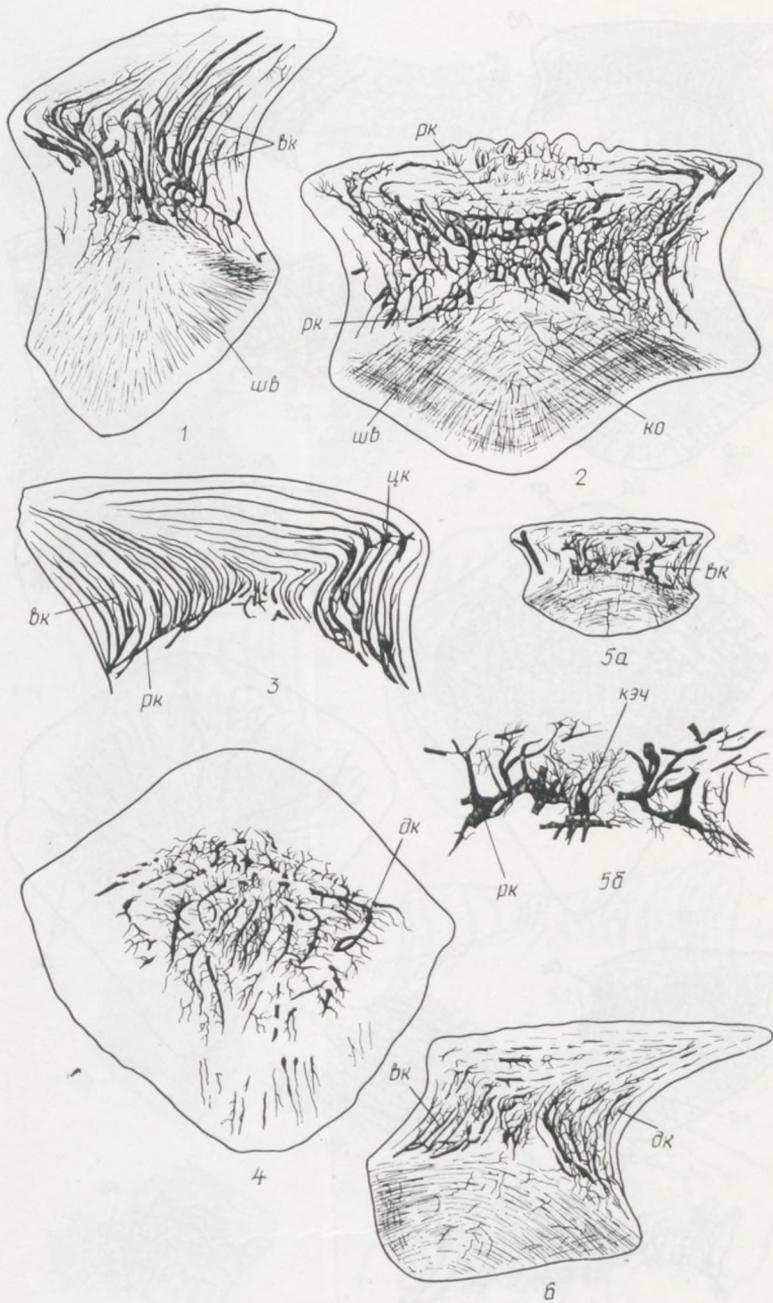


Рис. 19

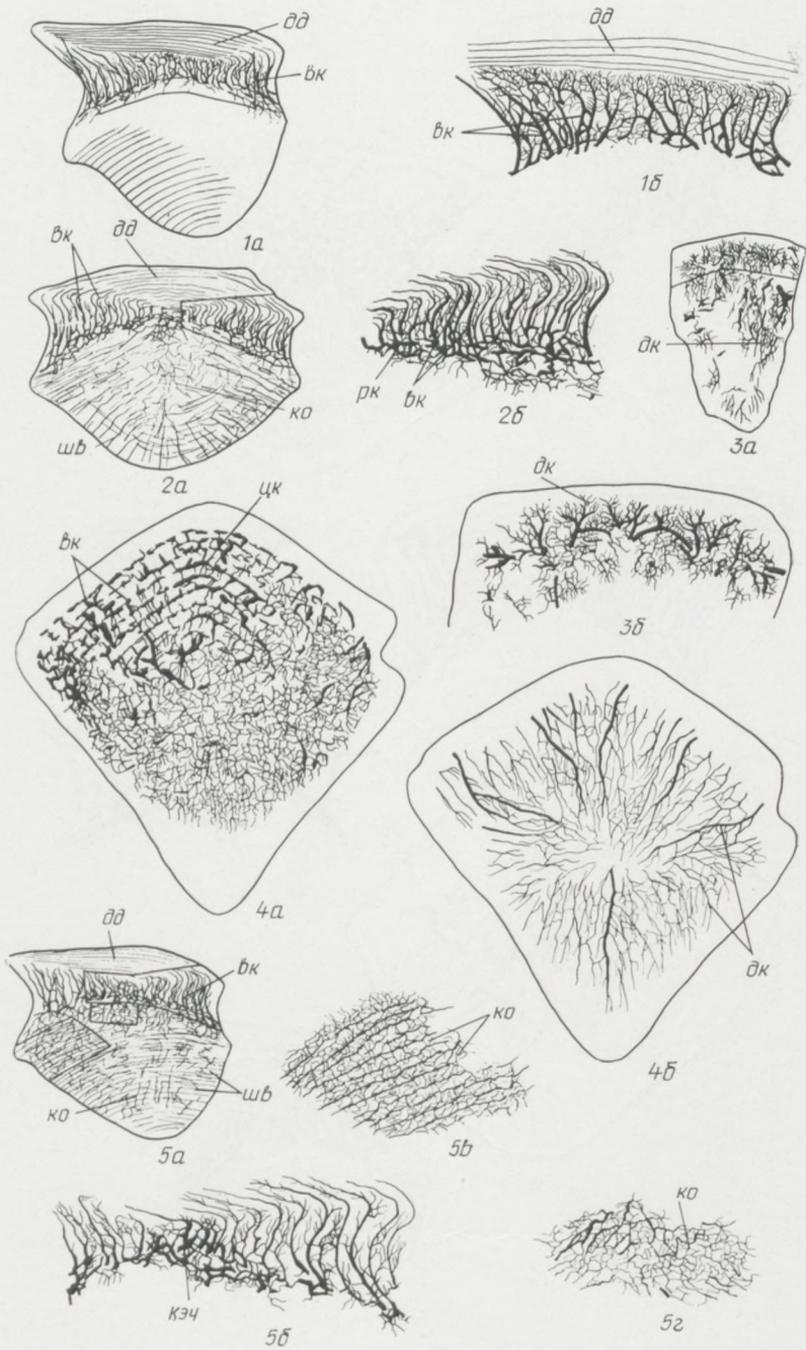


Рис. 20

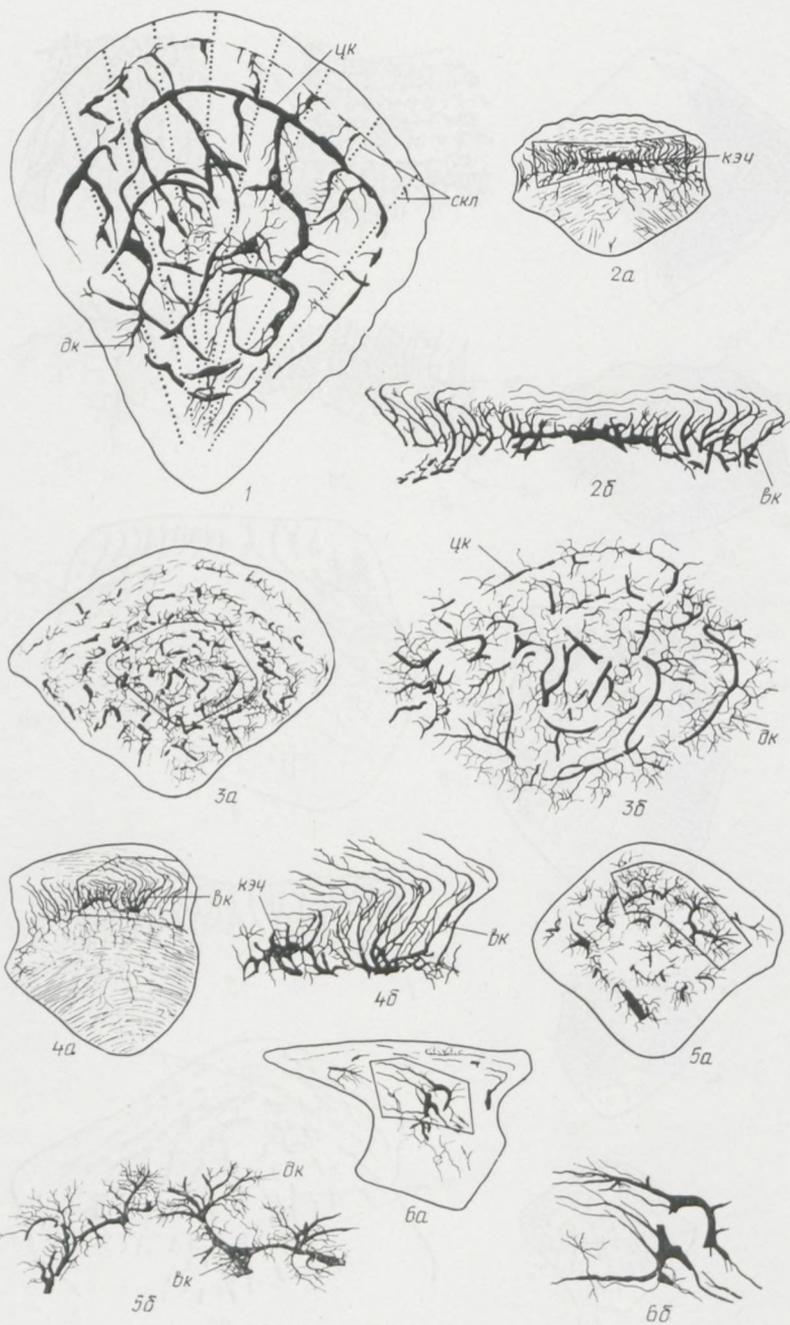


Рис. 22

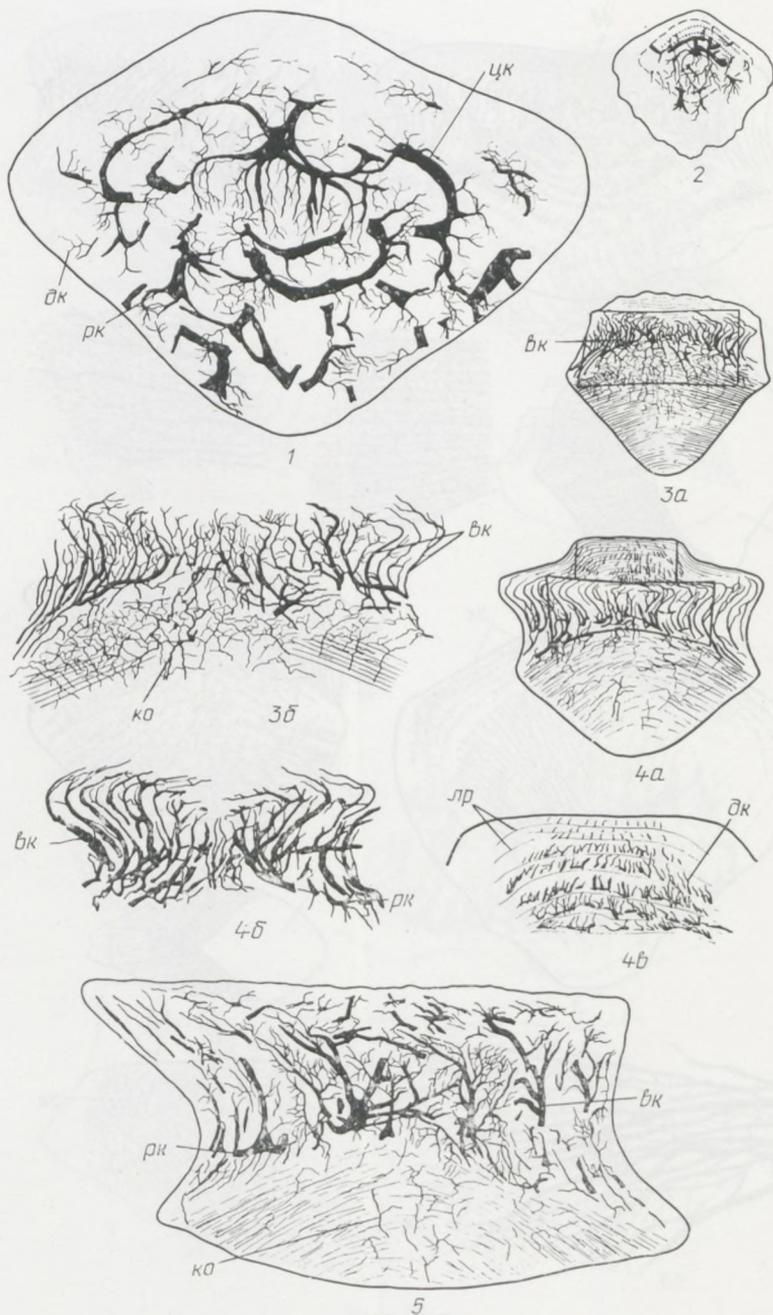


Рис. 23

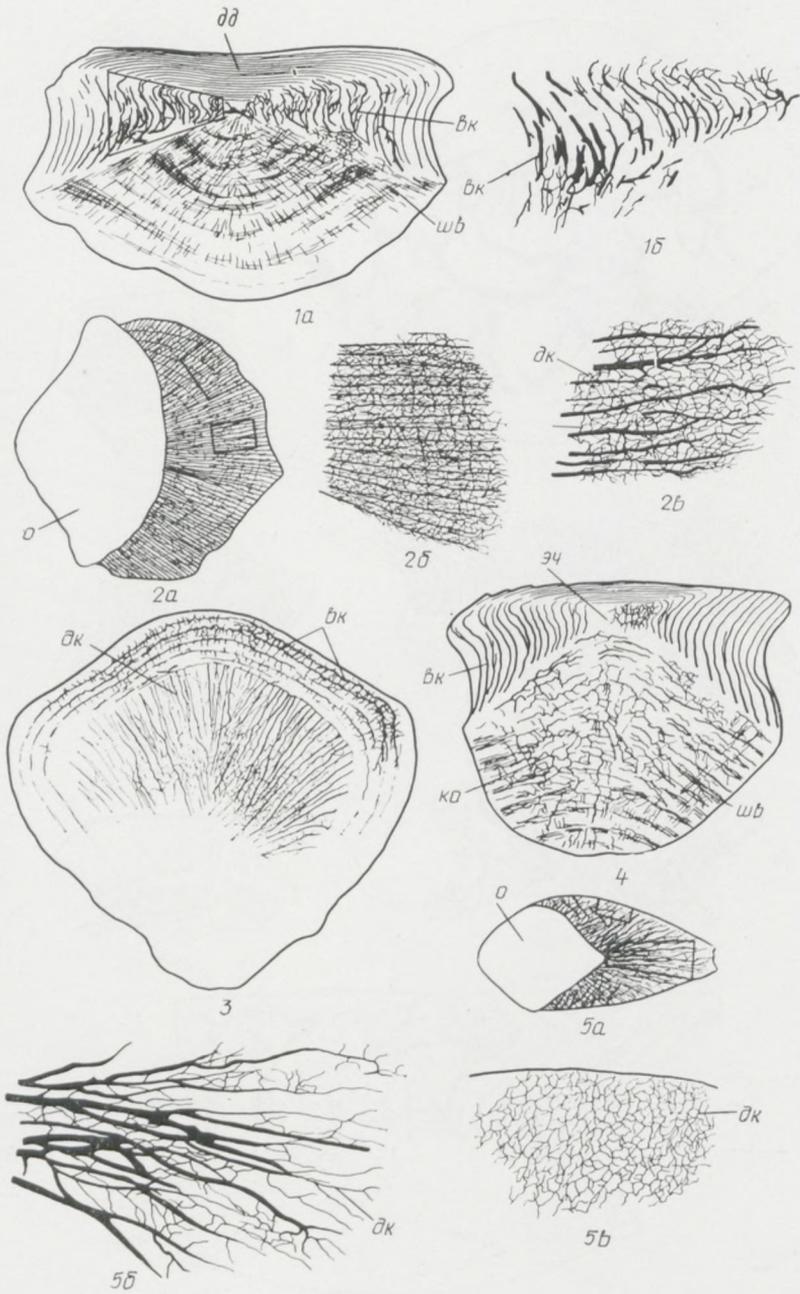


Рис. 24

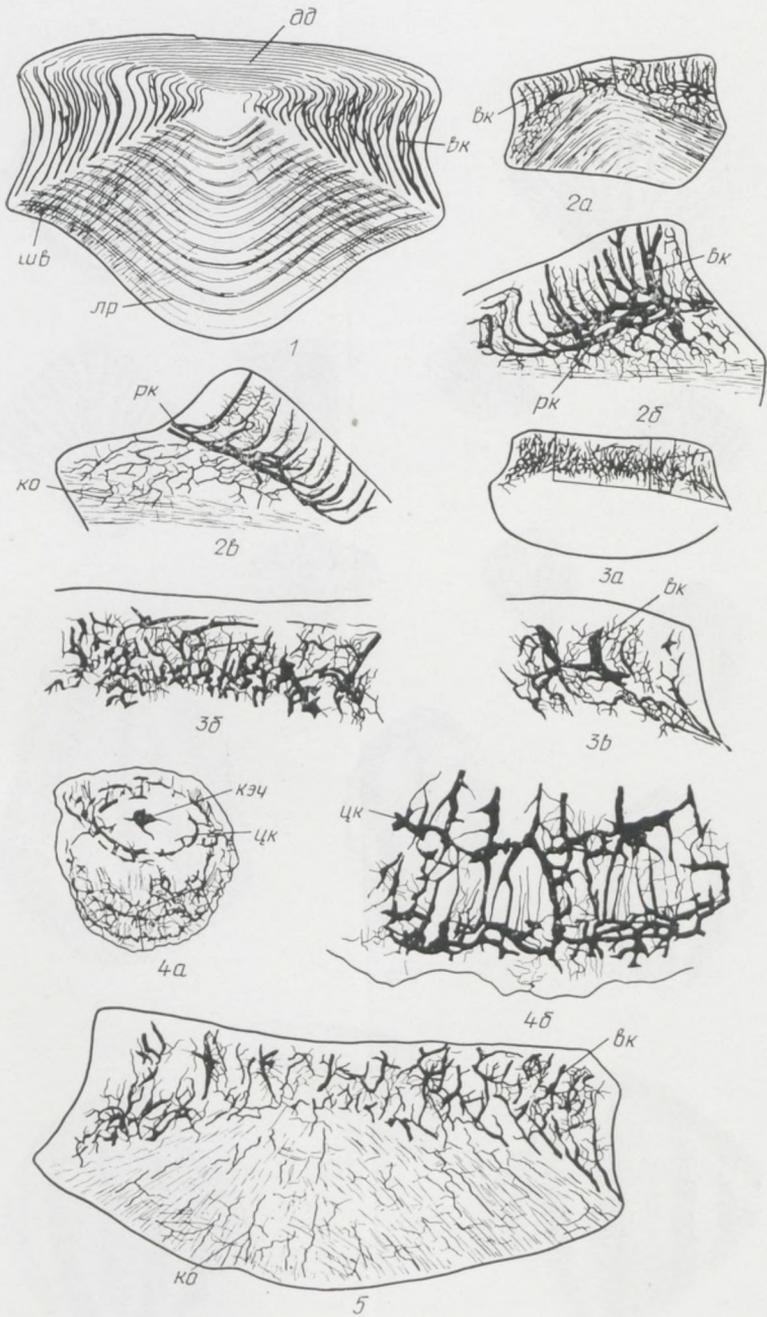
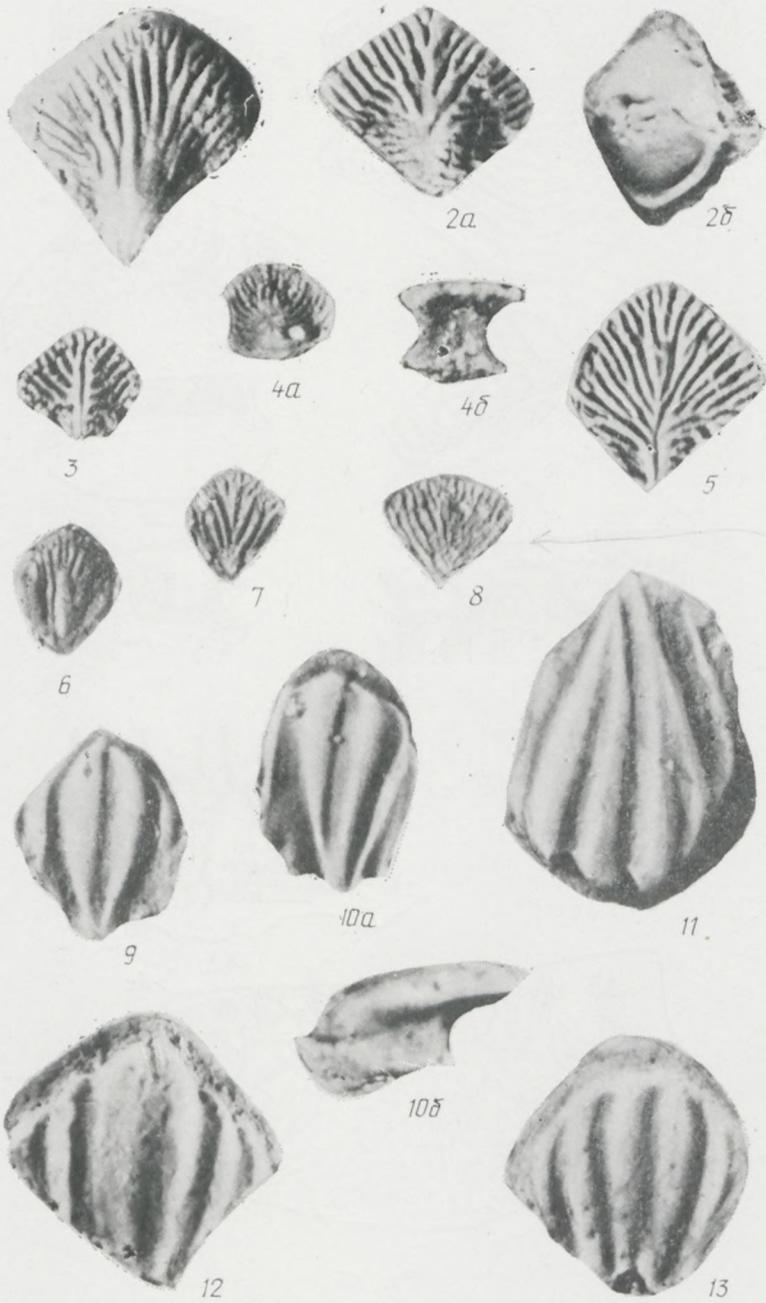


Рис. 25





1a



1b



2a



2b



3



4a



4b



5



6a



6b



7



8



9



10



11



12



13



14



15



16



17



18



19

C. longi-costatus

C. brevis-costatus

Markea canthus costulatus



1



2



3a



3δ



4



5



6a



6δ

6-8
Sp-B



7



8



9



10a

C. talimae



10δ



11



12a



12δ



13a



13δ



14



15



16a



16δ



17



18



19



1



2



3



4a

C. intricatus



4b



5



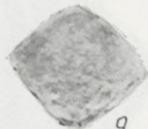
6

← sp. A



7

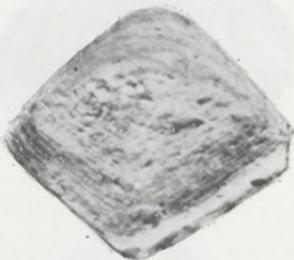
sp. C



9

← sp. D

sp. D →



8

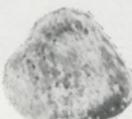


10



11

C. longicaudatus



12



13



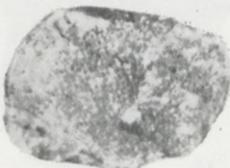
14



17



15



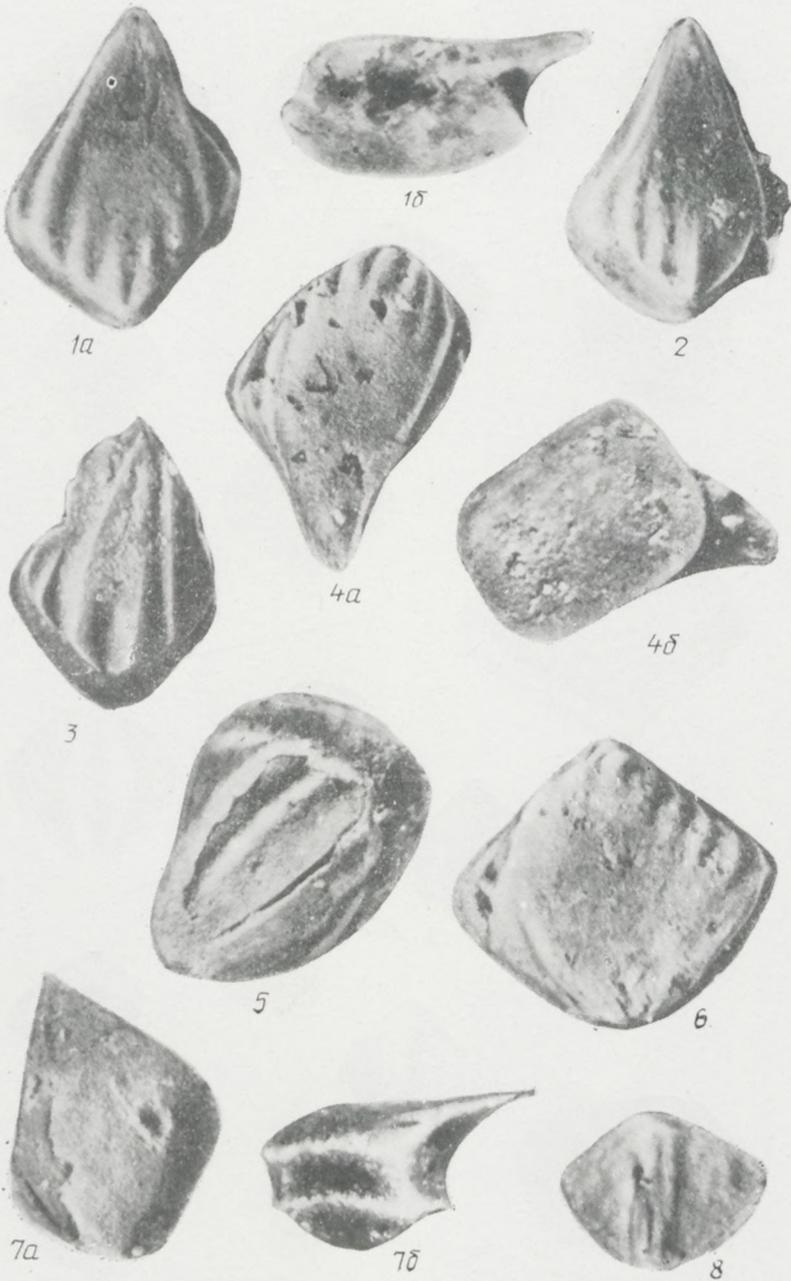
16



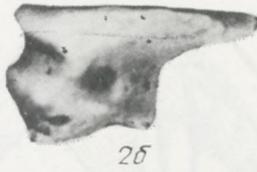
18

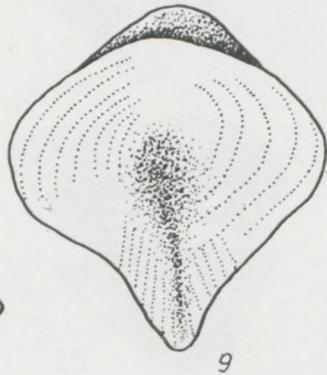
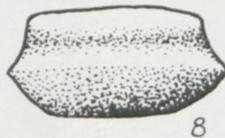
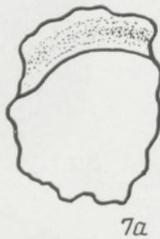
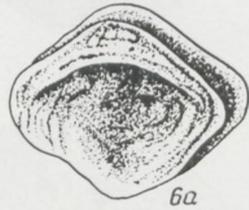
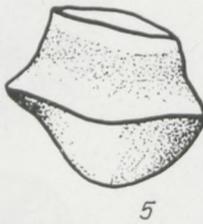
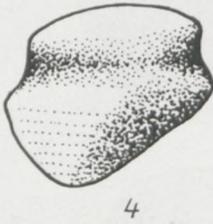
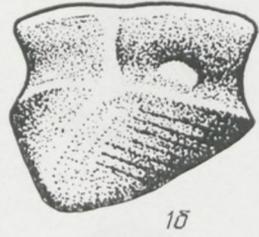
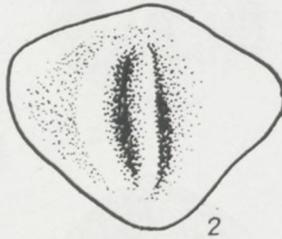
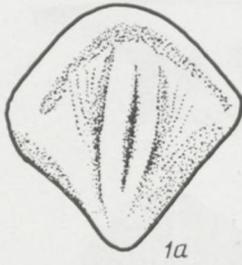


19

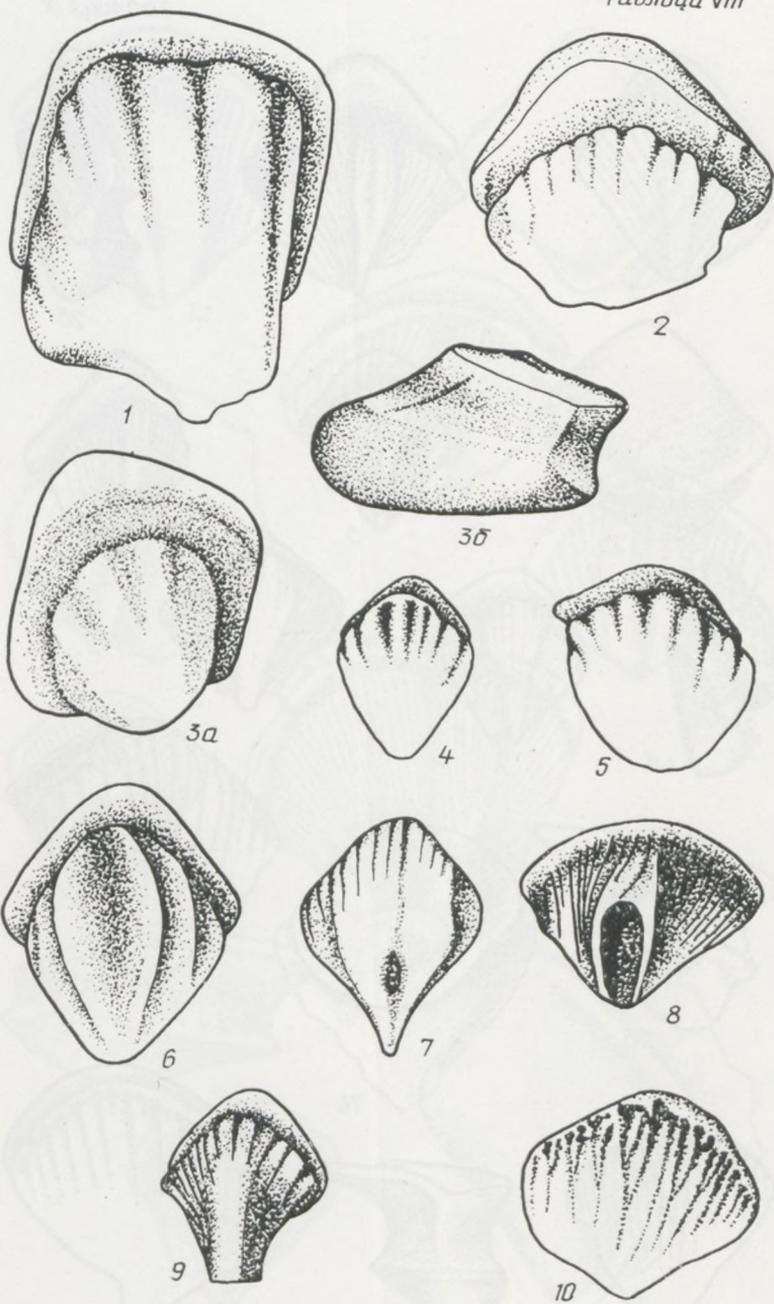


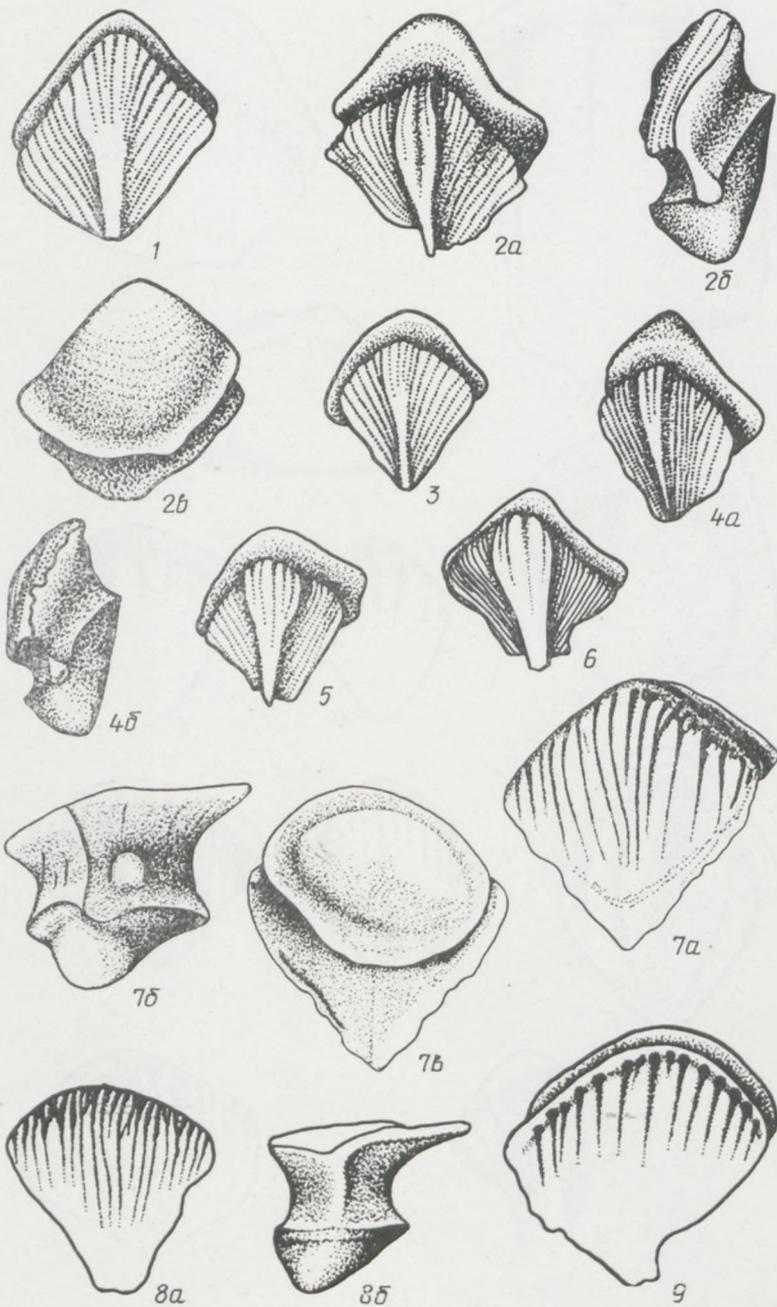
sp. C

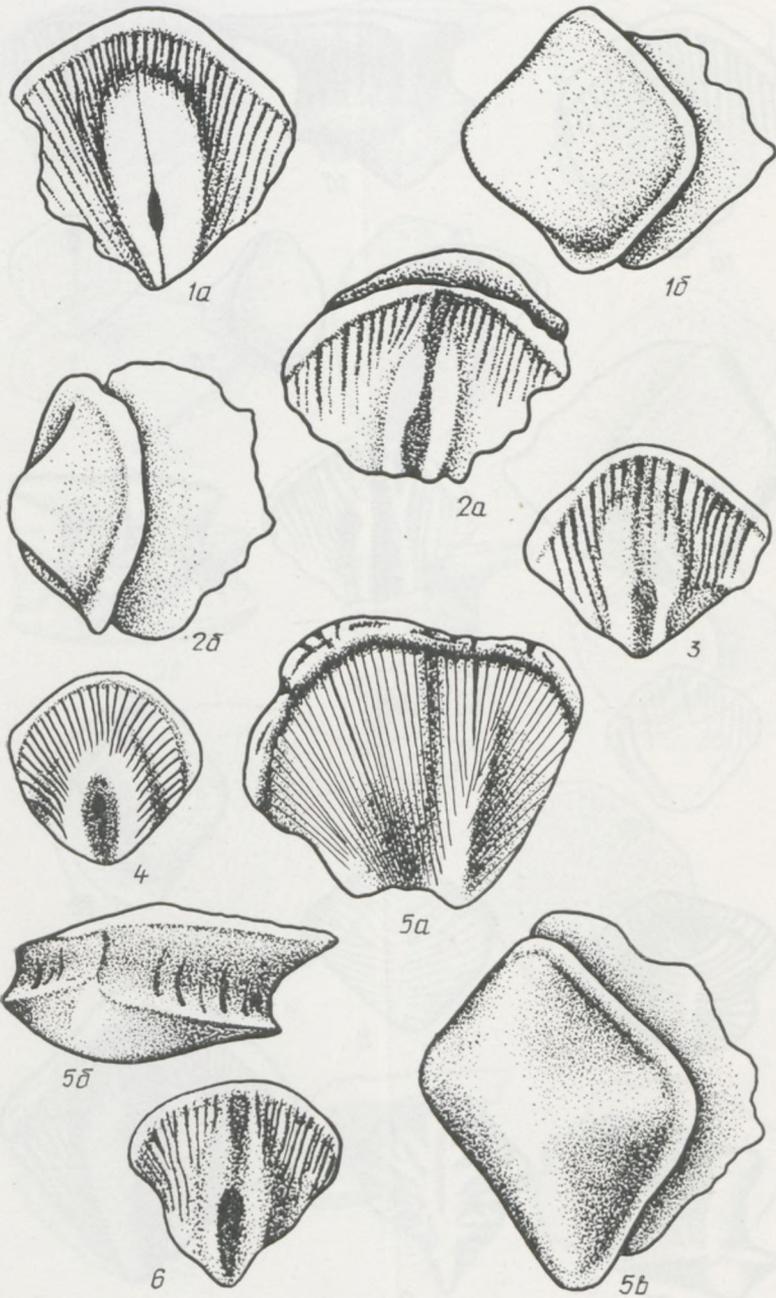


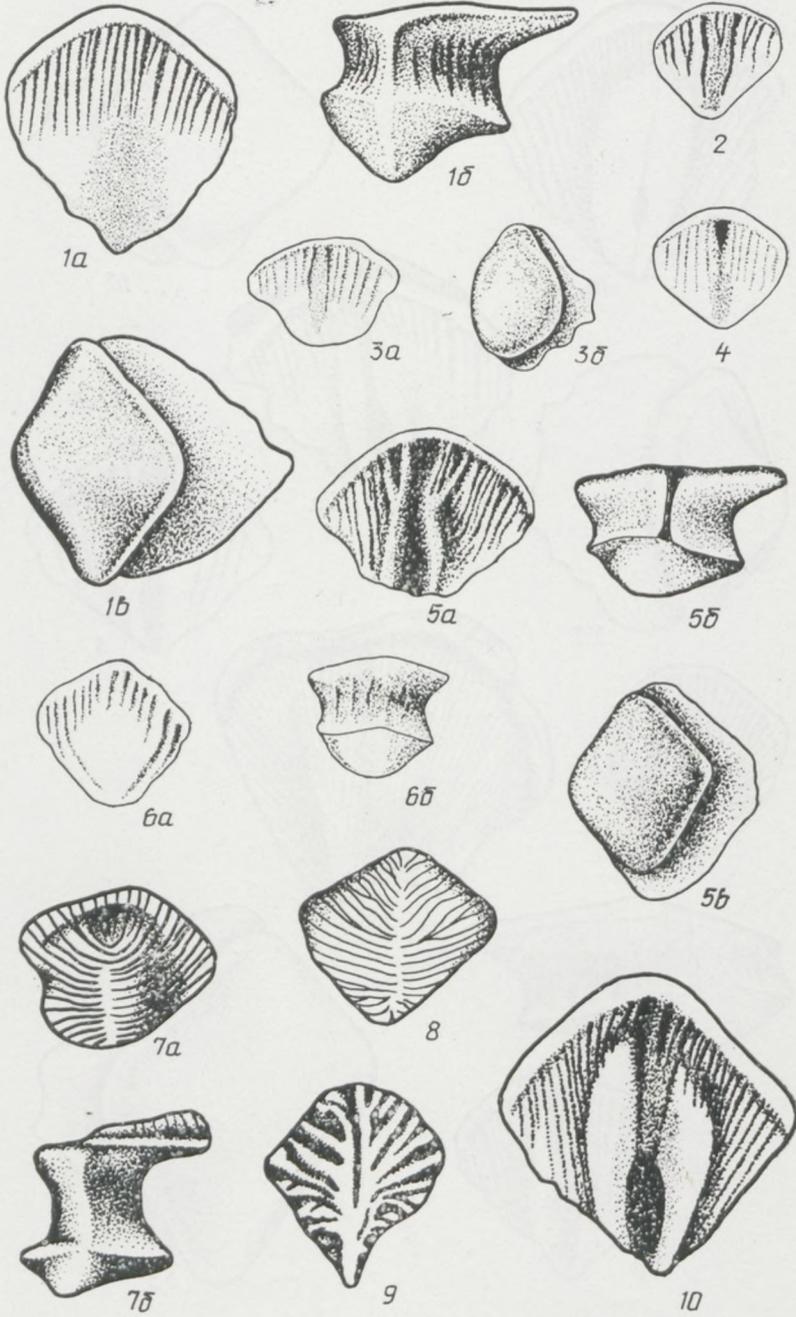


sp. C



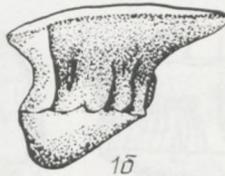




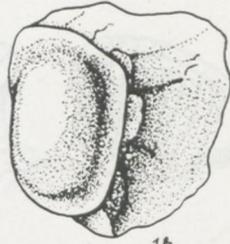




1a



1b



1b



2a



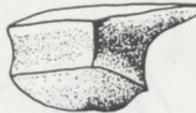
2b



3a



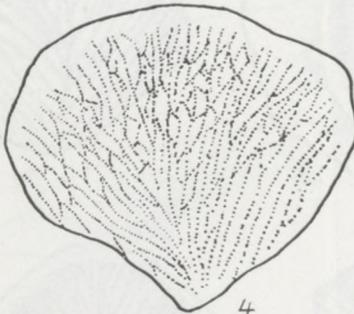
2b



3b



3b



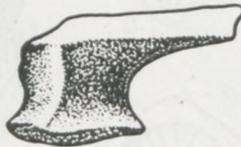
4



5



6a



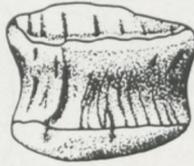
6b



6b



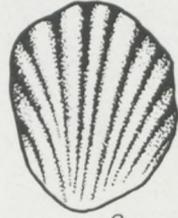
1a



1b



1c



2



3a



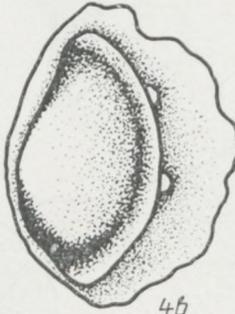
3b



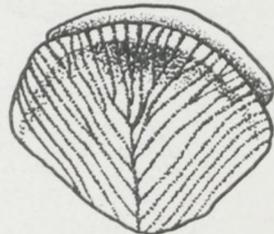
4a



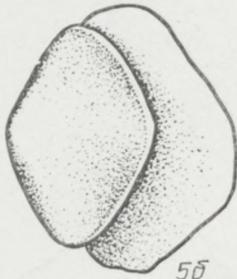
4b



4c



5a



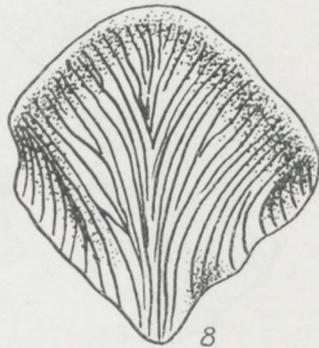
5b



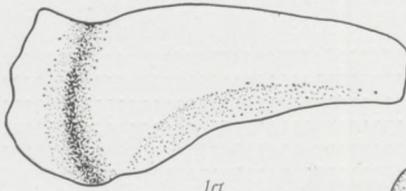
6



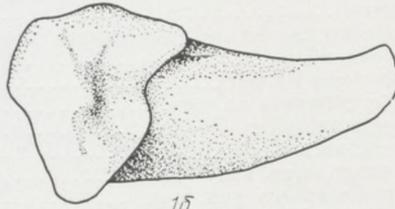
7



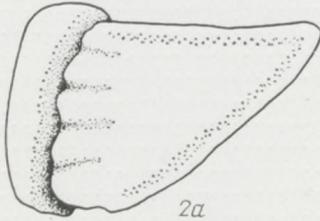
8



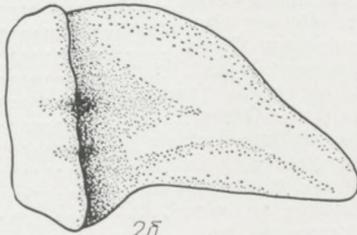
1а



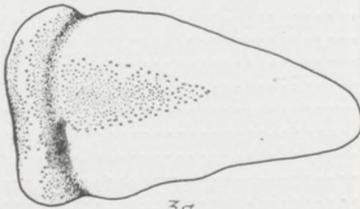
1б



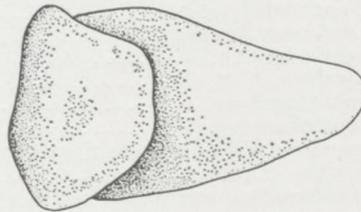
2а



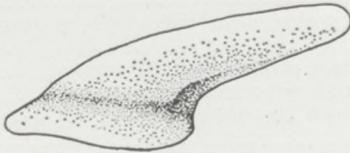
2б



3а



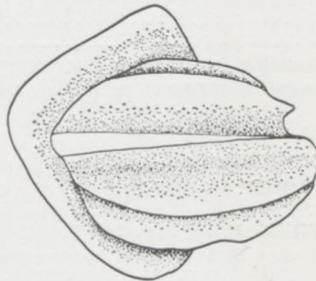
3б



3в



4



5

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Материал и методика исследования	4
История изучения чешуй акантодов	6
Строение чешуй	8
Морфология	8
Гистология	11
Принципы систематики среднедевонских акантодов	14
Описание чешуй	17
Род <i>Nostolepis</i> Pander	17
<i>N. kernavensis</i> sp. nov.	18
Род <i>Cheiracanthoides</i> Wells	20
<i>C. comptus</i> Wells	21
<i>C. proprius</i> sp. nov.	22
Род <i>Minioracanthus</i> gen. nov.	24
<i>M. laevis</i> sp. nov.	24
Род <i>Diplacanthus</i> Agassiz	25
<i>D.?</i> <i>carinatus</i> Gross	26
Род <i>Ptychodictyon</i> Gross	28
<i>P. sulcatum</i> Gross	29
<i>P. rimosum</i> Gross	30
Род <i>Rhadinacanthus</i> Traquair	32
<i>R. balticus?</i> Gross	32
Род <i>Cheiracanthus</i> Agassiz	34
<i>C. longicostatus</i> Gross	35
<i>C. brevicostatus</i> Gross	37
<i>C. talimae</i> sp. nov.	38
<i>C. crassus</i> sp. nov.	40
<i>C. intricatus</i> sp. nov.	41
<i>Cheiracanthus?</i> sp.	43
Род <i>Markacanthus</i> gen. nov.	44
<i>M. costulatus</i> sp. nov.	45
Род <i>Acanthodes</i> Agassiz	46
<i>Acanthodes?</i> sp. A	47
<i>Acanthodes?</i> sp. B	47
<i>Acanthodes?</i> sp. C	48
<i>Acanthodes?</i> sp. D	48
Распространение и фациальная приуроченность стратиграфических комплексов чешуй акантодов	49
Стратиграфические комплексы чешуй акантодов наровского горизонта	51
Фациальная приуроченность комплексов чешуй наровского горизонта	65
Расчленение и корреляция отложений наровского горизонта по чешуям акантодов	71
Выводы	85
Литература	87
Summary	90
Пояснения к палеонтологическим рисункам I—25	94
Пояснения к палеонтологическим рисункам I—XIV	100

Juozas Valiukevičius
DIDŽIOJO DEVONINIO LAUKO NARVOS HORIZONTO AKANTODAI

Юозас Юргевич Валюкявичюс

АКАНТОДЫ НАРОВСКОГО ГОРИЗОНТА ГЛАВНОГО ДЕВОНСКОГО ПОЛЯ

Редактор М. Швецова. Художник и художественный редактор В. Аяускас. Технический редактор И. Савицкене. Корректоры: Н. Семёнова, О. Богданова.

ИБ № 2214

Сдано в набор 18.09.84. Подписано в печать 05.02.85. ЛВ 08706. Формат 70×90¹/₁₆. Бумага типографская № 1. Гарнитура литературная, 10 пунктов. Печать высокая. Усл. печ. л. 10,53. Усл. кр. отт. 10,97. Уч.-изд. л. 10,72. Тираж 600 экз. Заказ № 8000. Цена 1 р. 70 к. Заказное. Издательство «Мокслас». 232050, Вильнюс, ул. Жвайгджю, 23. Отпечатано в типографии им. Мотеюса Шумаускаса, 232000, Вильнюс, ул. А. Страздылеса, 1.

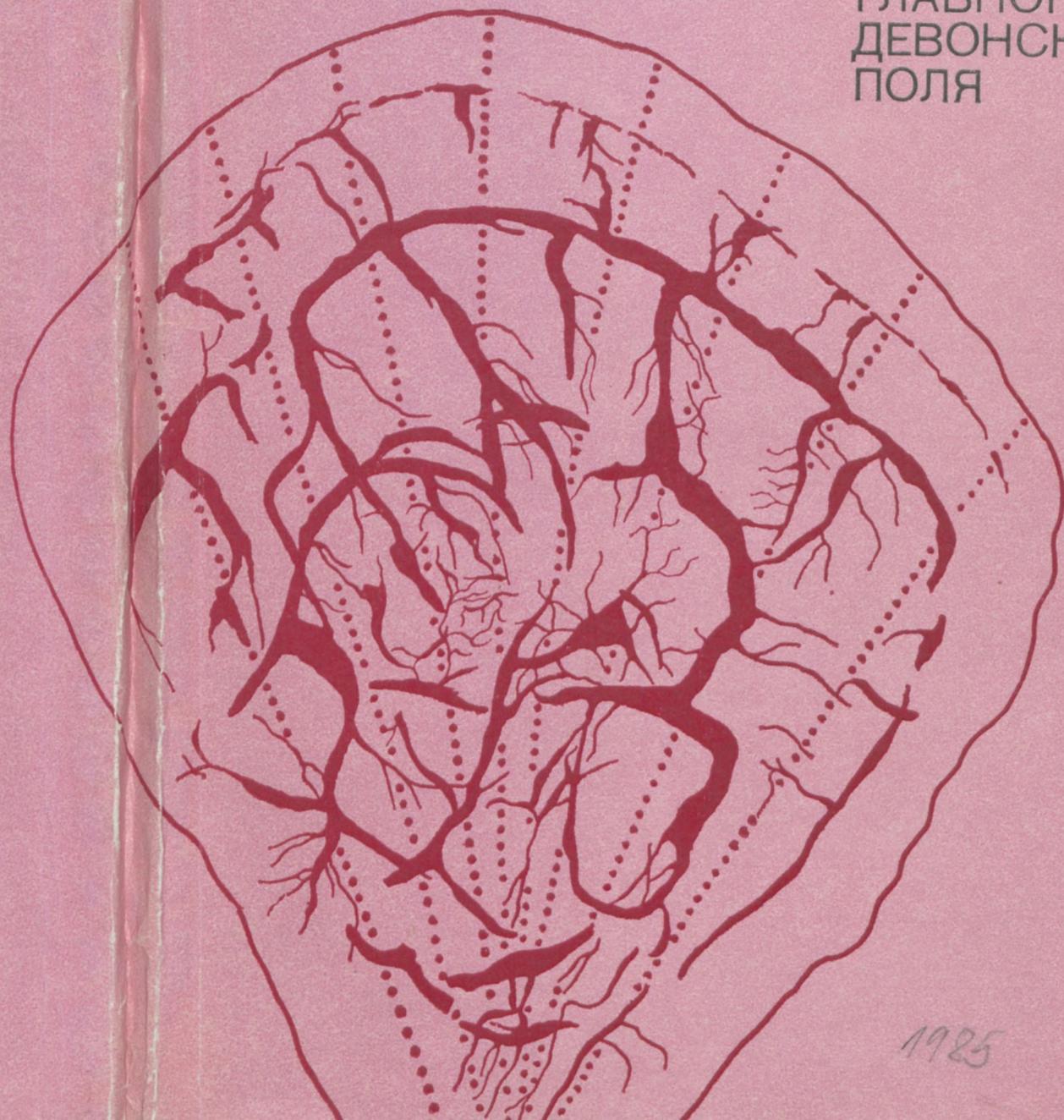
1 р. 70 к.

144-



144-

Ю.Ю. ВАЛЮКЯВИЧЮС АКАНТОДЫ
НАРОВСКОГО
ГОРИЗОНТА
ГЛАВНОГО
ДЕВОНСКОГО
ПОЛЯ



1925